



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

**CONDUCTIVIDAD ESTOMÁTICA Y TRANSPIRACIÓN
EN UN BOSQUE DE ENCINOS DE LA REGIÓN DE LAS
GRANDES MONTAÑAS EN EL ESTADO DE VERACRUZ.**

T E S I S

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

P R E S E N T A

JOSÉ LUIS LANDA OCHOA

DIRECTOR DE TESIS: DR. VÍCTOR LUIS BARRADAS MIRANDA

MÉXICO D.F.

ENERO DEL 2008



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 Posgrado en Ciencias Biológicas por todos los apoyos y oportunidades para llegar a feliz término en esta etapa de mi carrera académica.

Al programa de asignación de becas de apoyo para la formación de científicos y tecnólogos del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para la realización de estos estudios.

A la Dirección General de Estudios de Posgrado de la UNAM por el apoyo económico para la realización de este proyecto.

Al proyecto SEMARNAT-2004-C01-332/A-1 “Modelación de los servicios ambientales hidrológicos de captura de carbono y de biodiversidad en ecosistemas de la región central del estado de Veracruz.” que aportó los recursos para llevar a cabo este trabajo de investigación.

A los miembros del comité tutorial por la guía efectiva, el tiempo dedicado y sus acertadas observaciones en el transcurso de este trabajo:

Dr. Víctor Luis Barradas Miranda

Dra. Alma Delfina Lucía Orozco Segovia

Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis de Maestría, si bien ha requerido de esfuerzo y dedicación por parte del autor y no hubiese sido posible su finalización sin la cooperación desinteresada de todas y cada una de las personas que a continuación citaré y muchas de las cuales han sido un soporte muy fuerte en momentos de angustia y desesperación.

Primero y antes que nada, dar gracias a Dios, por estar conmigo en cada paso que doy, por fortalecer mi corazón e iluminar mi mente y por haber puesto en mi camino a aquellas personas que han sido mi soporte y compañía durante todo el periodo de estudio.

Al Instituto de Ecología, UNAM., por la utilización de sus instalaciones.

A los miembros del jurado:

Dr. Víctor Luis Barradas Miranda, por la confianza, el asesoramiento científico y estímulo para seguir creciendo intelectualmente.

Dra. Alma Delfina Orozco Segovia por sus substanciales sugerencias y aportaciones en el proceso del siguiente trabajo, así como por su amistad.

Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders por su tiempo y comprensión en la revisión del escrito; por las sugerencias y aportaciones que lograron una enorme mejoría del presente trabajo.

Dra. Ana Mendoza Ochoa y Dr. Mark Earl Olson por su colaboración y buena voluntad en la redacción del presente trabajo.

Dra. Patricia Moreno-Casasola por sus apoyos y consejos que me ayudaron en todo momento difícil durante mi periodo de estudio.

A mi madre Carolina Ochoa y tía Avelina Ochoa por ser las mejores y estar conmigo incondicionalmente, gracias por que sin ellas y sus enseñanzas no estaría aquí ni sería quien soy ahora, a ellas les dedico esta tesis.

A mi hermano Ricardo Landa por su apoyo siempre incondicional y que además de ser un buen amigo eres la mejor compañía que he tenido desde mi infancia. A mi hermano Juan Landa por sus consejos dados en el pasado que me dieron fuerzas para vivir el presente.

A mi novia Mirta Hernández que me ha brindado su compañía en todo momento de angustia y desesperación pero sobre todo de felicidad.

Al Sr. Jorge Saldaña dueño del predio en Xaltepec; al Ing. Luciano Zarate Duarte Director General del Rancho “Las Castañas” ubicado en Casa Blanca de Las Vigas de

Ramírez y a la comunidad de La Joya por las facilidades prestadas y gracias a lo cual se pudo realizar el presente estudio.

A mis amigos Paulo Cesar, Iván de la Cruz, José, Daisy Giles y a la familia Santiago y Balades por su ayuda incondicional en la realización del presente estudio.

A todos mis compañeros y colaboradores del Laboratorio de Ecofisiología Tropical del Instituto de Ecología de la UNAM: América Plata, Tere, Jorge, Gustavo, Noe, Renato, Lupita, Michel, Erendida, Esther y Saraí.

A mis amigos del Instituto de Ecología de la UNAM: Don Manuel, José, Lulu, Anita, Carito, Paty, Vero y Lluvia.

A mis compañeros deportistas que compartimos derrotas y triunfos en el equipo de Fútbol "Ecología" Chucho, Armando, Virgilio, René, Omar, Fernando, Miguel, Alejandro, David, Antonio, Felipe, Bernal, Gustavo, Francisco, Cristian, Mauricio, Memo, Héctor, Juan Carlos y Eduardo. Gracias a cada uno por hacer que mi estancia en el D.F. fuera súper divertida.

En general quisiera agradecer a todas y cada una de las personas que han vivido conmigo la realización de este trabajo, con sus altos y bajos y que no necesito nombrar por que tanto ellos como yo sabemos que desde lo más profundo de mi corazón les agradezco el haberme brindado todo el apoyo, colaboración, ánimo y sobre todo cariño y amistad.

“NO BASTA DAR PASOS QUE PUEDAN CONducIR
HASTA LA META; SI NO QUE CADA PASO
SEA UNA META, SIN DEJAR DE SER UN PASO”

Eckerman, Johann Peter

INDICE

RESUMEN	3
ABSTRACT	4
1. Introducción	5
2. Antecedentes	7
2.1 Sistema suelo-planta-atmósfera	8
2.2 Potencial hídrico	10
2.3 Transpiración	11
2.4 Conductividad estomática	12
2.4.1 Variación diurna de la conductividad estomática	14
2.5 La radiación fotosintéticamente activa (RFA)	15
2.6 La temperatura a lo largo de un gradiente altitudinal	17
2.7 La humedad del aire	17
3. Hipótesis	19
4. Objetivo General	19
4.1 Objetivos Particulares	19
5. Materiales y métodos	20
5.1 Zona de estudio	20
5.2 Especies de estudio	21
5.3 Densidad relativa de <i>Quercus sartorii</i> y <i>Q. candicans</i>	21
5.4 Mediciones	22
5.5 Obtención de plantas	22
5.6 Experimentos de estrés hídrico en invernadero- laboratorio	22
5.7 Mediciones de variables ambientales y fisiológicas en campo	23
5.8 Análisis de datos	24
6. Resultados	25
6.1 Caracterización microclimática en condiciones de invernadero	25
6.2 Conductividad estomática y transpiración en condiciones de invernadero-laboratorio	27

