

A METZERY BELEN

**EN EL LUGAR QUE TE ENCUENTRES
SIEMPRE ESTARÁS CONMIGO**

ÚNICAMENTE AQUELLOS QUE SON
ELLOS MISMOS EN EL MUNDO PUEDEN
COMPLETAR SU PROPIA NATURALEZA;
ÚNICAMENTE AQUELLOS QUE PUEDEN
COMPLETAR SU PROPIA NATURALEZA PUEDEN
COMPLETAR LA NATURALEZA DE OTROS;
SOLAMENTE AQUELLOS QUE PUEDEN
COMPLETAR LA NATURALEZA DE OTROS PUEDEN
COMPLETAR LA NATURALEZA DE LAS COSAS;
Y AQUELLOS QUE PUEDEN COMPLETAR
LA NATURALEZA DE LAS COSAS SON DIGNOS
DE AYUDAR A LA NATURALEZA EN SU TAREA
DE HACER CRECER Y SOSTENER LA VIDA;
Y AQUELLOS QUE SON DIGNOS DE
AYUDAR A LA NATURALEZA EN SU TAREA DE
HACER CRECER Y SOSTENER LA VIDA,
SON IGUALES AL CIELO Y A LA TIERRA

TSESZÉ (400 A.C)



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.

AGRADECIMIENTOS

Al programa de becas crédito del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) para estudios de Maestría. Al Proyecto No. 36892-B, “Interacción plata-atmósfera, balance hídrico local, uso de agua por la vegetación en la región de las grandes montañas del estado de Veracruz”, financiado por el CONACYT.

A los miembros del jurado:

Dr. Víctor L. Barradas Miranda, por la confianza, el apoyo brindado y por su amistad durante estos años.

Dra. Alma D. Orozco Segovia, por sus comentarios y consejos, que fueron esenciales en el proceso del presente estudio.

Dra. Alicia E. Brechu Franco, Dra. Maria del Roció Cruz Ortega y Dr. Mark Earl Olson, por el tiempo y comprensión en la revisión del escrito; por las sugerencias y aportaciones que lograron una notable mejoría del presente trabajo.

Al Dr. Martín Mata Rosas, en el Jardín Botánico del Instituto de Ecología A.C. en Xalapa; a los hermanos Rogelio y Oswaldo García García, dueños del predio en La Joya; y a la comunidad del Ejido “El Rosario”, por las facilidades prestadas y gracias a lo cual se pudo realizar el presente estudio.

A todos mis compañeros y colaboradores del Laboratorio de Ecofisiología Tropical del Instituto de Ecología, por sus comentarios y aportaciones.

A todos aquellos que participaron directa o indirectamente, gracias a los cuales fue posible culminar esta etapa en mi vida.

*CUALQUIERA QUE HAYAN SIDO NUESTROS
LOGROS, NO OLVIDEMOS QUE ALGUIEN NOS
AYUDO SIEMPRE A ALCANZARLOS*

Althea Gibson

INDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
1.- INTRODUCCION	3
2.- HIPÓTESIS	5
3.- OBJETIVOS	6
4.- ANTECEDENTES	7
4.1 Importancia del agua en las plantas	7
4.2 Conductividad estomática	7
4.3 Asimilación de CO ₂	10
4.4 Eficiencia de uso del agua	10
4.5 Relación fotosíntesis/transpiración	12
4.6 Ambiente en el gradiente altitudinal	12
5.- SITIO DE ESTUDIO	13
6.- MATERIAL Y METODO	14
6.1 Especies estudiadas	14
6.2 Variables microambientales	15
6.3 Variables fisiológicas	16
6.4 Experimentos en el laboratorio	17
6.5 Análisis de resultados	18
7.- RESULTADOS	19
7.1 Caracterización microclimática de los sitios	19
7.2 Conductividad estomática	22
7.3 Transpiración	25
7.4 Asimilación de CO ₂	29
7.5 Eficiencia de uso del agua	33
7.6 Respuesta fisiológica al microambiente	37
8.- DISCUSIÓN	39
9.- CONCLUSIONES	46
10.- REFERENCIAS	47
11.- ANEXO 1	54

Resumen

El avance de la frontera urbana, forestal, agrícola y ganadera, ha producido la destrucción de los ecosistemas naturales. En México, la tasa de deforestación es de las más elevadas en el mundo; y el estado de Veracruz es de los que presentan mayores índices de deforestación. Estas alteraciones a los ecosistemas, acarrearán modificaciones en las condiciones climáticas, las cuales, influyen en el desarrollo de las comunidades vegetales. Por tal motivo, es necesario un mayor conocimiento de las respuestas de la vegetación a los cambios en las condiciones climáticas. El objetivo de este trabajo fue evaluar las respuestas a nivel fisiológico, como: transpiración (TRP), conductividad estomática (g_s), asimilación de CO_2 (ACO_2) y eficiencia de uso del agua (EUA) de diferentes especies arbóreas, en tres sitios de un gradiente altitudinal: 1) Xalapa a 1460 m snm (*Pinus patula*, *P. montezumae*, *P. ayacahuite*, *Platanus mexicana*, *Liquidambar styraciflua*, *Quercus germana* y *Q. xalapensis*), 2) La Joya a 2100 m snm (*Pinus patula*, *Q. crasifolia*, *Q. laurina* y *Alnus acuminata*) y 3) El Rosario a 1900 m snm (*Pinus patula*, *P. montezumae*, *P. ayacahuite* y *Q. microphylla*), en un bosque templado en el estado de Veracruz, México. Además, en estos sitios se evaluaron los parámetros ambientales de radiación fotosintéticamente activa (RFA), temperatura del aire (T_a), temperatura del suelo (T_s), déficit de presión de vapor (DPV) y contenido relativo de agua en el suelo (CRA).

Los resultados mostraron diferencias ambientales en el gradiente altitudinal. En el sitio de menor altitud (1460 m snm, Xalapa), se obtuvieron los valores más altos de T_a y de T_s , DPV y RFA. Los valores de conductividad estomática (g_s), transpiración (TRP) y asimilación de CO_2 (ACO_2), en todas las especies, también fueron los más elevados en este piso altitudinal. Los valores de las variables climáticas, g_s , TRP y ACO_2 disminuyeron al incrementar la altitud, ya que las condiciones climáticas se volvieron más limitantes; la humedad, la radiación y la temperatura del aire disminuyeron notablemente, particularmente en los meses de noviembre y marzo. Por otra parte, en agosto se tuvo la mayor disponibilidad de agua, lo cual permitió una mayor apertura estomática, mayor asimilación de CO_2 y mayor transpiración en la mayoría de las especies. Durante los siguientes meses, las condiciones ambientales fueron menos favorables, siendo en noviembre-marzo cuando las condiciones fueron más estresantes, por lo que los valores de g_s , TRP y ACO_2 fueron más bajos en estos meses.

Entre grupos de especies, las de hojas latifoliadas presentaron valores más elevados de g_s , TRP y ACO_2 , que las de hojas aciculadas. En las especies latifoliadas, los valores de EUA tuvieron poca variación entre meses y sitios. *Liquidambar styraciflua* y *Q. germana* en el sitio de menor altitud y *A. acuminata* en el sitio de altitud media, tuvieron los valores más altos de ACO_2 y EUA, durante la temporada seca. Las especies aciculadas presentaron los valores más altos de eficiencia de uso del agua (EUA) en agosto y octubre, en los sitios de media (La Joya) y mayor altitud (El Rosario), lo cual indica una mejor adaptación a la reducción en la disponibilidad de agua. Los valores máximos de EUA obtenidos en este trabajo los presentó *P. patula* (entre 2 y 2.4 $\mu mol CO_2 m^{-2} s^{-1} / mmol H_2O m^{-2} s^{-1}$) en los sitios de altitud media y alta, durante la época seca (noviembre y marzo). Finalmente, los factores ambientales de mayor influencia para las especies aciculadas fueron el DPV y la temperatura del aire; mientras que para las especies latifoliadas fue la RFA en el sitio de menor altitud; y el DPV y la temperatura del aire en los sitios de altitud media y alta.

Abstract

The advance of urban, forest, agricultural and cattle raising borders, has produced the destruction of original ecosystems. In Mexico, the rate of deforestation is one of the most elevated in the world, being Veracruz of the states that present high deforestation indexes. These alterations to the ecosystems carry modifications in the climatic conditions, which, they influence in the development of the vegetal communities. Therefore, it is necessary to understand how plants respond to changes in climatic conditions. The objective of this work was to evaluate the physiological performance, which: transpiration (TRP), stomatal conductance (g_s), CO_2 assimilation (ACO_2) and water use efficiency (EUA) of different tree species in three sites a altitudinal gradient: 1) Xalapa with 1460 m snm (*Pinus patula*, *P. montezumae*, *P. ayacahuite*, *Platanus mexicana*, *Liquidambar styraciflua*, *Quercus germana* y *Q. xalapensis*), 2) La Joya with 2100 m snm (*Pinus patula*, *Q. crasifolia*, *Q. laurina* y *Alnus acuminata*) and 3) El Rosario with 1900 m snm (*Pinus patula*, *P. montezumae*, *P. ayacahuite* y *Q. microphylla*), in a temperate forest in the center of Veracruz state. Also environmental variables as photosynthetic active radiation (RFA), air (T_a) and soil temperature (T_s), vapor pressure deficit (DPV) and relative water content in the soil (CRA) were monitored.

Environmental differences in the altitudinal gradient were observed. Having the highest values of average T_a and T_s , DPV and RFA in the lowest site (1460 m snm, Xalapa). Concurrently, g_s , TRP and ACO_2 were elevated in all the studied species at this site. The values of climatic variables, g_s , TRP y ACO_2 gradually diminished when increasing altitude, because of environmental conditions were limiting; the humidity, the photosynthetic active radiation and the air temperature diminished remarkably, particularly in November and March. Also in August having the greater water availability, which allowed a greater stomatal opening and therefore, greater CO_2 assimilation and transpiration in most of the studied species. During the following measurements periods, environmental conditions were limiting, being in November-March when conditions were more stressful giving low values of g_s , TRP y ACO_2 .

Between groups, broad leaves species displayed higher values of g_s , TRP y EUA, than aciculate species. EUA values for broad leaves species presented low variation both along time and sites. Whereas broad leaves species, *L. styraciflua* y *Q. germana* in the lower site, and *A. acuminata* in the intermediate site, had the highest values of ACO_2 y EUA in the dry season. Water use efficiency during August and October of aciculate species displayed the highest values in the intermediate and high altitude sites. It seems that aciculate species can support a higher diminution of water than broad leaves species. *P. patula* displayed the maximum values of EUA (between 2 y 2.4 $\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}/\text{mmol } H_2O \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) in the intermediate and high altitude sites during the dry season (November and March).

Finally, environmental factors that affect significantly aciculate species were DPV and air temperature; whereas for broad leaves species was the RFA in the lower site and DPV and T_a in the other two sites.

1.- INTRODUCCIÓN

Las formas actuales de producción en el mundo, están acarreado cambios en el clima (Carabias y Arizpe, 1993), estos van desde una escala local hasta una escala global, lo cual puede traer consigo la modificación en la composición, la extensión y la distribución de la cubierta vegetal (Williams y col., 1996); por lo que es necesario el entendimiento y el desarrollo de métodos o modelos, que permitan monitorear el comportamiento de la vegetación ante estos cambios. El ciclo hidrológico global, regional y local está relacionado con la distribución y el comportamiento de la vegetación (Stephenson, 1990). Por tal motivo, el agua es un factor determinante en la estructura y composición florística de los ecosistemas y de ésta depende la supervivencia, la habilidad competitiva y los patrones de crecimiento de las especies que conforman las comunidades vegetales (Barradas, 2000). El comportamiento de la vegetación ante cambios a condiciones ambientales ha sido poco estudiado en los ecosistemas templados de latitudes tropicales; sin embargo, estudios en otras latitudes indican diferencias cualitativas y cuantitativas en las respuestas fisiológicas de la vegetación (Williams y col., 1998), así como, diferencia en la productividad (Runyon y col., 1994).

Veracruz es considerado uno de los estados con mayor diversidad biológica del país, su gran superficie le confiere una variedad climática y topográfica que da lugar a una gran riqueza florística (Gómez-Pompa, 1977). Los bosques templados se encuentran ampliamente distribuidos en el estado, y éstos al igual que otras comunidades vegetales sufren un gran deterioro, causado por las actividades agrícolas, ganaderas y forestales; dando lugar a una sobreexplotación y acarreado con ello una pérdida de grandes extensiones naturales. Por esto, es importante señalar el papel que juegan estos ecosistemas en la captación de humedad proveniente del Golfo de México (Boege y Rodríguez, 1992). Uno de los problemas ambientales en la Región de las Grandes Montañas del estado de Veracruz,

es la disminución de la precipitación pluvial, la cual ha disminuido 3.1 y 4.4 mm año⁻¹ en Xalapa y Las Vigas respectivamente, desde 1923 a la fecha (Cervantes y col., 2000). Esta disminución, se debe al impacto humano por la deforestación y el pastoreo, que causan la degradación del ecosistema (Barradas y col., 2004) y acarrea un incremento en la altura de las nubes; como resultado hay un transporte de la humedad a sotavento, con la consecuente disminución en la precipitación pluvial, así como en la frecuencia de nieblas en la región (Barradas, 2000).

Por lo antes expuesto, es importante entender la interacción entre las condiciones climáticas y los procesos de las plantas (Williams y col., 1996). La interacción entre el ambiente y la vegetación ocurre a diferentes niveles de organización, varía en el tiempo y el espacio; y dado que los procesos fisiológicos, como la fotosíntesis y la transpiración son dependientes del clima local (Dawson y Pate, 1996), es trascendental la predicción de cómo la vegetación responde a cambios climáticos, por lo que es necesario evaluar e interpretar el comportamiento de las especies y/o comunidades, en relación a factores ambientales como la temperatura, la radiación y la disponibilidad de agua. En el presente trabajo, se estudió la interacción entre las variables climáticas de un gradiente altitudinal y su asociación con el uso eficiente de agua de diferentes especies vegetales, a través de la determinación de variables fisiológicas como: la transpiración (TRP), la conductividad estomática (g_s), la asimilación de CO₂ (ACO₂) y la eficiencia de uso del agua (EUA), con el fin de comprender la respuesta de las especies a variaciones climáticas.

2.- HIPÓTESIS

Los sitios seleccionados para este estudio presentan diferencias ambientales a lo largo del gradiente altitudinal, y por lo tanto el comportamiento fisiológico (transpiración, conductividad estomática, asimilación de CO₂ y eficiencia de uso del agua) de las especies de estudio será diferente en cada sitio.

En los sitios bajo condiciones climáticas más adversas (menor disponibilidad de agua, menor temperatura, menor radiación), las especies de estudio presentarán una menor transpiración y una menor conductividad estomática, lo cual se reflejará en una mayor eficiencia de uso del agua.

3.- OBJETIVOS

General

Determinar el efecto de la variación climática sobre el comportamiento fisiológico de *Pinus patula*, *P. montezumae*, *P. ayacahuite*, *Platanus mexicana*, *Liquidambar styraciflua*, *Quercus germana*, *Q. xalapensis*, *Q. crasifolia*, *Q. laurina*, *Q. microphylla* y *Alnus acuminata* en el gradiente altitudinal de un bosque templado en la zona central del estado de Veracruz.

Particulares

1.- Comparar la variación microclimática entre los diferentes sitios del gradiente altitudinal y entre los diferentes meses del año.