6.3 Respuestas fisiológicas en función de la radiación fotosintéticamente activa en condiciones de laboratorio	29
6.4 Experimentos de estrés hídrico en condiciones de invernadero-laboratorio	31
6.5 Caracterización climática de los sitios de estudio	33
6.6 Conductividad estomática y transpiración en condiciones de campo	37
6.7 Potencial hídrico	39
6.8 Análisis de las funciones envolventes	44
7. Discusión	50
8. Conclusiones	54
9. Bibliografía	56
10. Anexo	65

Resumen

La identificación de los factores que determinan la distribución de las especies de plantas es un objetivo central de la ecología vegetal. El conocimiento de estos factores y mecanismos es esencial para comprender y predecir la respuesta de las plantas a cambios ambientales o de uso del suelo. En México la distribución de los bosques de encinos abarca desde el sur del estado de Tamaulipas hasta el centro de Veracruz, dentro de la zona ecológica templada subhúmeda, lo que se atribuye a factores ambientales. El objetivo de éste trabajo fue evaluar las respuestas funcionales (transpiración, TRP; conductividad estomática, g_s ; y potencial hídrico foliar, Ψ) de dos especies de encinos de distribución disímil, en tres sitios en un gradiente altitudinal: 1) Xaltepec a 1570 m snm (*Quercus sartorii* y *Q. candicans*), 2) La Joya a 2179 m snm (*Q. sartorii* y *Q. candicans*) y 3) Casa Blanca a 2462 m snm (*Q. candicans*) en la región de las Grandes Montañas en el estado de Veracruz, México. En estos sitios se determinaron simultáneamente los factores ambientales: radiación fotosintéticamente activa (RFA), temperatura del aire (T_a), déficit de presión de vapor (DPV) y contenido gravimétrico de agua en el suelo (CGAS).

Los resultados mostraron diferencias en las respuestas fisiológicas entre especies en el laboratorio. *Quercus sartorii* presentó valores más bajos de g_s y TRP que *Q. candicans*. El aumento de la RFA indujo un aumento de g_s y de las tasas de TRP y asimilación de bióxido de carbono (ACO_2) más alto en *Q. candicans* que en *Q. sartorii*. También se encontró que *Q. candicans* fue más sensible al estrés hídrico que *Q. sartorii*.

Las mediciones fisiológicas realizadas en el campo mostraron que *Q. sartorii* fue más sensible a cambios de RFA en la época húmeda, mientras que *Quercus candicans* lo fue en la época seca. En el análisis de la g_s en función de la temperatura del aire (T_a) *Quercus candicans* presentó su temperatura óptima (T_o) entre 16 y 21°C en las dos épocas y *Quercus sartorii* reflejó una tendencia preferente (T_o) entre 22.2 y 23°C en la época húmeda y seca.

En *Quercus sartorii* la g_s decrece linealmente al aumentar el DPV, y presenta igual sensibilidad a ambas épocas y en *Quercus candicans* la g_s fue más sensible a cambios en DPV durante la época húmeda y presentó menos sensibilidad a cambios en DPV durante la época seca.

En *Quercus sartorii* la g_s decrece con valores de potencial hídrico foliar (Ψ) más negativos, al ser más sensible durante la época seca. En *Quercus candicans* la g_s es más sensible a valores menos negativos de Ψ durante la época húmeda.

Finalmente, los factores ambientales que tuvieron mayor influencia en las dos especies fueron diferentes, al favorecer a la g_s en *Quercus sartorii* el decremento de la RFA, las temperaturas entre 22.2 y 23°C, el aumento del DPV e intervalos de valores de Ψ de -1.1 a -3.5 MPa en la época seca. Y en *Quercus candicans* aumentó la conductividad estomática al aumentar la RFA, las temperaturas entre 16 y 21°C, el decremento del DPV e intervalos de valores de Ψ de -0.05 a -3.6 MPa en la época húmeda.

Abstract

The identification of the factors that determine the distribution of species of plants is a central objective of vegetal ecology. Knowledge of these factors and mechanisms is essential to understand and predict the response of plants to environmental changes or changes related to the use of the soil. In México the distribution of oak forests include from the southern part of state of Tamaulipas to the center of Veracruz, within the subhumid ecological zone which is related to attributes at environmental factors. The objective of this work was to evaluate the functional responses (transpiration, TRP; stomatal conductance, g_s ; and leaf water potential, Ψ) of two species of oaks of distribution different, in three sites on an altitudinal gradient: 1) Xaltepec to 1570 masl (*Quercus sartorii* and *Q. candicans*), 2) La Joya to 2179 masl (*Quercus sartorii* and *Q. candicans*) and Casa Blanca to 2462 masl (*Q. candicans*) in the region of the high mountains in the state of the Veracruz, México. In those sites the following environmental factors are determined simultaneously: photosynthesis active radiation (RFA) air temperature (T_a) vapor pressure deficit (DPV) and gravimetric content of water in the soil (CGAS).

The results showed differences in the physiological responses between species in the laboratory. *Quercus sartorii* presented lower values of g_s and TRP than *Q. candicans*. The increase of the RFA induced an increase of g_s and rate of TRP and the assimilation of carbon dioxide (ACO_2) was higher in *Q. candicans* than in *Q. sartorii*. It was also found that *Q. candicans* was more sensitive to hydric stress than *Q. sartorii*.

The physiological measurements made on site showed that *Q. sartorii* was more sensitive to changes of RFA in the wet season, while *Quercus candicans* was in the dry season. In the analysis of the g_s in function of the air temperature, *Quercus candicans* presented their optimum temperature (T_o) between 16 and 22°C in the two seasons and *Quercus sartorii* showed a preferable tendency (T_o) between 22.2 and 23°C in the wet season and dry season.

In *Quercus sartorii* the g_s falls linearly to increase the DPV, and presents the same sensitivity to both seasons and in *Quercus candicans* the g_s was more sensitive to changes in DPV during the wet season and presented less sensitivity to changes in DPV during the dry season.

In *Quercus sartorii* the g_s falls with more negative values of leaf water potential (Ψ) being more sensitive during the dry season. In *Quercus candicans* the g_s is more sensitive to less negative values of Ψ during the wet season.

Finally, the environmental factors that had most influence on the two species were different, favoring g_s in *Quercus candicans* the decrease of RFA, temperature between 22.2 and 23°C, the increase of DPV and values Ψ from -1.1 to -3.5 MPa in the dry season. And in *Quercus candicans* stomatal conductance was increased by the increase of RFA, temperatures between 16 and 21°C, the decrease of DPV and values Ψ from -0.05 to -3.6 MPa in the wet season.

1. Introducción

Hay muy pocas regiones del planeta donde las condiciones ambientales son continuamente favorables para todas las funciones fisiológicas de las plantas, lo que si es frecuente, es que a lo largo del año se produzcan cambios en las condiciones de temperatura y humedad (Vázquez-Yanes, 1992). Una de las principales características de algunas regiones en los trópicos es la restricción de la precipitación en algunas partes del año, donde el 90% ocurre durante la estación lluviosa (Barradas *et al.*, 2004). El crecimiento de las plantas en áreas de clima fuertemente estacional se limita a los períodos de condiciones favorables. En las regiones montañosas de México, las condiciones favorables ocurren principalmente durante los meses de verano, ya que en las áreas con una pronunciada estación seca, el crecimiento está confinado principalmente al período de lluvias (Norton, 1984).

En un caso extremo la adaptación de las plantas a altas altitudes se ha visto como una analogía de adaptación al clima (Hovenden *et al.*, 2000). Es de gran interés la influencia de la altitud en variables ambientales como radiación fotosintéticamente activa, presión atmosférica, temperatura y humedad del aire, y las respuestas de aclimatación y adaptación de las plantas a condiciones ambientales a lo largo de un gradiente (Friend y Woodward, 1990; Körner 1999). Los gradientes altitudinales proporcionan la oportunidad de estudiar la fisiología como una respuesta de las plantas a dichas condiciones ambientales (Cordell *et al.*, 1999). Se ha encontrado que la máxima conductividad estomática generalmente se incrementa con la altitud (Hovenden *et al.*, *op. cit.*). Estudios realizados en diversas especies de plantas demuestran que la respuesta estomática aumenta en sitios húmedos, al responder con el cierre de los estomas a mediodía, pero las mismas especies no muestran la misma sensibilidad en un sitio seco, lo que puede interpretarse como una respuesta adaptativa (Korner y Bannister, 1985). En estudios recientes se ha visto que la conductividad estomática en encinos decrece en primavera al incrementarse la sequía y se incrementa en verano al incrementarse las lluvias (Filella *et al.* 1998). Gale (2004) ha demostrado que en encinos la transpiración aumenta, al incrementarse la altitud debido a la disminución de la temperatura ambiente. La temperatura es un factor principal que podría determinar altitudinalmente la distribución de los encinos. La evidencia fisiológica sugiere que el género *Quercus* tiene una fuerte tolerancia a bajas temperaturas, al ser la

adaptabilidad a bajas temperaturas uno de los factores más importantes que afectan su distribución (Zhang *et al.* 2005). La distribución de los bosques de *Quercus* dentro de la zona ecológica templada subhúmeda de México parece deberse a factores ambientales (Rzedowski, 1978). En una estimación de la cobertura forestal efectuada por la SARH (1992, citado en Challenger, 1998), los bosques de encino, cubren el 4.29% de la superficie total de México. En el estado de Veracruz se conservan bosques de *Quercus* en tres parques nacionales, dos de los cuales tienen como centro un volcán: se trata del Cofre de Perote con 11,700 ha de bosque de pino y encino, el Pico de Orizaba con 19,750 ha y el Parque Nacional Cañón del Río Blanco con 55,960 ha, la comunidad predominante a lo largo del gradiente altitudinal se compone de árboles de *Quercus candicans* con poca presencia de *Quercus sartorii*. En éste trabajo se estudian las respuestas fisiológicas de *Quercus candicans* y *Quercus sartorii* a cambios en las condiciones ambientales en tres sitios de altitudes diferentes en el estado de Veracruz, con la finalidad de conocer cómo el clima puede controlar el comportamiento ecofisiológico de dichas especies y explorar la relación entre dichas respuestas fisiológicas y su distribución.

2.-Antecedentes

El hecho de que el territorio de México esté dividido por el Trópico de Cáncer no significa que al norte de esta línea el clima sea templado y al sur tropical. Los principales factores que determinan el clima son la temperatura, la radiación solar, la humedad relativa, la presión atmosférica, la transparencia del aire y la precipitación, que son afectadas significativamente por la ubicación geográfica del país, su variación topográfica y su altitud (Challenger, 1998). Análogamente, al ascender por una montaña tropical desaparecen algunas especies de plantas y aparecen otras, como reflejo del descenso gradual de la temperatura y el cambio del clima en general (Harper, 1977). Si bien la temperatura desciende conforme aumenta la altitud de las montañas, debido a que la humedad asociada a éstas masas de aire se condensa, envolviendo en nubes las partes altas de las montañas, ésta nubosidad compensa la escasez de precipitación y permite el desarrollo de una vegetación más exuberante que la que existiría en ausencia de este fenómeno climático.

Los factores que quizás tienen mayor influencia en el clima de México son los vientos prevalecientes, la configuración de las líneas costeras y la alineación de las principales sierras respecto a éstas. Las sierras Madre Occidental y del Sur junto con la Faja Volcánica Transmexicana, por ejemplo impiden el paso a las masas de aire polar que vienen desde el norte, de modo que, en general, durante el invierno la costa pacífica es más cálida que la costa del Golfo de México. Por otra parte, los vientos prevalecientes que soplan desde el este son los que aportan la mayor parte de la lluvia del país, misma que se precipita al entrar en contacto las masas de aire húmedo con las masas de aire más frío por encima de la zona continental, lo que resulta en un gradiente de aridez marcado desde el sureste al noroeste del territorio nacional. Por eso la precipitación pluvial es mayor entre la costa del Golfo de México y la Sierra Madre Oriental, donde alcanza entre 1000 y 3000 mm anuales. En consecuencia, los ecosistemas predominantes en ésta región son la selva alta perennifolia, selva mediana subperennifolia y bosque mesófilo de Montaña (Challenger, 1998).

Las pendientes altitudinales proporcionan las oportunidades de estudiar la morfología y la fisiología como respuestas de las plantas a los factores medioambientales (Cordell, *et al.*, 1999). Los límites altitudinales en la distribución de las plantas, han sido

atribuidos a la variación de factores medioambientales específicos como temperatura, humedad relativa, presión atmosférica, irradiación, velocidad del viento y precipitación. A altitudes mayores la temperatura desciende y la humedad asociada envuelve en nubes las partes altas de las montañas (Rzedowski, 1978).

Al presentarse estas variaciones, las plantas responden con mecanismos fisiológicos específicos para adaptarse a distintas condiciones ambientales. Estas condiciones atmosféricas con respecto a la humedad tienen una considerable influencia, por que la intensidad de la pérdida de agua de las plantas dependerá de la capacidad de la atmósfera para absorber humedad es decir de la humedad relativa. Por ejemplo en condiciones donde la atmósfera se encuentra prácticamente saturada, la transpiración de las plantas será nula. La transpiración produce un déficit de presión de difusión foliar, que se transmite del sistema vascular al extremo de las raíces y al ser mayor en ésta zona, que en el suelo, las raíces comenzaran a absorber agua (Miller, 1981).