2.- Determinar y comparar el comportamiento fisiológico (transpiración, conductividad estomática, asimilación de CO₂ y eficiencia de uso del agua) de las especies en estudio, bajo los distintos ambientes climáticos generados por un gradiente altitudinal en diferentes meses del año.

3.- Conocer la relación del efecto climático en el comportamiento fisiológico de las especies *Pinus patula*, *P. montezumae*, *P. ayacahuite*, *Platanus mexicana*, *Liquidambar styraciflua*, *Quercus germana*, *Q. xalapensis*, *Q. crasifolia*, *Q. laurina*, *Alnus acuminata* y *Q. microphylla*.

2.- HIPÓTESIS

Los sitios seleccionados para este estudio presentan diferencias ambientales a lo largo del gradiente altitudinal, y por lo tanto el comportamiento fisiológico (transpiración, conductividad estomática, asimilación de CO₂ y eficiencia de uso del agua) de las especies de estudio será diferente en cada sitio.

En los sitios bajo condiciones climáticas más adversas (menor disponibilidad de agua, menor temperatura, menor radiación), las especies de estudio presentarán una menor transpiración y una menor conductividad estomática, lo cual se reflejará en una mayor eficiencia de uso del agua.

4.- ANTECEDENTES

4.1 Importancia del agua en las plantas

De los diferentes factores ambientales que interactúan en un ecosistema y que tienen un efecto sobre la vegetación, el agua es probablemente uno de los más importantes (Bidwell, 1993). El agua es un componente esencial para los seres vivos, sobre todo porque está llega a constituir del 85 al 95 % de la masa total de los organismos, además de ser el principal factor limitante para su metabolismo y finalmente para su productividad (Smirnoff, 1995). La interacción del agua con los procesos en las plantas son complejos, debido a que ocurren a diferentes escalas y niveles de organización (Stephenson, 1990).

El ciclo hidrológico está relacionado con la distribución y el comportamiento de la vegetación (Williams, 2001), por lo que uno de los factores de mayor importancia en la estructura y composición florística de los ecosistemas naturales es la disponibilidad y distribución de la humedad en el tiempo y en el espacio, ya que de ésta dependen la supervivencia, el desarrollo y los patrones de crecimiento de las especies que forman las comunidades vegetales (Barradas, 2000).

4.2 Conductividad estomática

Los estomas son poros que actúan como barrera, restringiendo la pérdida de agua y la difusión de CO₂, estableciendo un compromiso entre la obtención de CO₂ y la pérdida de agua por transpiración, estos se localizan principalmente en las hojas (Willmar y Fricker, 1996). El aparato estomático está compuesto de dos células oclusivas que delimitan un poro, una serie de células adyacentes (células subsidiarias) y una cavidad subestomática. La proporción de pérdida de agua por medio de la transpiración es directamente proporcional a la apertura estomática (Ehleringer y Monson, 1993). El movimiento estomático es uno de los principales factores que controlan el estado hídrico de las plantas y juega

un papel determinante tanto en la eficiencia de uso del agua, como en la fotosíntesis y la productividad (Meinzer y col., 1993). La conductividad estomática (g_s) es una medida de la velocidad con que el vapor de agua y/o el bióxido de carbono se difunden desde y hacia la cavidad subestomática y está determinada principalmente por la apertura estomática (Jones, 1992).

Los factores microambientales, como la radiación solar (en especial la radiación fotosintéticamente activa), la temperatura del aire, la concentración de CO_2 , la humedad del aire o el déficit de presión de vapor y la disponibilidad de agua, afectan directa o indirectamente el movimiento estomático y en consecuencia a la conductividad estomática (Fanjul y Barradas, 1985; Barradas y col., 2004).

Entre los principales factores ambientales que regulan la conductividad estomática están: 1) la radiación fotosintéticamente activa (RFA), la cual se define como el rango de longitud de onda (entre los 400 y 700 nm), bajo la cual las plantas realizan la fotosíntesis. Normalmente los estomas se abren en respuesta a la luz y se cierran en la oscuridad (Willmar y Fricker, 1996); la cantidad de luz necesaria para lograr la apertura de los estomas varía según las especies, además, se ha observado que la luz azul (longitud de onda entre 340 y 460 nm) tiene diez veces más efecto sobre los estomas, que la luz roja (longitud de onda entre 630 y 680 nm) (Taiz y Zeiger, 1998). 2) La respuesta de la conductividad estomática a la temperatura (T) ha sido tema de gran controversia, generalmente los experimentos muestran que al incrementar la temperatura se abren los estomas, mientras el agua no sea limitante (Bidwell, 1993); sin embargo, las temperaturas elevadas inducen el cierre de los estomas, esto como respuesta indirecta al estrés hídrico o a un aumento en la tasa de respiración, que puede provocar un incremento intracelular de CO_2 en la hoja (Jones, 1992). 3) La humedad del aire está relacionada con el valor de presión de vapor del aire a cierta temperatura; la humedad relativa es una expresión de la relación que existe entre la presión de vapor de agua en un

momento dado y la presión de vapor de una atmósfera saturada a la misma temperatura (Devlin, 1982, Willmar y Fricker, 1996). Es común la utilización del término déficit de presión de vapor (DPV), el cual se define como la cantidad de vapor de agua que le falta al aire para saturarse (Barradas, 1994), por lo que a mayor DPV menor humedad. A principios de 1970, se tenía la idea de que la humedad no presentaba ninguna influencia sobre la apertura de los estomas; sin embargo, actualmente se sabe que en muchas especies estas estructuras se cierran en respuesta al incremento en la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja, cuando supera un nivel crítico (Nobel, 1999). 4) El estado hídrico de la planta también juega un papel muy importante en la apertura estomática. La conductividad estomática tiende a disminuir cuando la planta se encuentra sujeta a sequía, si la pérdida de agua por transpiración no puede ser compensada por la absorción, llegará un momento en el que las propias células oclusivas pierdan turgencia y el estoma se cierre (Pérez y Martínez-Laborde, 1994). Cuando las plantas se encuentran sometidas a estrés hídrico, se acumula ABA (Ácido abscísico) en los tejidos de sus hojas, así como en otras partes de la planta; lo cual genera el cierre de los estomas, en respuesta al estrés hídrico. La acción del ABA sobre el cierre estomático, se basa en la reducción de la turgencia de las células guarda, producida por la pérdida de agua, ya que los canales de entrada del ion K^+ se cierran y este no pasa al interior de las células guarda. Por el contrario, cuando entra agua en las células oclusivas, genera mayor turgencia, esta entrada de agua se produce como respuesta a un descenso del potencial osmótico en el interior de las células oclusivas provocado, fundamentalmente, por la entrada de K^+ (Taiz y Zeiger, 1998; Nobel, 1999). De tal forma que la limitación del agua causa que los estomas se cierren y se reduzca la obtención de carbono y la expansión celular, y en consecuencia se reduce fuertemente la productividad de la planta (Boyer, 1989).

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

4.3 Asimilación de CO₂

La función más importante de las plantas es la de utilizar la energía solar para asimilar CO₂ de la atmósfera y producir moléculas orgánicas complejas por medio de la fotosíntesis (Taiz y Zeiger, 1998). El intercambio de CO₂ y O₂ entre la planta y la atmósfera, se realiza a nivel de la hoja, donde la mayoría del CO₂ asimilado, es consumido en la fotosíntesis (Lambers y col., 1998), la cual puede ser medida por medio del intercambio gaseoso y puede ser expresada cuantitativamente (Larcher, 1995).

La capacidad fotosintética –definida como la máxima tasa fotosintética por unidad de área foliar en condiciones climáticas adecuadas- varía de acuerdo con las especies y condiciones climáticas en las que se desarrollan las mismas (Larcher, 1995). De tal manera que las especies que crecen en ambientes ricos en recursos tienen capacidades fotosintéticas mucho mayores que las que crecen en donde el agua, los nutrimentos o la luz son escasos. Asimismo, hay diferencias de capacidad fotosintética entre distintas formas de vida y su historia evolutiva. Entre las especies con capacidades más elevadas se encuentran las especies con metabolismo C₄ (Press y col., 1999).

4.4 Eficiencia de uso del agua (EUA)

De todos los factores de estrés ambiental, el agua es probablemente el más importante en determinar el crecimiento y productividad de las plantas (Luo y Mooney, 1999). El agua fluye a lo largo de la planta por el continuo suelo-planta-atmósfera, siendo éste el responsable de determinar el estado hídrico de la planta (Sutcliffe, 1979). Este mecanismo se genera

por la diferencia de potencial hídrico que existe entre la planta y la atmósfera, donde el agua fluye de un potencial menor a uno mayor. El gradiente a lo largo de la planta se produce como consecuencia de la pérdida hídrica de las hojas a través de la transpiración (Wilkins, 1987).

Del agua que circula por la planta, en su paso del suelo hacia la atmósfera, sólo una pequeña fracción (el 1%) llega a formar parte de la biomasa, estas cifras dan una idea de la cantidad de agua que necesita una planta para sobrevivir y se puede tomar como un consumo típico; sin embargo, entre especies existen diferencias sustanciales en este consumo (Salisbury y Ross, 1994).

El efecto directo del estrés hídrico sobre las plantas, es la disminución de su tasa fotosintética y la transpiración, causado por el cierre estomático (Larcher, 1995). La cantidad de agua utilizada para la formación de moléculas de carbono es muy pequeña, comparada con las grandes cantidades de agua transpiradas, por lo tanto, hay una mayor eficiencia de uso del agua, cuando una planta gana biomasa a un costo bajo de pérdida de agua por transpiración (Devlin, 1982; Nobel, 1999). En términos económicos la eficiencia de uso del agua (EUA), depende de la entrada de CO₂ (producción) y salida de agua (transpiración), cuando las especies presentan una EUA mayor, éstas asimilan mayor cantidad de CO₂ a un costo menor de pérdida de agua. Estas entradas y salidas están definidas por las condiciones climáticas y por las características fisiológicas de las especies (Luo y Mooney, 1999).

En comunidades naturales la diferencia de eficiencia en el uso del agua de las plantas, puede determinar la adaptación y competencia de las especies y algunas veces la asociación de las mismas. Asimismo, en comunidades donde la mayor limitante es el agua, la productividad está determinada por el uso del agua de las especies (Ehleringer y Cerling, 1995).

4.5 Relación fotosíntesis/transpiración

La fotosíntesis se ve afectada por los diversos factores ambientales, por el estado de desarrollo y por la genética de la planta; la variabilidad en el tamaño y la cantidad de estomas que existe entre las diferentes especies, la edad de la hoja, la posición de la hoja, las condiciones de crecimiento, los cambios estacionales, estos factores influyen en los procesos físicos de difusión y evaporación y también en la conductividad estomática (Hale y Orcutt, 1987; Kozlowski y Pallardy, 1997). En las plantas superiores la productividad se ve limitada por la disponibilidad de agua; cuando el potencial hídrico se torna muy negativo (esto es, cuando el agua se constituye en factor limitante), de inmediato se retarda la expansión celular, por lo que el crecimiento disminuye; así la fotosíntesis es limitada por el agua, a causa del retardo en la expansión foliar y la restricción en la asimilación de CO₂, debido a que los estomas se empiezan a cerrar y la captación de CO₂ se empieza a restringir (Koslowki y Pallardy, 1997).

4.6 Ambiente en el gradiente altitudinal

La región de las Grandes Montañas en el estado de Veracruz, una de las principales características de esa región es su topografía muy pronunciada en un gradiente altitudinal, único en el mundo (García-García y Montañés, 1991; Barradas y col. 2004). El clima en esta región es el resultado de una interacción compleja de los sistemas sinópticos que predominan (sistemas tropicales en verano y de latitudes medias en invierno por el desplazamiento del anticiclón de Las Azores-Bermudas), de la topografía-orografía, de la interacción vegetación-atmósfera y de la gran cercanía al litoral del Golfo de México (Barradas y col., 2004). Así, las variables climáticas definen las áreas de distribución, los límites de supervivencia y los pisos altitudinales de la vegetación, e influyen en la distribución de las especies y comunidades (Prentice y col., 1992).

5.- SITIO DE ESTUDIO

Veracruz es uno de los estados que presentan mayor variedad de ecosistemas en México, debido a su distribución altitudinal, a su compleja topografía y a sus diferentes tipos de subsuelos. Aunque está compuesto principalmente de zonas de altitud por debajo de los 300 m snm, en él se encuentra una parte importante del sistema montañoso de México, que es parte de la Sierra Madre Oriental y del Cinturón Neovolcánico, en donde se localiza un gradiente altitudinal muy pronunciado, que va desde el nivel del mar hasta los 5500 m snm

En el presente estudio se consideraron tres sitios de trabajo en un gradiente altitudinal que va de 1460 m snm hasta los 2900 m snm, en donde existen comunidades vegetales de Bosque Mesófilo de Montaña, Bosque de Pino-Encino y Bosque de Pino (Gómez-Pompa, 1977). Los sitios de trabajo fueron: 1) Xalapa, con una altitud de 1460 m snm y un clima templado cálido, $T_{\text{media anual}}$ de 18 °C y una $P_{\text{p anual}}$ de 1500 mm; 2) La Joya con una altitud de 2100 m snm y con un clima frío húmedo, $T_{\text{media anual}}$ de 16 °C y una $P_{\text{p anual}}$ de 1000 mm; finalmente, 3) El Rosario (Municipio de Xico) localizado en una altitud de 2900 m snm, con un clima frío seco con una $T_{\text{media anual}}$ de 12 °C y una $P_{\text{p anual}}$ de 500 mm (Boege y Rodríguez, 1992) (Fig.1).

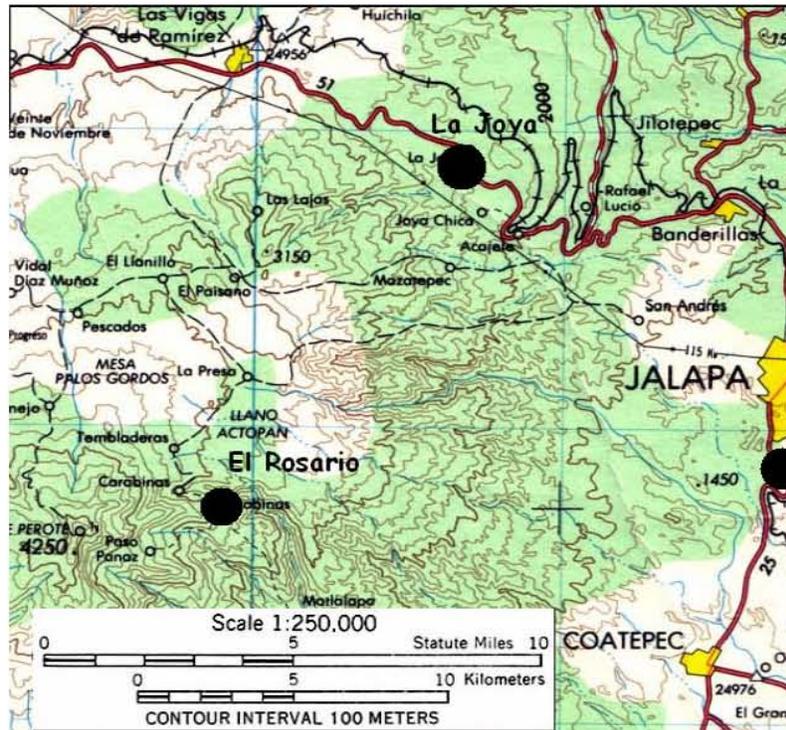


Figura 1. Sitios de estudio, Jalapa (1460 m snm), La Joya (2100 m snm) y El Rosario (2900 m snm).