2.1 Sistema suelo-planta-atmósfera

Las plantas son capaces de absorber agua del suelo gracias al flujo que se establece en el sistema suelo-planta-atmósfera. En éste sistema el agua se mueve debido a diferencias en su estado termodinámico, es decir, se difunde de un sitio de mayor a menor concentración de solutos, de modo que su movimiento se produce por el gradiente del potencial hídrico que se encuentra a lo largo de la planta, la cual sólo puede absorber agua cuando la energía potencial de ésta, sea menor en las raíces que en el suelo. Lo anterior da como resultado que los potenciales hídricos de las plantas siempre sean negativos (Salisbury y Ross, 1994).

De manera más general la continuidad suelo-planta-atmósfera se genera por la diferencia de presión de succión que existe entre la planta y la atmósfera (ya que ésta última por lo general no se encuentra saturada de vapor de agua) el agua fluye de un menor potencial de succión a uno mayor. El potencial de succión del suelo en condiciones normales de agua varía entre -0.1 y -1 MPa; en las hojas van de -0.2 a -5 MPa, en tanto que en la atmósfera oscila entre -10 y -200 MPa, lo cual explica el ascenso de la columna de agua y la dirección del sistema. Éste continuo también se produce cuando existe una diferencia entre el potencial químico del agua pura y del agua de cualquier parte del sistema

de la planta en las mismas condiciones de presión y temperatura (Milthorpe *et al.*, 1974). La pérdida de agua de las hojas a través de la transpiración origina un potencial en la hoja más bajo que el potencial hídrico del xilema, éste es a su vez más bajo que el de la raíz y éste último menor que el del suelo (Kramer *et al.*, 1995).

La mayoría de las plantas superiores obtienen sus requerimientos de agua a partir de la humedad presente en el suelo. El agua disponible en el sustrato puede encontrarse de diferentes formas, como agua gravitacional, higroscópica y capilar. Ésta última es la más importante, ya que puede ser aprovechada por las plantas. La cantidad de agua que está en realidad disponible para el crecimiento de la planta, así como su velocidad de movimiento depende de las características del sustrato y su textura una de las más importantes (Lambers *et al.*, 1998).

Las mayores resistencias al flujo de agua en la planta se localizan en la raíz y en la hoja, el resto de las resistencias son pequeñas. El agua entra a la raíz impulsada por un gradiente en el potencial hídrico que se establece en el suelo (Bannister, 1979). A pesar de la corta distancia que hay entre el suelo y el xilema de la raíz (menos de 1 mm), es muy considerable la resistencia que hay al flujo del agua. El agua debe atravesar la epidermis, el tejido cortical, la endodermis (en donde se localiza la mayor resistencia, por que el flujo se da sólo a nivel simplasto) y el periciclo. Una vez que el agua alcanza el xilema es conducida a las hojas por el tallo a través de los conductos de los vasos (angiospermas) o por medio de traqueidas (gimnospermas), donde la resistencia al flujo es pequeña. El agua en las hojas es cedida (transpiración) a la atmósfera casi en su totalidad a través de los poros denominados estomas, situados en las hojas. Éste es el segmento del continuo suelo-planta-atmósfera donde la caída en el potencial hídrico es más grande y donde se ejerce el mayor control del flujo de agua en el sistema (Davies, 1986). La resistencia de la hoja a la pérdida del vapor de agua puede ser subdividida en dos: una interna y otra externa. La resistencia interna está determinada por la resistencia al movimiento a través de los espacios de aire intercelulares del mesófilo y por la resistencia estomática. La resistencia externa está determinada por la resistencia de la capa limitante o límite (Jarvis 1976, Bannister 1979, Davies 1986, Jones 1992).

2.2 Potencial hídrico

Cuando el suministro de agua en el suelo y la conductividad hidráulica en la planta son óptimos, el potencial hídrico de la hoja estará determinado por la transpiración. El potencial hídrico alcanzado con ciertas tasas de transpiración, depende de la estructura de los tejidos y la capacidad de éstos para absorber el agua. Cuando la disponibilidad de agua en el suelo decrece, la relación entre el potencial de agua en el suelo y la planta producen innumerables cambios, y el potencial hídrico de la planta varía de acuerdo a las condiciones ambientales y del suministro de agua durante el día (Schulze, 1991).

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

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

A medida que la disponibilidad de agua disminuye, el potencial hídrico se reduce, causando el cierre estomático; éste patrón de comportamiento contribuye a un mecanismo muy efectivo para proteger a la planta contra una transpiración excesiva durante un periodo de escasez de agua (Fitter, 1983). Se ha provisto evidencia de que el estado hídrico del suelo puede tener influencia en la respuesta estomática aún sin cambios en el potencial hídrico de la hoja. Ésta evidencia ha sido usada para apoyar el argumento de que las raíces de la planta “detectan” la sequía del suelo y envían una señal química a las hojas (ABA) que controla, la apertura estomática (Correia, 1995).

2.3 Transpiración

La evaporación de agua contenida en las plantas hacia la atmósfera se denomina transpiración y se produce principalmente a través de los estomas, ubicados casi siempre en el envés de las hojas (Jones, 1992). La fuerza impulsora de la transpiración es el gradiente de densidad de vapor de agua del interior de la hoja a la atmósfera; tal gradiente está fuertemente influenciado por tres factores 1) el grosor de la capa límite, que es la zona de transferencia de un fluido que se encuentra en contacto con la hoja; 2) el déficit de presión de vapor, y 3) la temperatura de la hoja. El proceso de transpiración se lleva a cabo a través de las lenticelas, cutícula y estomas de la planta. Sin embargo, la cantidad de agua depositada en la atmósfera a través de la transpiración lenticular y cuticular es insignificante en comparación con la cantidad de agua transpirada por los estomas (Jones, *op. cit.*), aunque esto puede cambiar de acuerdo al tipo de hábitat. Aproximadamente de un 90 a un 95% del agua se transpira por los estomas. Se ha encontrado que la velocidad de la transpiración de algunas plantas herbáceas es tan grande, que en condiciones favorables el volumen de agua contenido en una sola planta puede renovarse por completo en un solo día (Devlin, 1980).