6.- MATERIAL Y METODO

6.1 Especies estudiadas

Para la realización del presente trabajo, fueron seleccionadas especies representativas de cada comunidad, en las cuales se realizaron las mediciones de conductividad estomática (gs), transpiración (TRP), asimilación de CO₂ (ACO₂) y eficiencia de uso del agua (EUA); las especies de estudio fueron las siguientes:

Sitio	Especies Aciculadas	Especies Latifoliadas
Xalapa 1460 m snm	<i>Pinus patula</i> Schltdl. & Cham. <i>Pinus montezumae</i> Lambert. <i>Pinus ayacahuite</i> C.Ehrenb. ex Schltdl.	<i>Platanus mexicana</i> Moric. <i>Liquidambar styraciflua</i> L. var. <i>Mexicana</i> Oersted. <i>Quercus germana</i> Schltdl. & Cham. <i>Quercus xalapensis</i> Bonpl.
La Joya 2100 m snm	<i>P. patula</i> Schltdl. & Cham.	<i>Quercus crasifolia</i> Humb. et Bonpl. <i>Quercus laurina</i> Humb. et Bonpl. <i>Alnus acuminata</i> Kunth
El Rosario 2900 m snm	<i>Pinus patula</i> Schltdl. & Cham. <i>Pinus montezumae</i> Lambert. <i>Pinus ayacahuite</i> Ehren. & Schltdl.	<i>Quercus microphylla</i> Née

6.2 Variables microambientales

El trabajo en el campo incluyó la medición de variables microambientales en los tres sitios de estudio, en distintos meses del año (agosto, octubre y noviembre de 2003, y marzo de 2004), donde se midieron las siguientes variables:

a) Temperatura y humedad del aire (T_a , HR), estas se evaluaron con un sensor de humedad y temperatura del aire (HOBO-H8 Pro RH/Temp. Onset Computer Corporation, MA, USA) cada treinta minutos, de seis a diez días por cada mes de mediciones. Los sensores fueron colocados a una altura aproximada de 2 m del suelo.

b) Temperatura del suelo (T_s) se determinó con un sensor de temperatura (HOBO-H8-Pro Temp. Onset Computer Corporation, H01-001-01, MA, USA), realizando las mediciones cada treinta minutos, de seis a diez días por cada mes de mediciones. Los sensores fueron colocados a una profundidad de 0.20 m del suelo.

c) El contenido relativo de agua en el suelo (CRA) se estimó por medio del método gravimétrico, a partir de tres muestras por sitio, en cada mes de mediciones. El muestreo se realizó con un nucleador (Forestry Suppliers, Inc. USA) de diámetro de 0.07 m y una longitud de 0.20 m.

d) La radiación fotosintéticamente activa (RFA) se midió con un sensor cuántico (LI-190SB, Campbell-Scientific, Logan, USA) que se encuentra conectado a un porómetro de estado estable (LI-1600, LI-COR, Lincoln, Nebraska, E.U.A.).

La toma de datos de las variables microambientales se realizó durante el mismo tiempo que se llevaron a cabo las mediciones fisiológicas.

6.3 Variables fisiológicas

La medición de la conductividad estomática (g_s) y transpiración (TRP), se realizó en marchas diurnas en cada mes, con un porómetro de estado estable (LI-1600, LI-COR, Lincoln, Nebraska, E.U.A.), tomando datos cada dos horas desde las 9:00 hasta las 17:00 hora local (hl) (9:00, 11:00, 13:00, 15:00 y 17:00 hl), midiendo tres hojas por cada hora de medición, en cada uno de dos individuos de cada especie.

6.4 Experimentos en el laboratorio

Para la realización de los experimentos de laboratorio, se utilizaron entre 10 y 15 plántulas, de *Pinus patula*, *P. ayacahuite*, *P. montezumae*, *Platanus mexicana*, *Liquidambar styraciflua*, *Quercus germana*, *Q. xalapensis*, *Q. laurina* y *Alnus acuminata*. Es importante señalar que no se logró obtener individuos de *Quercus crasifolia* (La Joya) y *Quercus microphylla* (El Rosario), para su estudio en el laboratorio y por lo tanto no se pudieron obtener los valores de ACO_2 y EUA. Las plántulas fueron transplantadas a tubos de PVC con un diámetro de 110 mm, en un sustrato de 1.5 k de musgo esterilizado, fertilizado con 7.3 g de Osmocote, Scotts, con un contenido de 14-14-14 de nitrógeno, fósforo y potasio; y se colocaron en un invernadero, bajo condiciones climáticas similares.

Estas plántulas se sometieron a estrés hídrico, se tomaron 2 bloques de 5 individuos cada uno, uno se mantuvo con riego a capacidad de campo cada 15 días y el segundo bajo riego a capacidad de campo cada 7 días. Para establecer el estrés hídrico, se hicieron pruebas preeliminares, donde se regaron 5 macetas a capacidad de campo y se midió el potencial hídrico de las hojas, hasta alcanzar valores de potencial hídrico constantes y que éstas no se encontraran en estado de marchites.

En el laboratorio se determinó la asimilación de bióxido de carbono (ACO_2), conductividad estomática (g_s) y transpiración (TRP), con un analizador de CO_2 (CIRAS-1, CO_2 gas analyser, PP Systems, Hitchin Herts, U.K). Para esto, se utilizaron los dos bloques de plantas, obteniendo

valores de g_s y ACO_2 , bajo variaciones de temperatura (desde 10 hasta 45 °C, cada 5 °C), de humedad (desde 10 hasta 100 %, cada 20 %) y de radiación fotosintéticamente activa (desde 0 hasta 1500 μmol , cada 200 o 300 μmol); de tal forma, que a partir de la obtención de la ecuación correspondiente (regresión lineal de g_s versus ACO_2), permitió obtener la asimilación de CO_2 de campo, a partir de los datos de g_s obtenidos en el campo.

Finalmente, se calculó la eficiencia de uso del agua (EUA) mediante la ecuación 1, considerando que EUA está definido por la asimilación de CO_2 por unidad de agua transpirada, como se muestra a continuación:

$$\text{EUA } (\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}) = \text{ACO}_2 / \text{TRP} \quad (\text{Ecuación 1})$$

Donde: ACO_2 = Asimilación de CO_2 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y

TRP = Transpiración ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

6.5 Análisis de resultados

Los datos microambientales (temperatura del aire y del suelo, déficit de presión de vapor y humedad del suelo) fueron analizados con un análisis de varianza (ANOVA) de dos factores (sitio y mes del año). Mientras que los datos fisiológicos (transpiración, conductividad estomática, asimilación de CO_2 y eficiencia de uso del agua), se analizaron con un ANOVA de tres factores (sitio, mes y especie) en las tres especies aciculadas de Xalapa y El Rosario. En La Joya solo fue posible obtener datos de *P. patula*, por lo que se utilizó un ANOVA de dos vías (sitio y mes). En el caso de las especies latifoliadas, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de una vía, comparando individualmente cada especie entre meses del año. Además, se determinó el efecto de las variables microambientales (temperatura del aire, temperatura del suelo y déficit de presión de vapor) sobre las variables fisiológicas (conductividad estomática

y transpiración) mediante un análisis de regresión múltiple. Para el análisis estadístico se utilizó un programa computacional (Statgraphics Plus 2.0, SGWIN software, USA).

7.- RESULTADOS

7.1 Caracterización microclimática de los sitios

La Fig. 2 muestra el comportamiento de las cuatro variables microclimáticas, temperatura del aire, T_a (2A), déficit de presión de vapor, DPV (2B), temperatura del suelo, T_s (2C) y contenido relativo de agua en el suelo, CRA (2D).

Los valores de T_a y T_s presentaron diferencias significativas entre meses ($F_{(2, 3774)} = 153$, $p < 0.0001$ y $F_{(3, 3827)} = 1783$, $p < 0.0001$), entre sitios ($F_{(2, 3773)} = 1664$, $p < 0.0001$; $F_{(2, 3828)} = 18725$, $p < 0.0001$) y la interacción de los factores mes/sitio ($F_{(6, 3770)} = 6$, $p < 0.0001$; $F_{(6, 3824)} = 325$, $p < 0.0001$), T_a y T_s respectivamente. El comportamiento de la temperatura de aire (T_a) y temperatura del suelo (T_s) fue similar en los tres sitios durante los meses de mediciones, presentando valores medios en agosto, los cuales incrementaron en octubre, en donde alcanzaron sus valores máximos, y disminuyeron en los dos siguientes meses, registrando los valores más bajos en noviembre. Entre sitios, el de menor altitud (Xalapa) presentó los valores más altos de T_a y T_s en los cuatro meses de mediciones ($T_a = 17.6$, 17.8 , 14.4 y 16.2 °C; y $T_s = 18.1$, 18.6 , 16.5 y 16.9 °C en agosto, octubre, noviembre y marzo respectivamente (Fig. 2A y 2C)). En el sitio de altitud media (La Joya), se registraron valores intermedios de T_a y T_s , siendo notablemente menores que los valores obtenidos en el sitio de menor altitud ($T_a = 12.7$, 13.1 , 8.9 y 10.5 °C; y $T_s = 14.8$, 16.5 , 10.4 y 14.2 °C en agosto, octubre, noviembre y marzo respectivamente (Fig. 2A y 2C)). En el sitio de mayor altitud (El Rosario), se presentaron los valores más bajos de T_a y T_s durante los cuatro meses de mediciones; así, T_a en agosto y octubre fueron similares (9.1 y 9.3 °C), para noviembre y marzo, T_a disminuyó a 7.2 °C (Fig. 2A); mientras que, T_s presentó poca variación, en agosto fue de 11.1 °C, en octubre y noviembre de 10.3 °C y en marzo de 8.6 °C (Fig. 2C).

El déficit de presión de vapor (DPV) presentó diferencias entre meses ($F_{(3, 3771)} = 149, p < 0.0001$), entre sitios ($F_{(2, 3772)} = 47, p < 0.0001$) y en la interacción de los factores mes/sitio ($F_{(6, 3768)} = 7, p < 0.0001$). El comportamiento del DPV fue similar en los tres sitios durante los cuatro meses de mediciones, teniendo los valores más bajos en agosto, los cuales aumentaron gradualmente para octubre y noviembre, donde se alcanzaron sus valores máximos, finalmente en marzo los valores disminuyen (Fig. 2B). Entre sitios, los valores máximos se registraron en el de menor altitud, siendo estos de 1.8, 2.6, 4.6 y 2.7 kPa, en agosto, octubre, noviembre y marzo, respectivamente. En la altitud media, se presentaron valores intermedios (1.0, 1.7, 3.7 y 1.3 kPa, agosto, octubre, noviembre y marzo, respectivamente). En el sitio de mayor altitud, se tuvieron los valores más bajos de DPV (0.2, 1.3, 3.1 y 1.9 kPa, en agosto, octubre, noviembre y marzo, respectivamente) (Fig. 2B).

Los valores obtenidos del contenido relativo de agua en el suelo (CRA) no exhibieron diferencias estadísticas entre sitios ($F_{(2, 33)} = 0.07, p = 0.9352$), ni entre meses ($F_{(3, 32)} = 2.49, p = 0.0842$). El comportamiento de los valores de CRA presentó poca variación entre meses y entre sitios. Se obtuvieron valores medios de CRA en agosto (55 y 57 %), los cuales aumentaron en octubre (excepto en la menor altitud) hasta un 60 %, alcanzando sus valores máximos; en noviembre se observó un descenso del CRA (55 %); y finalmente, en marzo descendió a 49 y 54 % (Fig. 2D).

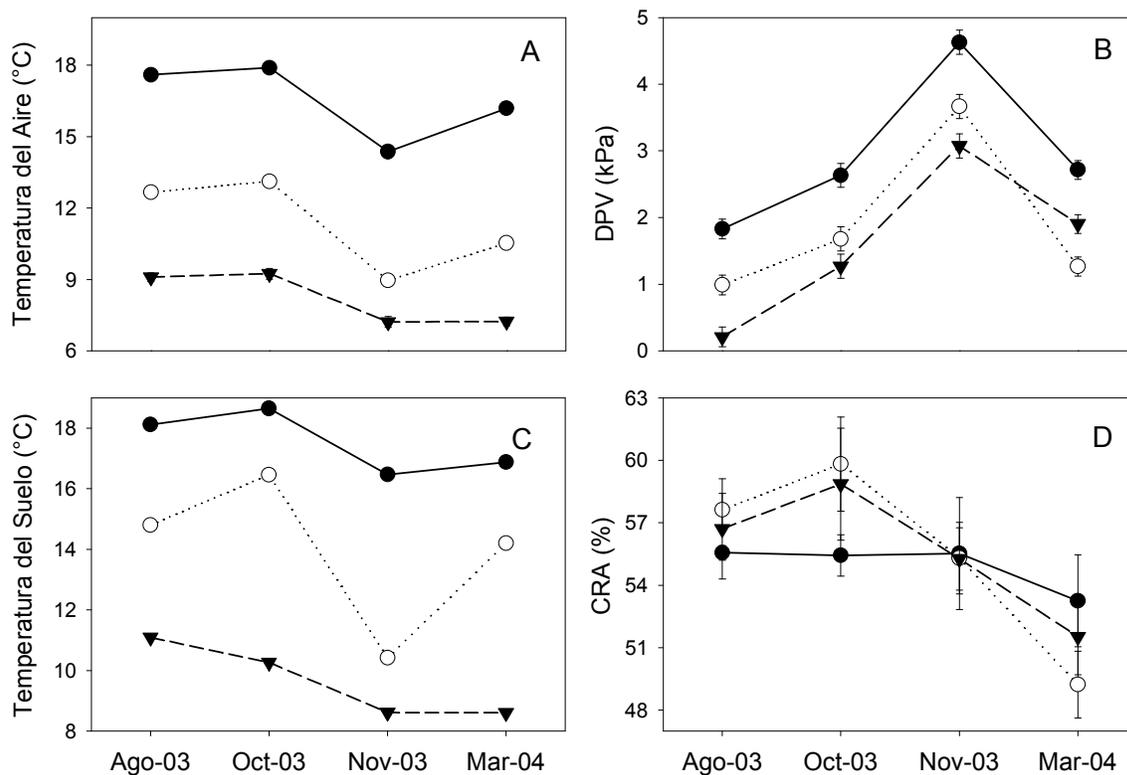


Figura 2. Temperatura del aire (A), déficit de presión de vapor (DPV)(B), temperatura del suelo (C) y contenido relativo de agua en el suelo (CRA)(D) en Xalapa (1460 m snm) (●), La Joya (2100 m snm) (○) y El Rosario (2900 m snm) (▼) en agosto, octubre y noviembre del 2003 y marzo del 2004. Los símbolos representan la media y las barras el error estándar, en algunos casos el error estándar es más pequeño que los símbolos) (n = 336).

7.2 Conductividad estomática (g_s)

Especies aciculadas (Pinos)

En las especies de pinos, los valores más altos de conductividad estomática (g_s) se observaron en agosto; siendo el sitio de menor altitud (Xalapa) el que presentó los valores máximos de g_s ; además, la especie que expuso la mayor g_s fue *Pinus montezumae* (322 y 227 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en Xalapa y El Rosario respectivamente).

En octubre, los valores de g_s disminuyeron notablemente, así como la variación entre especies; en el sitio de menor altitud (Xalapa), los valores de g_s de las tres especies se encontraron entre 109 y 142 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; en el sitio de altitud media (La Joya), el valor de g_s en *P. patula* fue menor (59 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); y los valores de g_s en el sitio de mayor altitud (El Rosario) fueron más altos (entre 76 y 100 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) que en La Joya, pero menores que los obtenidos en Xalapa.

En noviembre y marzo, se obtuvieron valores bajos de g_s , disminuyendo notablemente respecto a agosto y octubre; los valores de g_s presentaron poca variación entre sitios y especies. En noviembre, la g_s obtenida fue de 50 a 70 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras que, en marzo fue de 60 a 100 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 3). Es importante señalar que las condiciones ambientales durante marzo, fueron más favorables que en noviembre, principalmente porque en noviembre hubo un descenso del DPV.

Entre sitios, el de menor altitud (Xalapa), presentó los valores más altos de g_s en los cuatro meses, mientras que, los valores de g_s en los sitios de altitud media (La Joya) y en la mayor altitud (El Rosario) fueron más bajos (Fig. 3). Teniendo diferencia significativa entre meses ($F_{(3, 535)} = 212$; $p < 0.0001$), entre sitios ($F_{(1, 537)} = 66$; $p < 0.0001$) y entre especies ($F_{(2, 536)} = 11$; $p < 0.0001$).

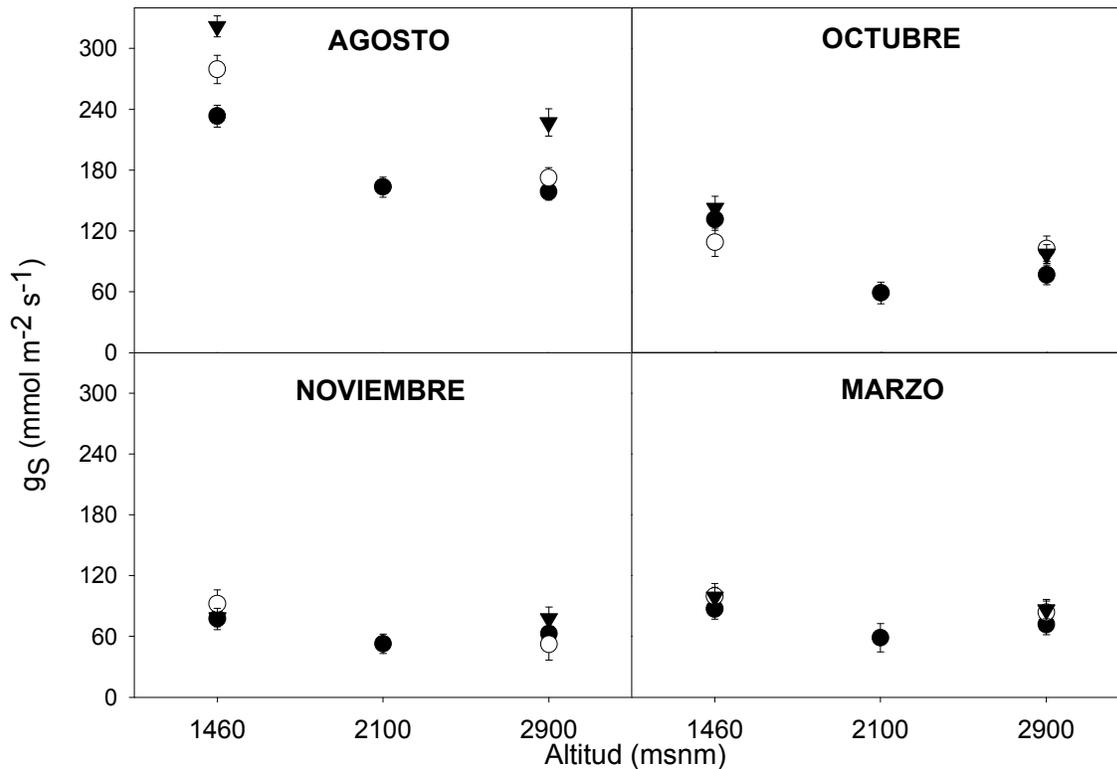


Figura 3. Conductividad estomática de *Pinus patula* (●), *Pinus ayacahuite* (○) y *Pinus montezumae* (▼) en agosto, octubre, noviembre y marzo en tres diferentes altitudes, 1460 m snm (Xalapa), 2100 m snm (La Joya) y 2900 m snm (El Rosario). Los símbolos representan la media y las barras el error estándar, n = 41.

Especies latifoliadas

La figura 4 muestra el comportamiento de g_s en los árboles latifoliados, este fue muy variado entre especies y meses. La tabla 1 (anexo 1) muestra los valores de las comparaciones estadísticas entre especies y entre meses.

En agosto y octubre se observaron los valores más bajos de g_s en la mayoría de las especies; en el sitio de menor altitud (Xalapa), *Platanus mexicana* presentó en estos dos meses los valores máximos de g_s (364-350 mmol m⁻² s⁻¹), siendo menores respecto al obtenido en noviembre; *Quercus*

germana también obtuvo valores bajos de g_s (225-210 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), los cuales fueron los más bajos durante el estudio. En el sitio de altitud media (La Joya), en agosto las tres especies tuvieron valores de g_s más altos (336 y 381 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) respecto a los otros dos sitios; y en octubre, los valores disminuyeron notablemente, teniendo valores bajos de g_s (265 y 300 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y menores que los de los otros sitios. Finalmente, en el sitio de mayor altitud (EL Rosario), *Quercus microphylla* mostró un valor bajo de g_s (274 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en agosto, el cual fue el más bajo de la especie; y para octubre, el valor de g_s incremento notablemente (373 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

En noviembre se encontraron los valores más altos de g_s de la mayoría de las especies, además, la variación entre especies fue alta. En el sitio de menor altitud (Xalapa) se presentaron los valores máximos, siendo los valores de *L. styraciflua* y *Q. xalapensis* los más altos (543 y 537 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente), seguidos por los valores de *P. mexicana* y *Q. germana*. *Alnus acuminata*, *Q. crasifolia* y *Q. laurina* en el sitio de altitud media (La Joya), tuvieron valores menores (338 y 357 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) respecto a los de las especies en Xalapa. El sitio de mayor altitud (El Rosario), *Q. microphylla*, presentó un valor alto de g_s (392 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), siendo más altos que los de las especies de la altitud media.

En marzo, los valores de g_s tuvieron una disminución respecto a noviembre, excepto por los valores de *Q. microphylla* (387 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y *A. acuminata* (371 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). En el piso altitudinal bajo, *P. mexicana* y *L. styraciflua* tuvieron valores aproximados de 390 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras que, *Q. germana* y *Q. xalapensis* expusieron valores de g_s menores. En el sitio de altitud media (La Joya), *Q. crasifolia* y *Q. laurina* mostraron valores bajos de g_s (228 y 254 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivamente) (Fig. 4).

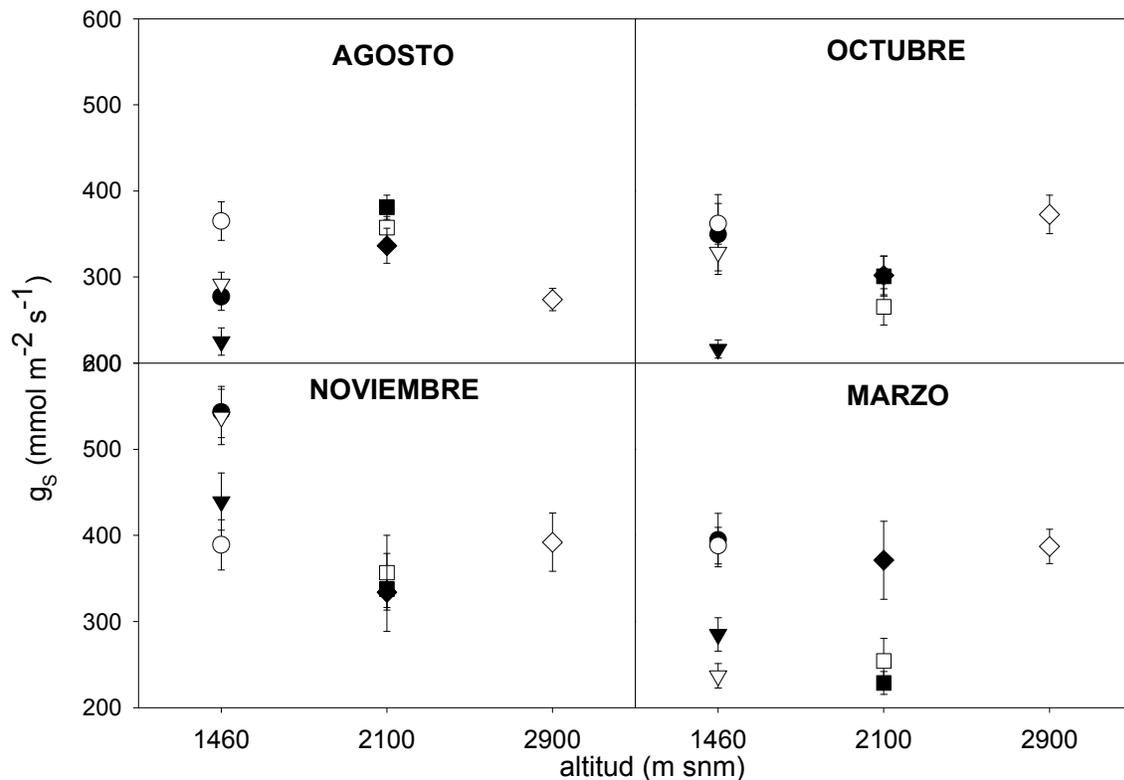


Figura 4. Conductividad estomática de *L. styraciflua* (●), *P. mexicana* (○), *Q. germana* (▼), *Q. xalapensis* (▽), *Q. crasifolia* (■), *Q. laurina* (□), *A. acuminata* (◆) y *Q. microphylla* (◇) en agosto, octubre, noviembre y marzo en tres diferentes altitudes, 1460 m snm (Xalapa), 2100 m snm (La Joya) y 2900 m snm (El Rosario). Los símbolos representan la media y las barras el error estándar, n = 36.

7.3 Transpiración

Especies aciculadas (Pinos)

El comportamiento de la transpiración (TRP) fue similar al observado en la g_s ; los valores más altos se encontraron en agosto; donde el sitio de menor altitud (Xalapa) presentó los valores máximos; del mismo modo, *P. montezumae* fue la especie que mostró la mayor TRP (3.8 y 1.8 mmol m⁻² s⁻¹ Xalapa y El Rosario respectivamente); mientras que *P. patula* obtuvo los valores más bajos (2.8 y 1.1 mmol m⁻² s⁻¹) Xalapa y El Rosario respectivamente.

En octubre, los valores de TRP disminuyeron respecto a agosto. En el sitio de menor altitud (Xalapa), nuevamente se encontraron los valores máximos de TRP (0.6 y 2.4 mmol m⁻² s⁻¹) de las tres especies. En el sitio de altitud media (La Joya), el valor de TRP en *P. patula* fue menor (0.8 mmol m⁻² s⁻¹) que el obtenido por la misma especie en Xalapa y similar al obtenido en El Rosario. En el sitio de mayor altitud (El Rosario), los valores de TRP de las tres especies estuvieron entre 0.8 y 1.1 mmol m⁻² s⁻¹, similares respecto a La Joya, pero menores que los obtenidos en Xalapa.

En noviembre y marzo, se obtuvieron los valores más bajos de TRP, presentando poca variación entre sitios y especies. En el sitio más bajo (Xalapa), los valores en las tres especies fueron semejantes, 1.9 mmol m⁻² s⁻¹ en noviembre y 1.7 mmol m⁻² s⁻¹ en marzo; en el siguiente piso altitudinal (La Joya), el valor de TRP de *P. patula* fue menor (1.0 mmol m⁻² s⁻¹) en las dos temporadas de mediciones. Y en el sitio de mayor altitud (El Rosario), las tres especies exhibieron valores bajos de TRP (0.8 a 1.1 mmol m⁻² s⁻¹ en noviembre y de 0.9 a 1.2 mmol m⁻² s⁻¹ en marzo), siendo menores que en Xalapa y similares que en La Joya. Estos resultados reflejaron una diferencia significativa entre meses ($F_{(3, 534)} = 62$; $p < 0.0001$).

Entre sitios, el de menor altitud (Xalapa) presentó los valores más altos de TRP en los cuatro meses, mientras que, los valores de TRP observados en los sitios de altitud media (La Joya) y de la mayor altitud (El Rosario) fueron menores (Fig. 5); teniendo diferencias significativas entre sitios ($F_{(1,536)} = 329$; $p < 0.0001$). Igualmente, se encontraron diferencias estadísticas entre especies ($F_{(2,535)} = 17$; $p < 0.0001$).

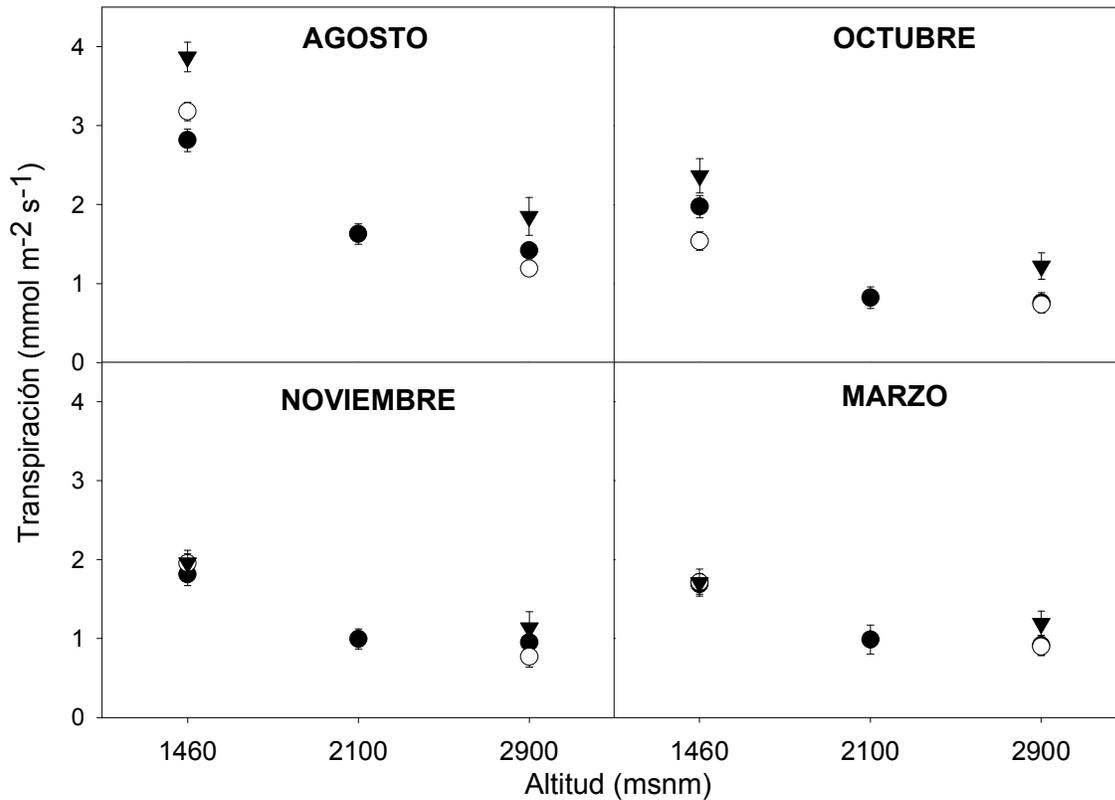


Figura 5. Transpiración de *Pinus patula* (●), *Pinus ayacahuite* (○) y *Pinus montezumae* (▼) en agosto, octubre, noviembre y marzo en tres diferentes altitudes, 1460 m snm (Xalapa), 2100 m snm (La Joya) y 2900 m snm (El Rosario). Los símbolos representan la media y las barras el error estándar (en algunos casos el error estándar es más pequeño que los símbolos), n = 41.