La evapotranspiración es la combinación de los fenómenos de evaporación desde la superficie del suelo y la transpiración de la vegetación. En la temporada de lluvias, la evapotranspiración puede equivaler a 95% de la precipitación pluvial total y a veces puede exceder el 100% cuando un gran número de estomas siguen abiertos durante una época de poca lluvia e intensa radiación solar (Barradas, 1991). Gale (2004) ha demostrado que se presenta un potencial de incremento de transpiración con la altitud, cuando el promedio de la temperatura ambiente es menor (alrededor de $0.6^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$). Bajo condiciones donde hay mucha agua disponible, los estomas permanecen abiertos y se produce una elevada transpiración.

El proceso de transpiración está bajo el control parcial de la planta debido a que ésta depende de las condiciones del medio, por lo que representa una interacción entre los dos. Los factores del medio físico que más influyen en la transpiración son: la disponibilidad de agua, la radiación fotosintéticamente activa, la humedad del aire, la temperatura de la hoja, del aire y el viento. La importancia de la transpiración radica en que afecta a la absorción de bióxido de carbono de la atmósfera, ayuda en el transporte de nutrimentos y sirve como

medio de enfriamiento de las hojas. Y desde el punto de vista ecológico, tanto la liberación de agua, como la absorción, constituyen factores de gran interés, ya que estos procesos dependen en gran medida del medio ambiente (Jones, 1992).

Las diferentes especies de plantas e incluso variedades distintas de las mismas especies poseen distintos índices de transpiración. En condiciones óptimas de humedad de suelo, la tasa de transpiración alcanza el máximo, pero su valor depende de la especie, ya que las plantas tienen diferentes requerimientos de agua, aún en las mismas condiciones ambientales (Salisbury, 1994). El papel de los estomas en la regulación de la pérdida de agua por transpiración se ha estudiado principalmente en las hojas; se han realizado pocos estudios a nivel de toda la planta y muchos menos a nivel del dosel. Éstos últimos han sido principalmente enfocados a doseles monoespecíficos de cultivos de caña de azúcar y café.

2.4 Conductividad estomática

Los estomas, localizados principalmente en las hojas, son una parte importante de las plantas. La planta transpira la mayor parte del agua a través de los estomas, que se encuentran en la superficie foliar, los cuales se comunican con los espacios intercelulares del mesófilo de la hoja, que permiten la salida de vapor de las hojas hacia la atmósfera. El comportamiento de las hojas a nivel estomático consiste en el incremento o disminución en la transpiración, que optimiza la proporción fotosintética. El movimiento estomático es uno de los principales mecanismos que controlan el estado hídrico de las plantas y juega un papel importante en la fotosíntesis y la productividad vegetal; éste movimiento es proporcional a la conductividad estomática (Jones 1992). A través de los estomas se controla el flujo de agua entre la planta y la atmósfera, además se realiza la toma de dióxido de carbono (CO₂) para la fotosíntesis, de tal manera que la apertura y cierre de los estomas controlan el intercambio gaseoso que es indispensable para el adecuado funcionamiento metabólico de las plantas. En los estomas ocurre la principal resistencia a la pérdida de agua de la planta a la atmósfera. El inverso de la resistencia estomática es la conductividad, la cual es determinada por la apertura y densidad de los poros estomáticos (Jones *op. cit.*).

La mayoría de las medidas significativas del funcionamiento estomático se realizan a través de la medición de la resistencia o conductividad que presentan los estomas al paso

de vapor de agua (Jones 1992). La conductividad estomática (g_s) (que es el inverso de la resistencia (r_s)), es directamente proporcional al diámetro de la apertura estomática y representa la facilidad de paso del vapor de agua a través del estoma (Percy, 1991). Los movimientos estomáticos tienen lugar como respuesta directa a aumentos o disminuciones del contenido osmótico de las células de cierre u oclusivas, al hacer que aumente su volumen (se abran) o se tornen flácidas (se cierran).

En el estudio realizado por Hovenden y Brodribb concluyeron que la conductividad estomática también puede estar relacionada con la altitud de origen de la planta, es decir que la respuesta fisiológica en las plantas está genéticamente controlada (Hovenden *et al.*, 2000). Los estudios realizados en diversas especies de plantas demuestran que la respuesta estomática aumenta en sitios húmedos, cerrando sus estomas a mediodía como respuesta al déficit de saturación, pero las mismas especies no muestran la misma sensibilidad en un sitio seco, lo que se puede interpretar como una respuesta adaptable, con un cierre estomático con el fin de reducir la pérdida de agua. (Korner y Bannister, 1985). La conductividad estomática se incrementa de la primavera a verano al incrementarse la sequía en *Quercus ilex*. Al decrecer la conductividad estomática en la época de lluvias se produce un incremento instantáneo en el uso eficiente del agua y se altera la eficiencia de conversión de energía de luz interceptada a fotoproductos (Filella *et al.* 1998). Además, la variabilidad en el tamaño y la frecuencia estomática que existe entre las diferentes especies, la edad de la hoja, la posición de la hoja, las condiciones de crecimiento, los cambios estacionales, etc., son variables que afectan a g_s (Hale y Orcutt, 1987).

El efecto individual de cada uno de los factores ambientales (temperatura, radiación, humedad, etc.) sobre la conductividad estomática ha sido estudiado 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 (Jarvis, 1976).

2.4.1 Variación diurna de la conductividad estomática

La conductividad estomática se modifica en el transcurso del día como respuesta a las variaciones diurnas de las condiciones ambientales. Al amanecer, los rayos del sol provocan la apertura de los estomas, que permiten el intercambio de gases (entra CO_2 y sale vapor de agua y oxígeno) lo que afecta el transporte de minerales y el balance energético de la hoja (al evaporarse el agua, disminuye su temperatura). El cierre de los estomas se efectúa con la ausencia de luz solar (al oscurecer) y la apertura se presenta a lo largo del día efectuándose un cierre con frecuencia gradual, durante el atardecer. Cuando se presentan condiciones de estrés hídrico, los estomas tienden a cerrar en las primeras horas del día, lo que permite a la planta controlar la pérdida de agua. Durante un tiempo se pensó que los estomas se cerraban a partir de un umbral crítico de potencial hídrico, pero ahora se sabe que la relación varía ampliamente entre especies. La temperatura ambiental también altera la velocidad de respuesta de los estomas, siendo la apertura más rápida a altas temperaturas. Por otro lado, la disponibilidad de agua (suelo-atmósfera) puede ser un controlador importante y determinante de la dinámica estomática (Barradas y Fanjul, 1985).