Especies latifoliadas

En la figura 6 se observan los valores de TRP en las especies latifoliadas. En la tabla 2 (anexo 1) se observan los valores de las comparaciones estadísticas entre especies y entre meses.

En agosto, en el sitio con menor altitud (Xalapa), *P. mexicana* presentó el valor máximo de TRP ($9.6 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), el cual fue el máximo obtenido durante el estudio; *L. styraciflua* y *Q. xalapensis* presentaron valores medios, comparables con los valores de TRP de la altitud media; mientras que, *Q. germana* presentó el valor más bajo de TRP ($5.7 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), similar al observado para *Q. microphylla* en el sitio de mayor altitud.

En octubre los valores de TRP fueron menores respecto al mes anterior. En el sitio de menor altitud, los valores de TRP de *P. mexicana*, *L. styraciflua* y *Q. xalapensis* fueron similares (6.7 a 7.5 mmol m⁻² s⁻¹) y mayores que los presentados por *A. acuminata*, *Q. crasifolia* y *Q. laurina* (entre 6.1 y 6.5 mmol m⁻² s⁻¹) en la altitud intermedia. En el sitio de mayor altitud, *Q. microphylla* presento valores bajos de TRP (5.1 mmol m⁻² s⁻¹), equivalente a los obtenidos en el mes pasado (agosto), pero mayores que los de *Q. germana* en el sitio más bajo; a diferencia del mes anterior, donde *Q. germana* a pesar de tener valores bajos de transpiración, estos estuvieron por encima de los de *Q. microphylla*.

En noviembre se encontraron los valores más altos de TRP en la mayoría de las especies, excepto por los valores obtenidos en agosto por *P. mexicana* y *Q. xalapensis*; asimismo, disminuyo la variación entre especies; en el sitio de menor altitud (Xalapa), los valores de TRP fueron similares a los del piso intermedio (entre 8.7 y 7.3 mmol m⁻² s⁻¹), sólo *Q. microphylla* del piso altitudinal alto registro un valor de TRP menor.

En marzo, los valores de TRP tuvieron una disminución con respecto a noviembre, la diferencia en los pisos altitudinales bajo y medio fue más evidente. En el piso más bajo, *P. mexicana* y *L. styraciflua* presentaron los valores de TRP más altos (8.5 y 8.0 mmol m⁻² s⁻¹ respectivamente), seguidos por los valores de TRP de *Q. germana* y *Q. xalapensis*; en el piso intermedio (La Joya), *A. acuminata* presento el valor máximo (6.9 mmol m⁻² s⁻¹), seguido de *Q. crasifolia* y *Q. laurina*. La especie del piso más alto presento valores menores de TRP, como los de *Q. germana* y *Q. xalapensis* del piso más bajo (Fig. 6).

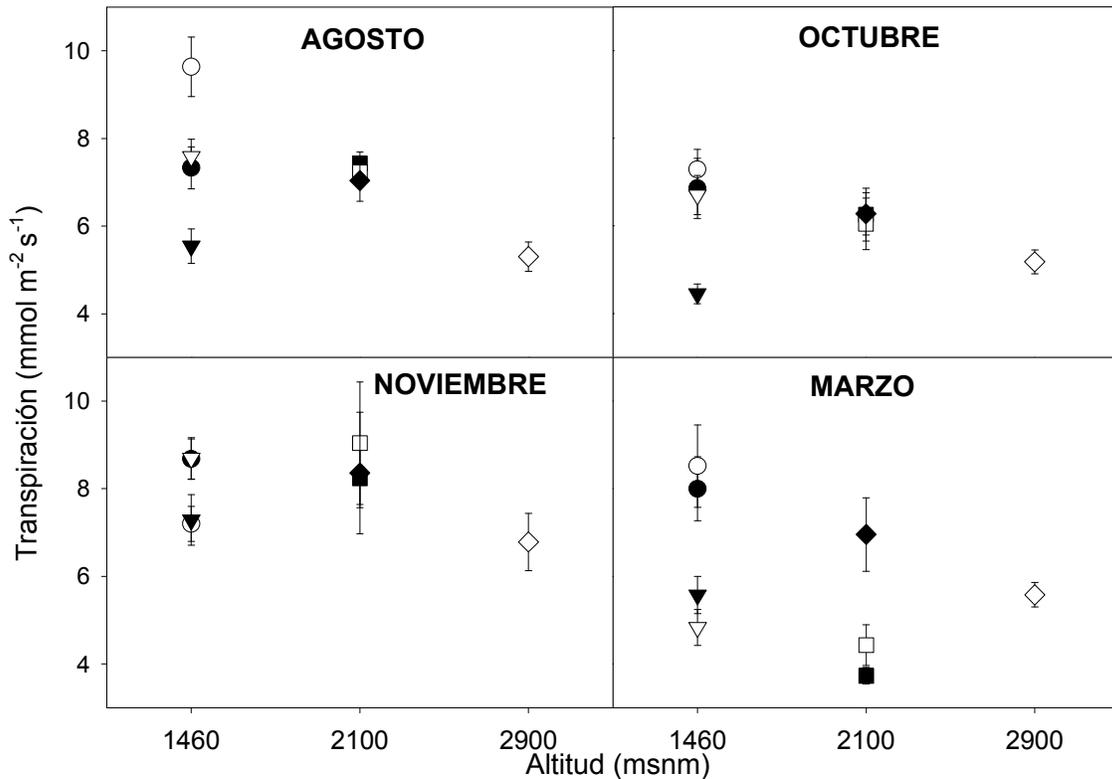


Figura 6. Transpiración de *L. styraciflua* (●), *P. mexicana* (○), *Q. germana* (▼), *Q. xalapensis* (▽), *Q. crasifolia* (■), *Q. laurina* (□), *A. acuminata* (◆) y *Q. microphylla* (◇) en agosto, octubre, noviembre y marzo en tres diferentes altitudes, 1460 m snm (Xalapa), 2100 m snm (La Joya) y 2900 m snm (El Rosario). Los símbolos representan la media y las barras el error estándar, n = 36.

7.4 Asimilación de CO₂

Especies aciculadas (Pinos)

En agosto se observaron los valores más altos de ACO₂. Teniendo en el sitio de menor altitud (Xalapa) los valores más altos de ACO₂; igualmente, *P. ayacahuite* presento el valor máximo de ACO₂ (4.3 μmol m⁻² s⁻¹), mientras que *P. montezumae* y *P. patula* tuvieron valores un poco menores (3.6 μmol m⁻² s⁻¹), sin embargo, estos fueron mayores respecto a los otros dos sitios, además de ser los máximos obtenidos durante el estudio. En el sitio de altitud media (La Joya), *P. patula* expuso valores

menores de ACO₂, iguales a los que presento en el sitio de mayor altitud (El Rosario); en este último sitio, *P. ayacahuite* y *P. montezumae* presentaron valores más altos de ACO₂ (2.8 μmol m⁻² s⁻¹) que los de *P. patula*.

En octubre los valores de ACO₂ fueron notablemente menores respecto al mes pasado; además disminuyó la variación entre sitios y especies. En la altitud más baja (Xalapa), las tres especies presentaron los valores parecidos y los más altos del mes (1.6 y 1.8 μmol m⁻² s⁻¹); en la altitud media (La Joya), *P. patula* tuvo un valor parecido a los del sitio de menor altitud (1.4 μmol m⁻² s⁻¹); en el sitio de mayor altitud (El Rosario), los valores de ACO₂ de las tres especies de pinos fueron más bajos (de 1 a 1.2 μmol m⁻² s⁻¹) del mes.

Los valores de ACO₂ en noviembre y marzo fueron los más bajos que se registraron, con valores de 0.4 a 1.7 μmol m⁻² s⁻¹ en las dos temporadas, siendo menores respecto a agosto y octubre, (Fig. 7). De la misma forma, estos valores presentaron una mayor variación entre especies. En noviembre, el sitio de menor altitud (Xalapa), los valores de ACO₂ de las tres especies fueron parecidos a los del sitio de mayor altitud, únicamente disminuyó el valor de *P. ayacahuite*, de 1.3 μmol m⁻² s⁻¹ en Xalapa a 0.4 μmol m⁻² s⁻¹ en el Rosario. En el sitio de altitud media (La Joya), *P. patula* presentó el mayor valor de ACO₂ del mes, el cual estuvo por debajo de los valores de los meses pasados. En marzo, los valores de ACO₂ fueron similares respecto a noviembre, teniendo valores de ACO₂ entre 0.4 a 1.7 μmol m⁻² s⁻¹ en los tres sitios y para las tres especies (Fig. 7): Teniendo diferencias significativas entre meses ($F_{(3,534)} = 149$; $p < 0.0001$) y entre sitios ($F_{(1, 536)} = 31$; $p < 0.0001$).

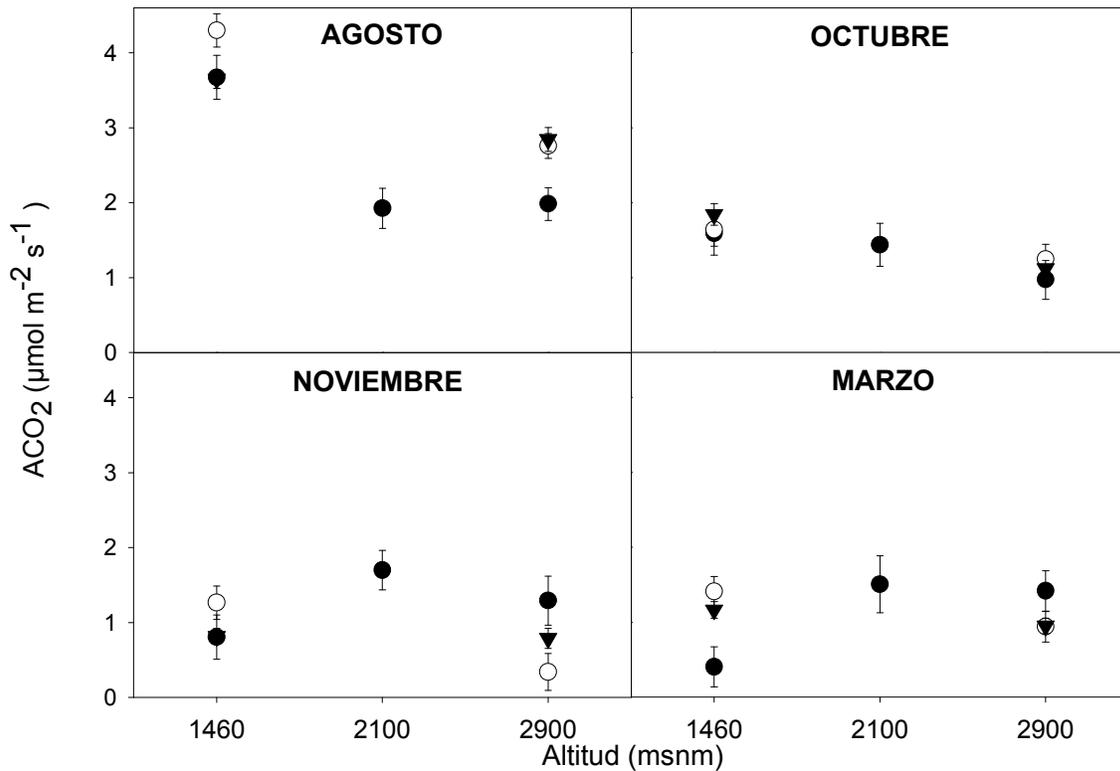


Figura 7. Asimilación de CO₂ de *Pinus patula* (●), *Pinus ayacahuite* (○) y *Pinus montezumae* (▼) en agosto, octubre, noviembre y marzo, en tres diferentes altitudes, 1460 m snm (Xalapa), 2100 m snm (La Joya) y 2900 m snm (El Rosario). Los símbolos representan la media y las barras el error estándar, n = 41.

Especies latifoliadas

Los valores de ACO₂ en los árboles latifoliados fueron diferentes entre especies y meses. El comportamiento general de la ACO₂ entre meses fue parecido, donde *Quercus germana* y *A. acuminata* presentaron los valores más altos de ACO₂ durante los cuatro meses. En la tabla 3 (anexo 1) se observan los valores de las comparaciones estadísticas entre especies y entre meses.

En el sitio con menor altitud (Xalapa), *Q. germana* presentó los valores máximos de ACO₂, teniendo el valor más alto en marzo (2.1 μmol m⁻² s⁻¹) y el más bajo en octubre (1.5 μmol m⁻² s⁻¹); valores de ACO₂ comparables con los observados en *A. acuminata* del sitio de altitud media

(La Joya); los cuales se encontraron entre 1.6 y 1.8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, siendo estas dos especies las que presentaron los mayores valores de ACO_2 durante los cuatro meses de mediciones. Entre tanto, *L. styraciflua* y *P. mexicana* presentaron valores medios (1.2 y 1.5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y similares en agosto, octubre y marzo, únicamente variaron en el mes de noviembre, donde *L. styraciflua* presento un valor alto de ACO_2 (1.8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), el cual fue similar al observado para las dos especies con los valores máximos (*Q. germana* y *A. acuminata*). Finalmente, *Q. xalapensis*, en el sitio de menor altitud (Xalapa), presento valores bajos de ACO_2 en los cuatro meses, siendo similares a los encontrados para *Q. laurina*, en el sitio de altitud intermedia (Fig. 8).

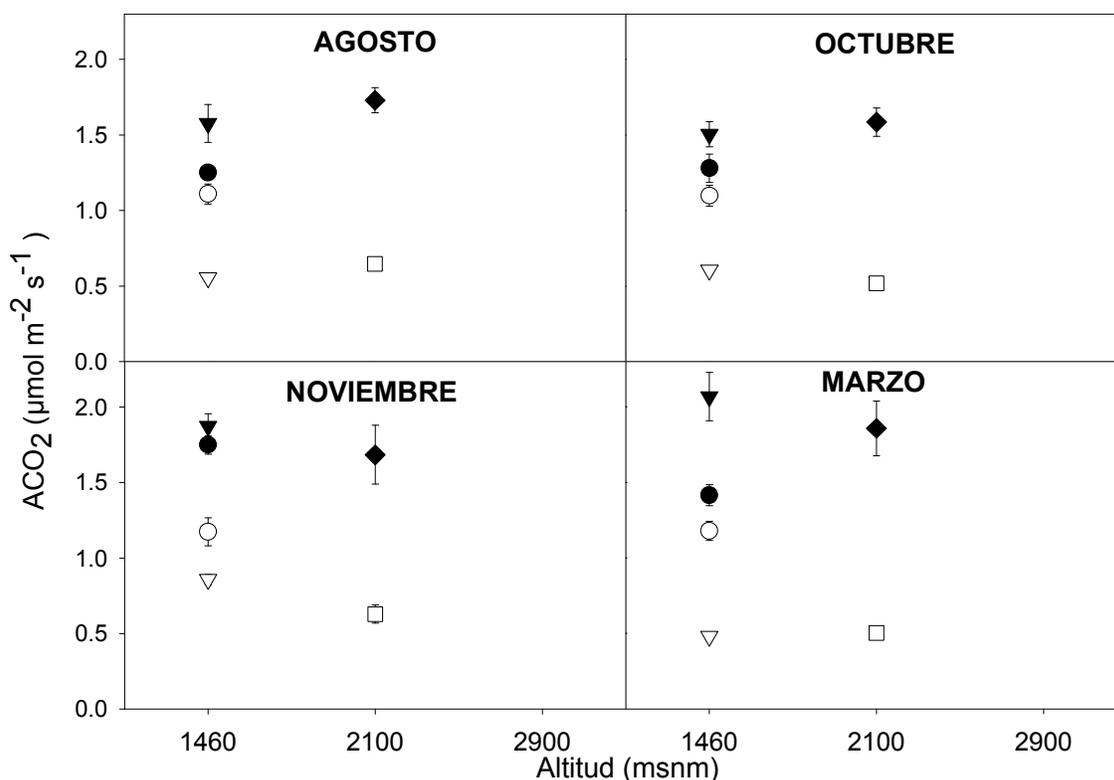


Figura 8. Asimilación de CO_2 de *L. styraciflua* (●), *P. mexicana* (○), *Q. germana* (▼), *Q. xalapensis* (▽), *Q. laurina* (□) y *A. acuminata* (◆) en agosto, octubre, noviembre y marzo, en dos diferentes altitudes, 1460 m snm (Xalapa) y 2100 m snm (La Joya). Los símbolos representan la media y las barras el error estándar (en algunos casos el error estándar es más pequeño que los símbolos), $n = 36$.