El conocimiento sobre el comportamiento de los estomas ha avanzado significativamente, sobre todo en cuanto a la descripción de los procesos a nivel bioquímico, biofísico y celular. Sin embargo, casi toda la información ha sido generada en condiciones controladas de laboratorio y es poco el conocimiento generado en condiciones naturales. Esto es explicable, ya que en condiciones naturales la conductividad estomática está influenciada a la vez por diferentes variables ambientales, las cuales pueden presentar covariación durante el día, por ejemplo, al incrementarse la irradiación, aumenta la temperatura del aire, lo que a su vez hace que disminuya la humedad relativa (HR). Lo que más complica la situación es que estas variables inducen una respuesta estomática opuesta: el aumento en la radiación produce la apertura de los estomas, y la disminución en la humedad relativa induce su cierre (Grantz y Meinzer 1990). Por lo anterior, en condiciones de campo es difícil determinar respuestas estomáticas a variables individuales (Jarvis, 1976).

Dentro del dosel, la g_s de las hojas individuales puede ser muy variable, viéndose afectada por factores ambientales que influyen en su comportamiento fisiológico, así como

la historia previa del ambiente experimentado. Además, las diferencias genéticas entre especies e individuos de la misma especie afectan dicha variación (Chiariello, 1984).

A nivel de toda la planta y del dosel, el agrupamiento de las hojas resulta en una disminución de la conductividad de la capa limitante, que como se mencionó anteriormente, juega un papel importante en el control de la pérdida de agua por transpiración (Jarvis, 1986). Para determinar la conductividad estomática del dosel en la vegetación, se requiere conocer su índice de área foliar (IAF) y el valor de la conductividad estomática promedio de las hojas individuales. La radiación que reciben las hojas difiere con la altura del dosel, ya que esto determina diferentes condiciones lumínicas y térmicas para las hojas, que afecta de manera diferencial la dinámica estomática. En doseles altos y complejos, como el de los bosques tropicales húmedos, se genera un gradiente vertical con diferentes condiciones microclimáticas y resulta difícil definir una conductividad promedio, por lo que para describir más detalladamente la variación vertical de la vegetación se ha propuesto subdividirla por estratos (Roberts *et al.* 1980).

2.5 La radiación fotosintéticamente activa

La radiación solar es la única fuente de energía que las plantas verdes pueden utilizar para realizar sus actividades metabólicas. Normalmente los estomas se abren en respuesta a la luz y se cierran en la oscuridad (Jones, 1992). La radiación fotosintéticamente activa (RFA) llega a las plantas en dos formas, como luz directa y luz difusa. La luz directa se refiere a los rayos directos que interceptan las hojas; la luz difusa se refiere a la radiación de onda corta que se dispersa al chocar con partículas como el polvo, las partículas atmosféricas, las gotas de agua y las superficies reflejantes como troncos y hojas (Baldochi *et al.*, 1994). La luz directa es aprovechada continuamente por las plantas más expuestas y por pulsos por las plantas de sombra, que la reciben dependiendo de la cercanía de sitios abiertos del dosel, el movimiento de las hojas y el movimiento del Sol. La luz difusa es de gran importancia para la fotosíntesis en plantas que habitan bajo el dosel y que se encuentran adaptadas a la sombra, y algunas plantas disponen sus ángulos foliares para maximizar el aprovechamiento de éste tipo de luz (Ackerly *et al.*, 1995).

El ambiente lumínico en el cual se encuentra una planta generalmente presenta una gran variabilidad espacial y temporal, que hace difícil estimar la radiación particular que recibe un individuo. Dentro de las causas de ésta heterogeneidad encontramos: (1) los ritmos circadianos y movimientos del sol, (2) los cambios estacionales en la fenología vegetal, (3) los espacios abiertos por perturbaciones, (4) la agregación de las hojas, (5) la topografía local, (6) las nubes, (7) la variación espacial de los ángulos foliares, (8) el movimiento de las hojas por el viento (Baldochi *et al.*, 1994).

Las plantas responden al ambiente lumínico cambiante mediante ajustes en su capacidad fotosintética. Esta aclimatación puede ser anatómica y/o celular. La aclimatación anatómica involucra cambios morfológicos en células y cloroplastos, es decir es la capacidad de llevar a cabo cambios en la estructura de la planta. La aclimatación celular se refiere a cambios fisiológicos y bioquímicos en células y cloroplastos, estos cambios definirán la plasticidad de una especie ante el ambiente lumínico (Chazdon *et al.*, 1993).

Cuando la luz incide en las hojas, éstas consumen bióxido de carbono, que disminuye la presión parcial dentro de los espacios intercelulares y como consecuencia los estomas se abren. Para cada especie existe una cantidad de luz en la que la cantidad de CO₂ absorbido en la fotosíntesis es igual a la utilizada en la respiración (punto de compensación de la luz); sin embargo, se puede llegar a un momento (punto de saturación) en el que la planta es incapaz de aprovechar cualquier radiación para su fotosíntesis. En el momento en el que se alcanza una alta RFA y altas temperaturas la planta responde transpirando con el fin de proteger el aparato fotosintético (Vickery, 1991).

En ciertas ocasiones del día, las plantas que crecen en altas elevaciones tienen una ventaja relativa, ya que la luz del sol incidente aumenta con la altitud (Gale, 2004). En todas las altitudes la máxima RFA se presenta de las 13:00 a 15:00 h cuando la humedad del aire es más baja (Zhang *et al.*, 2005).

2.6 La temperatura a lo largo de un gradiente altitudinal

La temperatura atmosférica es el indicador de la cantidad de energía calorífica acumulada en el aire. La altitud influye en variables ambientales, como la temperatura, presentándose una gran variación de temperatura (Friend y Woodward, 1989). La ventaja de estudiar los sistemas tropicales es que la temperatura del aire disminuye al aumentar la altitud sin confundirse con los efectos del cambio estacional (Hikosaka *et al.*, 2002). En un gradiente altitudinal se presenta el efecto de continentalidad, por el cual se registra un descenso de 1°C por cada 100 m de altitud con aire seco y un descenso de 0.6°C con aire húmedo, lo que es resultado de la expansión adiabática del aire a medida que la presión atmosférica disminuye al aumentar la altitud (Harper, 1977).

La respuesta estomática a la temperatura ha sido tema de gran controversia; aunque generalmente los experimentos muestran que al incrementar la temperatura se abren los estomas, las temperaturas elevadas provocan su cierre, que hace posible que exista un intervalo y un valor óptimo de temperatura, en que la apertura de los estomas se presenta (Jones, 1992), lo que de acuerdo con Mansfield (1971) dependerá de las características de cada planta.

2.7 La humedad del aire

El valor de humedad del aire está relacionado con el valor de presión de vapor a cierta temperatura, por lo que la humedad relativa es una expresión de la relación que existe entre la presión de vapor de agua en ese momento y la presión de vapor de una atmósfera saturada a la misma temperatura (Devlin, 1982). También es común el término de déficit de presión de vapor (DPV) que se define como la cantidad de vapor de agua que le falta al aire para saturarse, por lo que a mayor DPV menor humedad (Barradas, 1994). Así la humedad relativa se reducirá, al incrementarse la radiación fotosintéticamente activa, temperatura y DPV (Zhang *et al.*, 2005). La humedad influye sobre los estomas, que se cierran en respuesta al incremento en la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (Jones, 1992). Cuando un gradiente pronunciado de vapor promueve el cierre de los estomas, el CO₂ en la hoja se agota, lo que a su vez provoca la apertura de éstos (Salisbury, 1994).

Los efectos de la humedad relativa resultan a menudo difíciles de separar de la temperatura. Esto se debe simplemente a que un aumento de la temperatura conduce a un incremento de la tasa de evaporación. Una humedad relativa resulta aceptable para una planta a baja temperatura pero puede llegar a ser inaceptable a una temperatura más elevada. Además, la humedad relativa y la temperatura pueden actuar también junto con la velocidad del viento, ya que el movimiento rápido del aire sobre una superficie foliar, mantendrá el gradiente de humedad e incrementará la tasa de evaporación.

Un ejemplo clásico del efecto de la humedad relativa combinada con la temperatura, sobre la distribución de una especie, la proporcionó el estudio de Forman (1964) sobre la distribución del musgo *Tetraphis pellucida* en Norteamérica. Forman (*op. cit.*) examinó en el laboratorio los efectos de diversas combinaciones de temperatura, humedad relativa, pH e intensidad luminosa sobre el crecimiento de dicha especie al encontrar que en la naturaleza estos dos últimos factores no eran limitantes. Para relacionar los datos experimentales de crecimiento con las condiciones climáticas en campo, utilizó la información de las estaciones meteorológicas de toda Norteamérica. Utilizó las temperaturas medias mensuales, máximas y mínimas y la humedad relativa media mensual nocturna, para establecer una distribución teórica del musgo y luego comparó ésta distribución con la que se conocía en la actualidad. Obtuvo resultados significativos con estos datos, con respecto a los individuos y su distribución en la naturaleza (Harper, 1977).

3. Hipótesis

A lo largo del gradiente altitudinal de los sitios de estudio, se presentarán variaciones ambientales (radiación fotosintéticamente activa, temperatura del aire y déficit de presión de vapor), lo cual hará que las especies estudiadas presenten un comportamiento fisiológico (transpiración, conductividad estomática y potencial hídrico foliar) diferente, que contribuya a explicar la distribución y abundancia de las especies estudiadas.

4. Objetivo General

Caracterizar el comportamiento estomático y de transpiración de *Quercus sartorii* y *Quercus candicans* en condiciones de laboratorio y en condiciones de campo, así como su variación en diferentes épocas (época húmeda y seca) en tres altitudes 1570 m snm (Xaltepec), 2179 m snm (La Joya) y 2462 m snm (Casa Blanca) en el estado de Veracruz.

4.1 Objetivos Particulares

- Determinar la densidad relativa de *Q. sartorii* y *Q. candicans* en los tres sitios de estudio.
- Determinar las variables microambientales: radiación fotosintéticamente activa, temperatura del aire, humedad relativa y contenido gravimétrico de agua en el suelo, en los microambientes ocupados por *Q. sartorii* y *Q. candicans* en cada localidad.
- Determinar las variables fisiológicas: conductividad estomática, transpiración y potencial hídrico en las dos especies de encinos.
- Evaluar el efecto de los factores microambientales en la conductividad estomática, transpiración y el potencial hídrico en *Q. sartorii* y *Q. candicans*.

5. Materiales y métodos

5.1 Zona de estudio

La región de las grandes montañas en el estado de Veracruz presenta un gradiente altitudinal abrupto que va desde el nivel del mar hasta los 5,747 m en alrededor de 139 km de distancia. Se ubica en la vertiente oeste de la Sierra Madre Oriental y el Eje Transversal en el estado de Veracruz (19° 54' 08'' N y 96° 57' 19'' W). Por esta situación incluye zonas ecológicas tropicales húmedas y subhúmedas, templado húmedo y subhúmedo (Challenger, 1998). Las temperaturas medias anuales oscilan entre los 10 a 29°C y la precipitación anual es de 600 a 1200 mm, con un máximo de 3000 mm en las regiones más húmedas. Los suelos son de tipo andosol (Rzedowski, 1978). Los tipos de vegetación que se encuentran son relictos de Bosque Mesófilo de Montaña y comunidades vegetales de Bosque de Pino-Encino y Bosque de Pino.

Las mediciones en condiciones naturales se realizaron en tres sitios de estudio en la región a 1570 m snm (Xaltepec), 2179 m snm (La Joya) y 2462 m snm (Casa Blanca) en el estado de Veracruz. Xaltepec se encuentra ubicado en la zona norte (19° 35' N y 96° 56' W) sobre las estribaciones orientales del Cofre de Perote. El clima es templado-húmedo C (fm) con una temperatura anual promedio de 18°C y precipitación anual de 1509 mm. La Joya se ubica en la zona norte (19° 36' N y 97° 01' W) en el municipio de Acajete; el clima es frío-húmedo (A) C(fm) con una temperatura anual promedio de 16°C y precipitación anual de 1000 mm. Casa Blanca se encuentra en la zona norte (19° 38' N y 97° 08' W) con un clima frío-húmedo (A) C(fm) con una temperatura anual promedio de 12.4°C y precipitación anual de 473.5 mm (García, 1964).

5.2 Especies de estudio

Quercus sartorii Liebm se distribuye en el estado de Tamaulipas y en el de Veracruz entre los 1200 y 1600 m snm. Presenta una altura de 10 a 25 m. Sus hojas son lanceoladas o elípticas de 8 a 14 cm de largo y de 1.5 a 3 cm de ancho, con un margen dentado poco pronunciado, con presencia de 12 a 20 nervaduras bien pronunciadas. Se caracteriza por presentar un pecíolo de 6 a 20 mm de largo. Las inflorescencias masculinas tienen de 5 a 10 cm de largo y las flores femeninas son pequeñas y se presentan en grupos de 1 a 6 flores; las bellotas miden de 1.4 a 2 cm.