7.5 Eficiencia de uso del agua

Especies aciculadas (Pinos)

Los valores obtenidos de la eficiencia de uso del agua (EUA) presentaron mayor variación que las otras variables fisiológicas, teniendo diferencias significativas entre especies ($F_{(2,535)} = 7$; $p < 0.0001$), entre sitios ($F_{(1, 536)} = 41$; $p < 0.0001$) y entre meses ($F_{(3, 534)} = 19$; $p < 0.0001$).

En agosto, la EUA de las especies fue parecida en los tres pisos altitudinales, los valores estuvieron entre 1.1 y 1.7 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; únicamente, *P. ayacahuite* presentó un valor más alto de EUA (2.6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) en el sitio de mayor altitud (El Rosario), siendo el valor máximo obtenido para el mes.

En octubre, la variación de la EUA aumento entre especies y sitios; en el sitio de menor altitud (Xalapa), los valores de EUA de las tres especies fueron los más bajos del mes (0.7 y 1.2 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y menores respecto a los obtenidos el mes anterior en el mismo piso altitudinal. En la altitud media (La Joya), *P. patula* presentó el valor máximo de EUA del mes (2 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y mayor respecto al mes anterior. En el sitio de mayor altitud (El Rosario), *P. patula* y *P. ayacahuite* presentaron valores medios de EUA (1.6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); mientras que, *P. montezumae* obtuvo una EUA menor (0.9 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), comparable con los observados para las especies del nivel altitudinal bajo.

Los valores de EUA de noviembre y marzo fueron similares, donde se registraron valores menores que en agosto y octubre (excepto por *P. patula* en los sitios medio y alto); así como una mayor variación entre las especies. *Pinus patula* registró valores más altos de EUA, en noviembre (2.4 y 1.9 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ La Joya y El Rosario respectivamente) y en marzo (1.8 y 2.0 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ La Joya y El Rosario respectivamente); estos únicamente fueron superados en agosto por *P. ayacahuite* en el sitio de mayor altitud (El Rosario). En el

sitio de menor altitud (Xalapa), los valores de EUA de las tres especies fueron similares en los dos meses de mediciones, teniendo valores bajos (0.3 a $0.8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), comparables a los obtenidos en noviembre por *P. montezumae* y *P. ayacahuite*, en el sitio de mayor altitud; estas dos ultimas especies incrementaron sus valores de EUA en el mes de marzo (0.8 y $1.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Fig. 9).

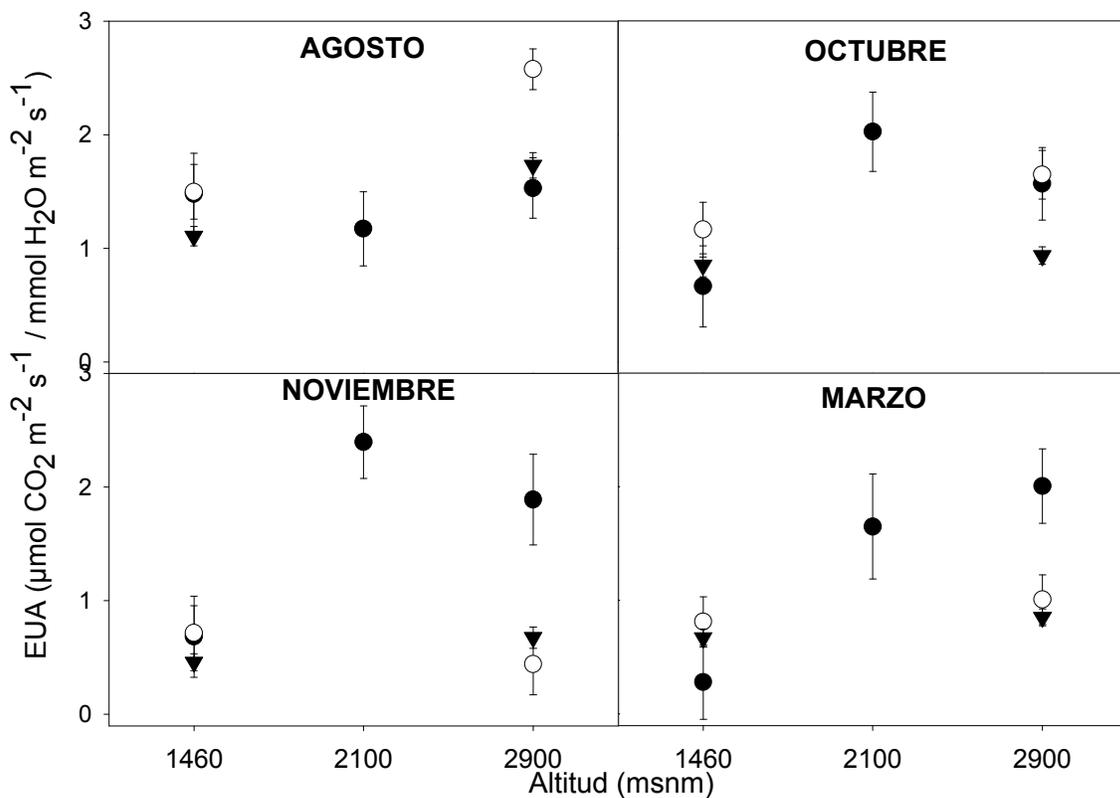


Figura 9. Eficiencia del uso del agua de *P. patula* (●), *P. ayacahuite* (○) y *P. montezumae* (▼) en agosto, octubre, noviembre y marzo, en tres diferentes altitudes, 1460 m snm (Xalapa), 2100 m snm (La Joya) y 2900 m snm (El Rosario). Los símbolos representan la media y las barras el error estándar, $n = 41$.

Especies Latifoliadas

El comportamiento de la eficiencia del uso del agua (EUA) fue parecido en los cuatro meses de mediciones, en los cuales *Q. germana* y *A. acuminata*, presentaron los valores más altos de EUA. En la tabla 4 (anexo 1) se observan las comparaciones estadísticas entre especies y entre meses.

En el sitio con menor altitud (Xalapa), *Q. germana* presentó los valores máximos de EUA, teniendo su valor más alto en marzo ($3.8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y el más bajo en octubre ($2.6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); valores de EUA comparables con los observados en *A. acuminata* (2.6 y $2.9 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) del sitio de altitud media (La Joya), estas dos especies presentaron los valores más altos de EUA durante los cuatro meses de mediciones. En el sitio de menor altitud, *L. styraciflua* y *P. mexicana* presentaron valores medios de EUA, la primera con valores mayores (1.6 y $2.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y la segunda con valores menores (1.2 y $1.6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); en el mismo piso altitudinal, *Q. xalapensis*, presentó los valores más bajos de los cuatro meses (de 0.8 y $1.1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), los cuales son comparables a los observados para *Q. laurina* (0.8 a $1.2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) en el sitio de altitud intermedia (Fig. 10).

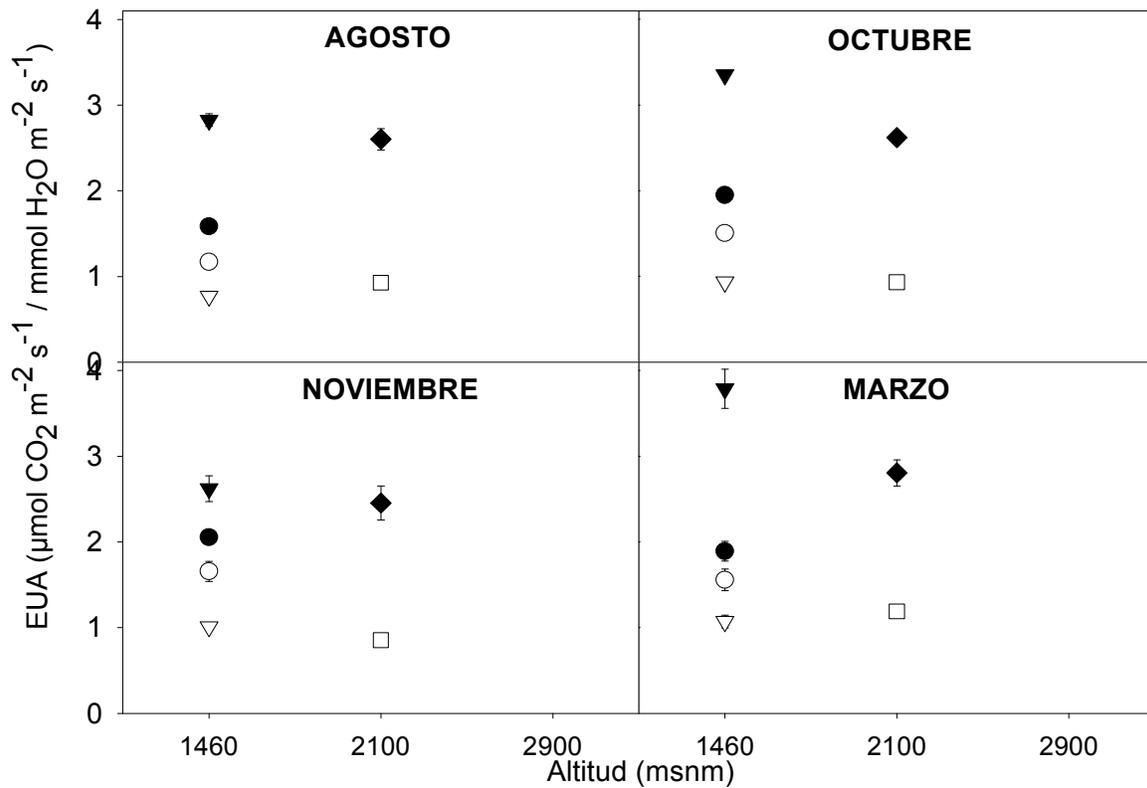


Figura 10. Eficiencia del uso del agua (EUA) de *L. styraciflua* (●), *P. mexicana* (○), *Q. germana* (▼), *Q. xalapensis* (▽), *Q. laurina* (□) y *A. acuminata* (◆) en agosto (A), octubre (B), noviembre (C) y marzo (D) en dos diferentes altitudes, 1460 m snm (Xalapa) y 2100 m snm (La Joya). Los símbolos representan la media y las barras el error estándar (en algunos casos el error estándar es más pequeño que los símbolos), n = 36.

7.6 Respuesta fisiológica al microambiente

Especies aciculadas (Pinos)

La respuesta fisiológica de las especies aciculadas a las variables climáticas, indicó que el DPV y la Ta fueron las que ejercieron mayor efecto sobre el comportamiento de g_s y TRP.

En el caso de *P. patula*, las tres variables climáticas tuvieron un efecto significativo sobre el comportamiento de g_s y TRP. Para *P. ayacahuite* y *P. montezumae*, únicamente el DPV y Ta tuvieron un efecto significativo sobre el comportamiento de g_s y TRP (Tabla 5).

Tabla 5. Modelos del análisis de regresión múltiple, que determinan la dependencia de la conductividad estomática (g_s) y la transpiración (TRP) de *Pinus patula*, *P. ayacahuite* y *P. montezumae* respecto a las variables microclimáticas: Radiación fotosintéticamente activa (RFA), temperatura del aire (Ta) y déficit de presión de vapor (DPV), el modelo es $Y = A+B*DPV+C*Ta+D*RFA$.

Espece		A	B	C	D	R ²	p
<i>P. patula</i>	g_s	8.44	-137.91	12.35	0.02	60	<0.0001
	TRP	-0.98	-0.60	0.15	0.01	66	<0.0001
<i>P. ayacahuite</i>	g_s	28.57	-165.97	13.64	0.01	52	<0.0001
	TRP	-0.01	-0.69	0.16	0.01	62	<0.0001
<i>P. montezumae</i>	g_s	-15.06	-205.75	19.84	0.01	66	<0.0001
	TRP	-1.27	-1.29	0.23	0.001	55	<0.0001

Especies latifoliadas

La respuesta fisiológica de las especies latifoliadas a las variables microclimáticas, fue diferente en cada uno de los pisos altitudinales; en el sitio de menor altitud (Xalapa), la variable de mayor influencia fue la RFA, mientras que en el sitio de altitud media (La Joya), las tres variables climáticas tuvieron un efecto significativo sobre la fisiología de las especies de estudio, y en el sitio de mayor altitud (El Rosario), el DPV y la Ta fueron las variables que tuvieron un efecto importante sobre la g_s y TRP (Tabla 6). En el sitio de menor altitud (Xalapa), *L. styraciflua*, únicamente RFA tuvo

un efecto significativo sobre el comportamiento de g_s y TRP, en el caso del DPV el análisis indicó únicamente un efecto sobre g_s . Para *P. mexicana*, *Q. germana* y *Q. xalapensis*, únicamente la RFA ejerció influencia significativa en el comportamiento de g_s y TRP. En el sitio de altitud media (La Joya), *Q. crasifolia*, *Q. laurina* y *A. acuminata*, las tres variables climáticas, DPV, Ta y RFA tuvieron un efecto significativo sobre el comportamiento de g_s y TRP. Finalmente, en el sitio de mayor altitud (El Rosario), *Q. microphylla*, solo DPV y Ta tuvieron un efecto significativo sobre el comportamiento de g_s y TRP (Tabla 6).

Tabla 6. Modelos del análisis de regresión múltiple que determina la dependencia de la conductividad estomática (g_s) y la transpiración (TRP) de *Liquidambar styraciflua*, *Platanus mexicana*, *Quercus germana*, *Quercus xalapensis*, *Quercus crasifolia*, *Quercus laurina*, *Alnus acuminata* y *Quercus microphylla* respecto a las variables microclimáticas: Radiación fotosintéticamente activa (RFA), temperatura del aire (Ta) y déficit de presión de vapor (DPV), el modelo es $Y = A+B*DPV+C*Ta+D*RFA$.

Especie		A	B	C	D	R ²	p
<i>L. styraciflua</i>	g_s	744.93	-334.48	7.79	0.59	43	<0.0001
	TRP	7.24	-0.92	0.042	0.01	11	0.0525
<i>P. mexicana</i>	g_s	299.85	-101.95	11.53	0.09	8	0.0825
	TRP	-0.66	2.107	0.22	0.01	43	<0.0001
<i>Q. germana</i>	g_s	797.69	-81.55	-19.64	2.4	38	<0.0001
	TRP	8.5	1.59	-0.33	0.04	15	0.0081
<i>Q. xalapensis</i>	g_s	1118.24	-64.13	-37.05	1.39	45	<0.0001
	TRP	12.52	-0.39	-0.31	0.02	14	0.0339
<i>Q. crasifolia</i>	g_s	-124.7	-303.65	51.54	0.08	51	<0.0001
	TRP	-9.92	-1.71	1.08	0.01	72	<0.0001
<i>Q. laurina</i>	g_s	-359.27	-222.01	54.45	0.11	67	<0.0001
	TRP	-16.53	-1.59	1.39	0.01	80	<0.0001
<i>A. acuminata</i>	g_s	-158.78	-218.41	44.46	0.10	27	<0.0001
	TRP	-12.18	0.29	1.03	0.01	52	<0.0001
<i>Q. microphylla</i>	g_s	211.99	-788.02	72.99	0.1	28	<0.0001
	TRP	-2.60	-6.27	1.06	0.01	35	<0.0001

8. DISCUSION

Microclima

El comportamiento de T_a y T_s en cada mes de mediciones fue similar en los tres sitios, presentándose valores altos de temperatura en agosto, cuando los rayos solares inciden más perpendicularmente sobre el hemisferio norte de la Tierra, lo cual permite que incremente la temperatura. En octubre los valores de T_a y T_s aumentaron, dado que la radiación sigue siendo alta y hubo una disminución de la nubosidad, lo cual permite el paso directo de los rayos solares. En noviembre (inicios de invierno), los valores de T_a y T_s disminuyeron notablemente, en este mes por el movimiento de translación, el ángulo de los rayos solares es mayor. Finalmente, en marzo nuevamente los rayos solares caen más perpendicularmente sobre el hemisferio norte, ocasionando un aumento de los valores de T_a y T_s . El DPV presentó una respuesta inversa, en agosto se tuvieron los valores más bajos, cuando hay una mayor disponibilidad de agua, dado que se encuentra establecida la temporada de lluvias; el DPV aumentó en octubre-noviembre, asociado a la disminución de la humedad en los sitios, finalmente en marzo, temporada más seca, el DPV disminuyó, dado que se reduce la cantidad de agua disponible. En cuanto a la CRA, los valores de ésta variaron entre meses, como una respuesta a la disponibilidad de agua durante el año.

En el sitio de menor altitud se encontraron los valores máximos de T_a , DPV y T_s ; los cuales disminuyen al incrementar la altitud. Dado que la temperatura del aire disminuye con la altitud y que la disminución de T_a induce un aumento de la humedad del aire, el DPV disminuye. Por otro lado, el incremento de la humedad producido por las bajas temperaturas y la condensación de las masas de aire húmedo, provenientes del Golfo de México, produce en los sitios más altos una mayor nubosidad, limitando la insolación y con ello origina una temperatura del suelo más baja en el sitio de mayor altitud. Los valores de CRA entre los pisos altitudinales no

presentaron diferencias, lo cual nos indica que la disponibilidad de agua no es un elemento limitante en los sitios de estudio. La diferente combinación de condiciones climáticas en cada piso altitudinal permite una buena disponibilidad de agua para la vegetación. En el sitio de menor altitud existe una mayor humedad en el ambiente, sin embargo, dadas las elevadas temperaturas, la demanda evaporativa es más alta respecto a los otros sitios; mientras que en éstos la humedad y la temperatura disminuye, por lo tanto la evaporación disminuye, por ello CRA es similar en los tres pisos altitudinales. Así, el efecto de la variación de los diferentes elementos del clima es evidente (Pastor y Post, 1986), asimismo los cambios fisiológicos y el uso eficiente de los recursos serán distintos (Lajtha y Getz, 1993) como respuesta a cambios en las condiciones climáticas, como se observó en el comportamiento de las especies en estudio en los diferentes pisos altitudinales.

La interacción de los diferentes factores físicos están modificando las condiciones climáticas en cada piso altitudinal, y en las estaciones de año en cada sitio, estas condiciones afectan la respuesta morfológica y fisiológica de las especies de estudio (Williams y col., 1996), ya que las variaciones ambientales afectan el crecimiento y establecimiento de la vegetación influyendo en el balance de procesos fisiológicos, como la fotosíntesis, respiración y uso de recursos (Huante, 1992).

Fisiología

La conductividad estomática (g_s), la transpiración (TRP) y la asimilación de CO_2 (ACO_2) presentaron un comportamiento semejante en las especies de pinos durante los diferentes meses de estudio. En agosto (verano) en los tres pisos altitudinales, cuando la disponibilidad de agua fue mayor, ya que se encuentra establecida la temporada de lluvias y por lo tanto, hay condiciones ambientales más favorables (Grulke y Retzaff, 2001; Huante y Rincón, 1998), las tres especies de pinos tuvieron los valores más altos de g_s , TRP y ACO_2 ; dado que una apertura estomática

máxima logra una alta asimilación de CO₂, sin importar la pérdida de agua por transpiración (Morrison, 1985), debido a que la fotosíntesis ésta regulada por la conductividad estomática (Williams y col., 1998). Los valores de g_s, TRP y ACO₂ fueron menores en octubre, debido a la disminución de la humedad y al aumento del DPV, produciendo un cierre estomático y reduciendo los valores de fotosíntesis neta, ya que la fijación fotosintética es modificada por las variables ambientales (Sage y Reid, 1994). En noviembre y marzo, los valores de g_s, TRP y ACO₂ de las especies de pinos estudiadas disminuyeron notablemente, se ha observado que estos valores se reducen en ambientes estresantes, ocasionando una disminución de la productividad de las especies (Santos y Ochoa, 1990; Mendoza, 2002; Jones y col., 1997; Williams y col., 2001). Las condiciones climáticas en estos meses fueron más limitantes; en invierno la temperatura se vuelve uno de los factores más restrictivos (Aranda y col. 2005) y la fotosíntesis es baja o nula durante el invierno; mientras que, en marzo el factor limitante es la disponibilidad de agua, asociado a un aumento en la temperatura del aire y del suelo; lo cual es un comportamiento normal del ciclo anual (Mäkelä y col., 2004).

En cada uno de los pisos altitudinales se presentaron condiciones atmosféricas distintas, en Xalapa (1460 m snm) donde las condiciones ambientales fueron las más favorables, las especies de pinos presentaron los valores más altos de g_s, TRP y de ACO₂, dado que contaron con una mayor disponibilidad de agua y una mayor temperatura del aire y del suelo, aunque existió una alta demanda evaporativa, ya que los valores de DPV fueron elevados. En La Joya (2100 m snm) y El Rosario (2900 msnm) los valores de g_s, TRP y ACO₂ fueron menores respecto a Xalapa, debido a que estos dos sitios presentan condiciones climáticas más limitantes, se reduce la temperatura y la radiación; además sus características climáticas son similares, a pesar de haber una diferencia de 800 m de altitud.

Se pudo observar que g_s depende de las condiciones atmosféricas, como indica Maier-Maecker (1998), al mismo tiempo TRP y ACO_2 dependen directamente de g_s , y por lo tanto de las condiciones climáticas, así la respuesta fisiológica de las tres especies de pinos responden a las condiciones atmosféricas en las que se desarrollan (Cowan, 1977). En cuanto a la eficiencia de uso del agua (EUA), los valores en agosto fueron similares entre especies y sitios, además de ser bajos, en relación a los de noviembre y marzo. En octubre, el comportamiento de los valores de EUA fue semejante entre especies, no así entre sitios. En el sitio de menor altitud los valores promedio de EUA fueron más bajos que en los sitios de altitudes media y alta. Para noviembre y marzo, se tuvo un comportamiento similar entre meses, teniendo valores más bajos de EUA de las tres especies en Xalapa, tanto en noviembre como en octubre, mientras que en La Joya los valores de EUA de *P. patula* fueron los más elevados del estudio. En El Rosario, nuevamente *P. patula* tuvo valores mucho más altos, estos resultados sugieren que bajo condiciones limitantes de agua *P. patula* tiende a maximizar el uso del agua, comportamiento similar al que muestran los estudios realizados por Sheriff y col., (1986) con *P. radiata*; mientras que *P. ayacahuite* y *P. montezumae*, tuvieron valores menores, respecto a agosto y octubre, como en otros estudios a lo largo de un gradiente de disponibilidad de agua, donde EUA incrementa cuando disminuye la disponibilidad de agua (Mooney y col., 1989). En climas templados en invierno la vegetación se encuentra sometida a estrés hídrico y a bajas temperaturas. Algunos estudios han mostrado que las bajas temperaturas (menores a 12 °C) pueden significar un límite del intercambio gaseoso en coníferas (Schwarz y col., 1997), esta combinación de factores de estrés pueden resultar en una disminución en la productividad fotosintética (Concuera y col. 2005).

El comportamiento de la conductividad estomática (g_s), la transpiración (TRP), la asimilación de bióxido de carbono (ACO_2) y la eficiencia de uso del agua (EUA) de las especies latifoliadas fue variable en

los distintos meses y en los distintos sitios de estudio. Las especies presentaron un comportamiento diferente por sus diferentes historias evolutivas (Losch, 1979; Stanford y Jarvis, 1986).

Durante agosto, en Xalapa y La Joya se encontraron valores medios de g_s , TRP, ACO_2 y EUA, estos valores fueron resultado de los altos intervalos de temperatura del aire y del suelo, lo cual permite un incremento de la capacidad fotosintética hasta un punto óptimo de temperatura, a partir del cual se inicia un descenso (Cai y Dang, 2002). En El Rosario los valores fisiológicos de *Q. microphylla* fueron menores, por la falta de radiación, la cual se redujo por la alta nubosidad. En octubre los valores de g_s , TRP y ACO_2 disminuyeron en todos los sitios, debido a la disminución en la temperatura; mientras que los valores de EUA de todas las especies se mantuvieron similares. Para noviembre, los valores de g_s , TRP y ACO_2 se incrementaron, particularmente en el sitio de menor altitud, lo cual se debe a la disminución de la nubosidad y por lo tanto a un incremento de la radiación. Además, entre especies la variación en la asimilación de CO_2 fue alta, siendo *Q. germana* la especie que presentó los valores más altos de ACO_2 y *Q. xalapensis* los valores más bajos en los cuatro meses de medición.

En marzo, en condiciones ambientales más extremas, como la sequía, el DPV y las altas temperaturas causan la reducción de la fotosíntesis en las plantas. Esto es resultado de la baja disponibilidad de CO_2 debido al cierre estomático e incapacidad de disipar la radiación solar como calor latente, con lo que consecuentemente, la temperatura foliar se incrementa (Cabrera, 2002) llevando a un descenso de ACO_2 (Corcuera y col., 2005). Por otra parte, las diferencias en la capacidad fotosintética también pueden ser atribuidas a la diferencia en la temperatura del suelo y del aire (Dang y col., 1997), ya que produce que el intercambio gaseoso decline (Sheriff, 1977), y los intervalos de asimilación de CO_2 disminuyan al incrementarse la altitud (Cabrera y col. 1998). Durante marzo *Q. xalapensis*, *L. styraciflua* y *P. mexicana* redujeron su área foliar para evitar

el estrés hídrico por el incremento en la demanda evaporativa, como una respuesta a la sequía. Éste es un mecanismo que algunas especies arbóreas utilizan para evadir las altas temperaturas (Cabrera, 2002). En cuanto a la EUA, se observó variación entre especies, ya que cada especie presenta características genéticas diferentes. *Liquidambar styraciflua*, *Q. germana* y *A. acuminata*, fueron las especies que siempre presentaron los valores más altos de EUA y de ACO₂. En los periodos de medición de mayor estrés climático se presentaron los valores más altos de EUA; que es cuando las especies necesitan utilizar mejor la poca agua disponible, minimizando la pérdida de ésta, a costa de un menor rango de asimilación de CO₂. Esta variación de uso del agua, depende de las características de las especies y de su sensibilidad a los cambios climáticos (Mediavilla y Escudero, 2003).

Entre grupos de especies (aciculadas *versus* latifoliadas), el comportamiento fisiológico es diferente, teniendo que las especies latifoliadas presentan valores más elevados de g_s , TRP y EUA, mientras que los valores de ACO₂ son mayores en las especies aciculadas, esto se debe a la influencia del ambiente en el desarrollo de la variación de patrones genéticos (Matzner y col., 2003); así las especies presentan diversos mecanismos adaptativos de tolerancia y evasión a diversas condiciones climáticas, en este caso a variaciones en la temperatura, lo cual es importante en los límites altitudinales de los ecosistemas (Cabrera, 2002).

La interacción de los diferentes factores ambientales gobiernan los patrones fotosintéticos y por lo tanto el comportamiento fisiológico de la vegetación. Sin embargo, en cada época y en cada sitio esta interacción es diferente cuantitativa y cualitativamente (DeLucia y Smith, 1987). Así, el DPV y la temperatura fueron los principales factores que ejercieron un efecto sobre g_s y TRP de las especies aciculadas, entonces la distribución de las especies de pinos en el gradiente altitudinal probablemente está determinada por estas variables, aunque la RFA también podría tener un

efecto limitante. La RFA, está reportada como uno de los principales factores que ejercen un papel crucial en el desarrollo de la vegetación. En este estudio, dado que la nubosidad y la niebla fueron abundantes durante gran parte del periodo de trabajo, principalmente en los dos pisos altitudinales más altos, evitaron el paso directo de la radiación, por tal motivo presentó valores muy bajos con un efecto limitante en g_s y TRP en las especies de estudio.

Las especies latifoliadas respondieron diferencialmente ante las condiciones ambientales, generando un patrón de respuesta diferente para cada sitio en el gradiente altitudinal. En la menor altitud, RFA fue el factor de mayor influencia sobre g_s y TRP, en esta zona la nubosidad fue menor; mientras que, en las siguientes altitudes los factores determinantes fueron el DPV y la T, presentando un comportamiento similar al de los pinos.

9. CONCLUSIONES

*Existen diferencias microambientales en el gradiente altitudinal, teniendo los máximos valores de Ta, DPV y Ts en el sitio de menor altitud, los cuales disminuyen gradualmente al incrementar la altitud.

*Se observaron diferencias climáticas en cada mes de mediciones, teniendo las condiciones más favorables para el desarrollo de la vegetación durante agosto y las condiciones más estresantes en noviembre-marzo.

*Se encontraron los valores más elevados de g_s , TRP y ACO_2 de las especies aciculadas en agosto, mientras que en noviembre y marzo, se observaron los valores más bajos.

*Los máximos de EUA los presentó *P. patula*, en los sitios de altitud media y alta, durante los meses de mayor estrés ambiental noviembre-marzo.

*En las especies latifoliadas, se observó gran variación de g_s , TRP y ACO_2 entre meses y entre sitios, no se encontró patrón general de comportamiento en este grupo de especies.

**Q. germana* en el sitio de menor altitud y *A. acuminata* en el sitio de altitud media, tuvieron los mayores valores de EUA y ACO_2 , durante los cuatro meses de mediciones.

*Entre grupos, las especies latifoliadas presentaron valores más altos de g_s , TRP y EUA, respecto a las especies aciculadas. Mientras que, las especies aciculadas tuvieron valores más elevados de ACO_2 que las especies latifoliadas.

*El factor ambiental de mayor influencia para las especies aciculadas fue la temperatura del aire y el DPV.

*Los factores ambientales de mayor influencia en las especies latifoliadas, fueron la RFA en el sitio de menor altitud y la temperatura del aire y el DPV en los dos siguientes sitios.

11.- ANEXO 1

Tabla 1. Valores estadísticos de g_s entre épocas de las especies latifoliadas.

Especie	Valor de F	Valor de P
<i>L. styraciflua</i>	8.66	0.0001
<i>P. mexicana</i>	0.34	0.7936
<i>Q. germana</i>	25.98	<0.0001
<i>Q. xalapensis</i>	31.29	<0.0001
<i>Q. crasifolia</i>	7.15	0.0002
<i>Q. laurina</i>	5.86	0.0001
<i>A. acuminata</i>	0.75	0.5286
<i>Q. microphylla</i>	7.04	0.0002

Tabla 2. Valores estadísticos de TRP entre épocas de las especies latifoliadas.

Especie	Valor de F	Valor de P
<i>L. styraciflua</i>	1.66	0.1849
<i>P. mexicana</i>	3.52	0.0191
<i>Q. germana</i>	9.62	<0.0001
<i>Q. xalapensis</i>	8.24	0.0001
<i>Q. crasifolia</i>	8.64	<0.0001
<i>Q. laurina</i>	6.57	0.0004
<i>A. acuminata</i>	1.21	0.3124
<i>Q. microphylla</i>	3.25	0.0246

Tabla 3. Valores estadísticos de ACO₂ entre épocas de las especies latifoliadas.

Especie	Valor de F	Valor de P
<i>L. styraciflua</i>	11.18	<0.0001
<i>P. mexicana</i>	0.33	0.8061
<i>Q. germana</i>	26.24	<0.0001
<i>Q. xalapensis</i>	29.12	<0.0001
<i>Q. laurina</i>	5.79	0.0011
<i>A. acuminata</i>	0.67	0.5710

Tabla 4. Valores estadísticos de EUA entre épocas de las especies latifoliadas.

Especie	Valor de F	Valor de P
<i>L. styraciflua</i>	7.6	0.0002
<i>P. mexicana</i>	7.14	0.0003
<i>Q. germana</i>	33.51	<0.0001
<i>Q. xalapensis</i>	20.38	<0.0001
<i>Q. laurina</i>	6.26	0.0006
<i>A. acuminata</i>	0.78	0.5091

10.- REFERENCIAS

- Aranda, I., L. Castro, R. Alía, J. Pardos y L. Gil. 2005. Low temperature during winter elicits differential responses among populations of the Mediterranean evergreen cork oak (*Quercus suber*). *Tree Physiology* 25: 1085-1090.
- Barradas, V. L. 1994. Instrumentación biometereológica. Fondo de Cultura Económica. México. 823 pp.
- Barradas, V. L. 2000. 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* 2:43-48.
- Barradas, V. L. 2000. Modificaciones del microclima con énfasis en la conservación y la restauración ecológica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 65: 83-88.
- Barradas, V. L y L. Fanjul. 1986. Microclimatic characterization of shaded and open-grown coffee (*Coffea arabica* L.) plantations in México. *Agricultural and Forest Meteorology* 38: 101-112.
- Barradas, V.L., A. Ramos y A. Orozco-Segovia. 2004. Stomatal conductance in a tropical xerophilous shrubland at a lava substratum. *International Journal of Biometeorol* 48: 119-127.
- Barradas, V.L., J. Cervantes y C. Puchet. 2004. Evidencias de un cambio climático en la región de las Grandes Montañas del estado de Veracruz, México. En: García Codrón J.C., C. Diego, P. Fernández, C. Garmendia y D. Rasilla (eds). *El Clima entre el mar y la montaña*. Pp. 213-219. Publicaciones de la Asoc. Española de Climatología (AEC) Serie A. No. 4. Universidad de Cantabria, Santander, España.
- Benítez, B. G., M. T. Pulido-Salas y Z. M. Equihua. (2004). “Árboles multiusos nativos de Veracruz para reforestación, restauración y plantaciones”. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz. Sistema nacional de Investigación del Golfo de México. Comisión Nacional Forestal. 213 pp.
- Bidwell, R. G. 1993. *Fisiología Vegetal*. AGT editor, S.A. México. 748 pp.

- Boege, E. y H. Rodríguez. 1992. Desarrollo y medio ambiente en Veracruz. Coeditado por Fundación FRIEDRICH EBERT y Centro de investigaciones y estudios superiores en antropología social. Veracruz, México. 303 pp.
- Boyer, J.S. 1989. Water potential and plant metabolism: comments on Dr. P.J. Kramer's article. Changing concepts regarding plant water relations. Vol.11, N.7. 568-586 pp.
- Cabrera, H. M. 2002. Respuesta ecofisiológica de plantas en ecosistemas de zona con clima mediterráneo y ambientes de alta montaña. Revista Chilena de Historia Natural 75: 625-637.
- Cabrera, H., F. Rada y L. Cavieres. 1998. Effects of temperature on photosynthesis of two morphologically contrasting plant species along an altitudinal gradient in the tropical high Andes. Oecologia 114: 145-152.
- Cai, T., y Q-L. Dang. 2002. Effects of soil temperature on parameters of a coupled photosynthesis-stomatal conductance model. Tree Physiology 22: 819-827.
- Carabias, J. y L. Arizpe. 1993. *El deterioro Ambiental: Cambios Nacionales, Cambios Globales*. En: Azuela A., Carabias J. y Provencio E. eds. Desarrollo Sustentable hacia una política ambiental. UNAM. México. 215 pp.
- Cervantes, P., V.L. Barradas, A. Tejeda y D. Pereira. 2000. Clima urbano, bioclima humano, hidrología superficial y evaluación de riesgos por hidrometeoros en Xalapa. En: Reporte del Proyecto Áreas Verdes y Calidad de Vida Urbana. (SIGOLFO 97-04-001-V/97-09-04-002).
- Corcuera, L., F. Morales, A. Abadia y E. Gil-Pelegrín. 2005. Seasonal change in photosynthesis in a *Quercus ilex* subesp. *Ballota* woodland located in its upper altitudinal extreme in the Iberian Peninsula. Tree Physiology 25: 599-608.
- Cowan, I. R. 1977. Stomatal behaviour and environment. Adv. in Botanical Research. 4: 117-228.

- Cowling, S. 2001. Plant carbon balance, evolutionary innovation and extinction in land plants. *Global Change Biology* 7: 231-239.
- Dang, Q., H. Margolis, M. Coyea, M. Sy y G. Collatz. 1997. Evidence concerning the effects of water potential and vapor pressure difference on branch-level gas exchange of boreal tree species in northern Manitoba. *Tree Physiology* 17: 521-536.
- Dawson, T. y J. Pate. 1996. Seasonal water uptake and movement in root systems of Australian phreatophytic plants of dimorphic root morphology: a stable isotope investigation. *Oecologia* 107: 13-20.
- DeLucia, E. y W. Smith. 1987. Air and soil temperature limitations on photosynthesis in Engelmann spruce during summer. *Canadian Journal of Forest Research* 17:527-533.
- Devlin, R. 1982. *Fisiología Vegetal*. ed. Pueblo y Educación, Barcelona. 468 pp.
- Ehleringer, J. y R. Monson. 1993. Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation. *Annual Review of Ecology and Systematic* 24: 411-439.
- Ehleringer, J. y T. Cerling. 1995. Atmospheric CO₂ and the ration of intercellular to ambient CO₂ concentration in plants. *Tree Physiology* 15: 105-111.
- Fanjul, L. y V.L. Barradas. 1985. Stomatal behavior of two heliophile understorey species of tropical deciduous forest in Mexico. *Journal of Applied Ecology* 22: 943-954.
- García-García, F. y R. Montañez. 1991. Warm fog in eastern Mexico: A case study. *Atmósfera* 4: 53-64.
- Gómez-Pompa, A. 1977. *Ecología de la vegetación del estado de Veracruz*. CECSA. México. 91 pp.
- Grace, J., D. Malcolm y I. Bradbury. 1975. The effect of wind and humidity on leaf diffusive resistance in Sitka Spruce seedlings. *Journal of Applied Ecology* 12: 931-940.

- Grulke, N. y W. Retzlaff. 2001. Changes in physiological attributes of ponderosa pine from seedling to mature tree. *Tree Physiology* 21: 275-286.
- Hale, M. y G. Orcutt. 1987. *The physiology of plant under stress*. John Wiley & Sons, New York. 206 pp.
- Huante, P. 1992. Mecanismos de captura de recursos de plántulas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 120 pp.
- Huante, P. y E. Rincón. 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* 113: 53-66.
- Jones, H. 1992. *Plants and microclimate*. Cambridge University Press. Cambridge. 428 pp.
- Jones, H. 1998. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany*, 49: 387-398.
- Jones, H., B. Allen, R. Sharitz. 1997. Why do early-emerging tree seedlings have survival advantages?: a test using *Acer rubrum* (Aceraceae)". *American Journal of Botany* 84: 1714-1718.
- Kozlowki, T. y S. Pallerdy. 1998. *Physiology of woody plants*. Academic Press. USA. 411 pp.
- Lambers, H., F. Chapin y T. Pons. 1998. *Plant physiological ecological*. Springer-Verlag, New York. 540 pp.
- Lang, O., P. Nobel, C. Osmond y H. Ziegler. 1982. *Encyclopedia of plant physiology: physiological plant ecology*. Springer-Verlang, New York. 435 pp.
- Lajtha, K. y J. Getz. 1993. Photosynthesis and water-use efficiency in pinyon-juniper communities along an elevation gradient in northern New Mexico. *Oecologia* 94: 95-101.
- Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology*. Ed. Springer. Germany. 506 pp.

- Leff, E. 1990. Medio ambiente y desarrollo. Prefacio sobre problemática ambiental en México. Vol. 1, México D.F. 156 pp.
- Luo, Y. y H. A. Mooney. 1999. Carbon Dioxide and Environmental Stress. Academic Press. USA. 418 pp.
- Maier-Maercker, U. 1998. Dynamics of change in stomatal responses and water status of *Picea abies* during a persistent drought period: a contribution to the traditional view of plant water relations. *Tree Physiology* 18: 211-222.
- Mäkelä, A., P. Hari., F. Berninger, H. Hänninen y E. Nikinmaa. 2004. Acclimation of photosynthetic capacity in Scots pine to the annual cycle of temperature. *Tree Physiology*. 24:369-376.
- Matzner, S., K. Rice y J. Richards. 2003. Patterns of stomatal conductance among blue oak (*Quercus douglasii*) size classes and population: implications for seedling establishment. *Tree Physiology* 23: 777-784.
- Mediavilla, S. y A. Escudero. 2003. Stomatal responses to drought at a Mediterranean site: a comparative study of co-occurring woody species differing in leaf longevity. *Tree Physiology* 23: 987-996.
- Mendoza, P. E. 2002. Sobrevivencia y crecimiento de los estadios iniciales de *Buddleia cordata* en ambientes contrastantes del Ajusco medio, D.F. México. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias. UNAM. México. 89 pp.
- Meinzer, F., G. Goldstein, N. Holbrook, P. Jackson y J. Cavalier. 1993. Stomatal and environmental control of transpiration in a lowland tropical forest tree. *Plant Cell and Environment* 16: 429-436.
- Meizner, F. 1982. The effect of vapour pressure on stomatal control of gas exchange in Douglas-fir *Pseudotsuga menziesii* saplings. *Oecologia*. 54: 236-242.
- Mooney, H., S. Bullock y J. Ehleringer. 1989. Carbon isotope ratios of plant of tropical dry forest in Mexico. *Functional Ecology* 3: 137-142.

- Morrison, J. 1985. Sensitivity of stomatal and water use efficiency to high CO_2 . *Plant Cell and Environment* 8: 467-474.
- Nobel, P. 1999. *Plant physiology*. Academic Press. USA. 474 pp.
- Pastor, J. y W. Post. 1986. Influence of clima, soil moisture, and succession on forest carbon and nitrogen cycles. *Biogeochemistry* 2: 3-27.
- Pérez, G. y J. Martínez-Laborde. 1994. *Introducción a la Fisiología Vegetal*. ed. Mundi-Prensa. Madrid. 208 pp.
- Prentice, I., W. Cramer, S. Harrison, R. Leemans, R. Monserud y A. Solomon. 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography* 19: 117-134.
- Press, M., J. Scholes y M. Barker. 1999. *Physiological plant ecology*. Blackwell Science. Great Britania. 480 pp.
- Runyon, J., R. Waring, S. Goward y J. Welles. 1994. Environmental limits on net primary production and light-use efficiency across the Oregon transect. *Ecological Applications* 4: 226-237.
- Sage, R. y C. Reid. 1994. Photosynthetic response mechanisms to environmental change in C_3 plants: In *Plant Environment interactions* (ed. Wilkison R. E). New York. 596 pp.
- Salisbury, B. y W. Ross. 1994. *Fisiología Vegetal*. Editorial Iberoamericana, México, D.F. 759 pp.
- Sandford, A. y P. Jarvis. 1986. Stomatal responses to humidity in selected conifers. *Tree Physiology* 2: 89-103.
- Santos, D. y N. Ochoa. 1990. Adaptación de las plantas al déficit hídrico. *Ciencias*, 41: 333-344.
- Schwarz, P., T. Fahey y T. Dawson. 1997. Seasonal air and soil temperature effects on photosynthesis in red spruce (*Picea rubens*) saplings. *Tree Physiology* 17: 187-194.
- Sheriff, D. 1977. The effect of humidity on water uptake by, and viscous flow resistance of, excised leaves of a number of species:

- physiological and anatomical observations. *Journal Experimental of Botany* 28: 1399-1407.
- Sheriff, D., E. Nambiar y D. Fife. 1986. Relationships between nutrient status, carbon assimilation and water use efficiency in *Pinus radiata* (D. Don) needles. *Tree Physiology* 2: 73-88.
- Sminrnoff, N. 1995. *Enviromental and plant metabolism*. Bios. Sc. Publ. Oxford, U.K. 270 pp.
- Stephenson, N. 1990. Climate control of vegetation distribution: the role of the water balance. *American Naturalist* 135 : 649-670.
- Taiz, L. y E. Zeiger. 1998. *Plant Physiology*. Sinaver Associates, Inc. Publishers. USA. 792 pp.
- Wilkins, M. 1987. *Advanced plant physiology*. Ed. Malcom B. Wilkins. UK. 514 pp.
- Williams, M., E. Rastetter, D. Fernandez, M. Goulden, S. Wofsy, G. Shaver, J. Melillo, J. Munger, S. Fan y K. Nadelhoffer. 1996. Modelling the soil-plant-atmosphere continuum in a *Quercus-Acer* stand at Harvard Forest: the regulation of stomatal conductance by light, nitrogen and soil/plant hydraulic properties. *Plant Cell and Environment* 19: 911-927.
- Williams, M., Y. Malhi, A. Nobre, E. Rastetter, J. Grace y M. Pereira. 1998. Seasonal variation in net carbon exchange and evapotranspiration in Brazilian rain forest: a modelling analysis. *Plant Cell and Environment* 21: 953-968.
- Williams, M., B. Law, P. Anthoni y M. Unsworth. 2001. Use of simulation model and ecosystem flux data to examine carbon-water interactions in ponderosa pine. *Tree Physiology* 21: 287-298.
- Willmar, C. y M. Fricker. 1996. *Stomata*. Chapman and Hall. London U.K. 375 pp.