Quercus candicans Née, conocido comúnmente como encino cenizo, se distribuye en Durango, Nayarit, Guerrero, Jalisco, Morelos, Estado de México, Michoacán, Oaxaca, Chiapas y Veracruz entre 1250 y 3000 m snm. Presenta una altura de hasta 15 m y un diámetro de 1 m, su corteza es oscura, presenta ramillas delgadas con abundante tomento amarillento que disminuye con el tiempo. Sus hojas jóvenes son lustrosas, haz con abundantes tricomas estrellados cortos y tricomas simples dispersos, envés con la pubescencia densa blanca, hojas maduras coriáceas y gruesas, su tamaño va de 5 a 19 cm de largo y de 3 a 11 cm de ancho. Fruto anual o bianual, solitario o en pares sobre pedúnculos de 15 mm de largo pubescente, bellotas de 20 mm de largo y 17 mm de ancho (Romero, 1993).

5.3 Densidad relativa de *Quercus sartorii* y *Q. candicans*

Para obtener información acerca de la densidad relativa de las dos especies en las tres localidades de estudio, se utilizó el método del transecto lineal propuesto por Canfield (1941). El transecto involucra la determinación de un área fija dentro de la cual se pueden medir las cantidades de una o más especies. Antes de hacer los recorridos, se marcaron cinco transectos lineales para transitar sobre una cinta métrica de 100 m. En éste método, se recorrió una línea de longitud conocida (100 m) por cada transecto y se registró el número total de individuos arbóreos que se interceptaban con el transecto lineal. Se tomaron en cuenta solo las especies que tenían un diámetro a la altura del pecho (DAP) igual o mayor a

30 cm. Se identificaron las especies y se registró la posición donde fue encontrado cada individuo y se midió la distancia entre la línea (cinta métrica de 100 m) y el individuo de la especie. La densidad relativa se cálculo al usar la siguiente formula

$$\text{Densidad relativa} = 100(\text{número de individuos por especie})/(\text{total de individuos})$$

5.4 Mediciones

5.5 Obtención de plantas para medición en laboratorio

La primera etapa de las mediciones se hizo en el invernadero húmedo del Instituto de Ecología de la UNAM. Se obtuvieron plántulas de *Q. candicans* y *Q. sartorii* donadas por la CONAFOR de Xalapa, Veracruz. Estas plántulas se mantuvieron en el invernadero húmedo, en donde se obtuvieron datos de las siguientes variables microambientales : temperatura del aire, humedad relativa y radiación fotosintéticamente activa y también se obtuvieron los valores de conductividad estomática y transpiración, realizándose variaciones diurnas cada hora desde las 9:00 hasta las 16:00 hora local (hl) en tres hojas de cada individuo y tres individuos por especie, con un porómetro de estado estable (LI-1600, LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA). Conjuntamente, se realizaron mediciones de asimilación de CO₂ (ACO₂), transpiración (TRP), y conductividad estomática (g_s) en tres individuos de *Q. sartorii* y de *Q. candicans*, en tres hojas de cada individuo en función de diferentes intensidades de radiación fotosintéticamente activa (0, 10, 25, 40, 80, 100, 200, 300, 400, 500, 600, 800, 1000, 1100, 1200, 1300, 1400 y 1500 μmol m⁻² s⁻¹) con un instrumento portátil de intercambio gaseoso (CIRAS-1, PPSystems, Cambridge, UK). Las mediciones se hicieron siempre a la misma hora (11:00 a 14:00 hl) en laboratorio.

5.6 Experimentos de estrés hídrico en invernadero-laboratorio

Con la finalidad de obtener una curva de pérdida de agua, que indicara el momento en que las especies en estudio alcanzaran el punto por encima del marchitamiento permanente, se sometieron tres plantas de año y medio de edad, a riego aplicado una vez, sin riego subsecuente por 30 días. Al inicio de la prueba las plantas se regaron a capacidad

de campo, dejando secar el sustrato por el periodo señalado y pesar el sustrato con la planta cada semana y en las mismas fechas se midió g_s y TRP con un porómetro de estado estable (LI-1600, LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA) y el potencial hídrico (Ψ) en tres hojas de cada individuo con una cámara de presión (PMS, Corvallis, Oregon, USA) y el área foliar (AF) con el medidor de área foliar (LI-3000A, LI-COR) con la finalidad de relacionar el peso del sustrato con la conductividad estomática, transpiración y potencial hídrico.

5.7 Mediciones de variables ambientales y fisiológicas en campo

Las mediciones en campo se hicieron con plántulas en los sitios de Xaltepec, La Joya y Casa Blanca. Se midió conductividad estomática (g_s), transpiración (TRP) y potencial hídrico (Ψ) en hojas maduras no dehiscentes, sin daño foliar. La conductividad estomática al igual que la transpiración, se midió en seis hojas en tres diferentes individuos de cada especie en los tres sitios de estudio. Para medir g_s se utilizó un porómetro de estado estable (LI-1600, LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA). Al mismo tiempo se midieron la radiación fotosintéticamente activa (RFA), temperatura del aire (T_a) y la humedad relativa (HR), que se determinaron en la misma hoja cuando se midió la g_s , con un sensor cuántico (LI-190SB, LI-COR Ltd., Lincoln, Nebraska, USA), con dos termopares y un sensor humicap (Vaisala, Helsinki, Finland), respectivamente, instalados en el porómetro. Las medidas de potencial hídrico (Ψ) se determinaron con una cámara de presión (PMS, Corvallis, Oregon, USA) descrita por Scholander *et al.*, (1964, 1965) y Turner (1981) en 3 hojas por cada árbol. El déficit de vapor de agua (DPV) se calculó a partir de la presión de vapor actual (e_a) y la de saturación (e_s) que se obtuvo con la siguiente ecuación (en kPa):

$$DPV = e_s - e_a$$

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

$$e_a = e_s * HR / 1000$$

También se determinó la humedad del suelo en la época húmeda y seca por medio del método gravimétrico (Contenido gravimétrico de agua en el suelo, CGAS) a partir de 6

muestras por sitio, en la misma fecha de la toma de mediciones fisiológicas y se les aplicó el procedimiento siguiente: (1) Toma de muestras de suelo (2) Pesaje de la muestra (3) Secado en estufa a 105°C hasta peso constante (4) Pesado de la muestra seca. A estos datos se les aplicó la siguiente ecuación:

$$CGAS = (Ma - Ms)/Ms$$

donde Ma es el peso actual de la muestra, Ms es el peso seco de la muestra y se obtiene el CGAS en $g\ g^{-1}$.

5.8. Análisis de datos

Se aplicó un análisis de varianza (ANOVA) de dos factores (épocas y sitios) a ambas especies, con los datos obtenidos de las mediciones microambientales (temperatura del aire, déficit de presión de vapor y radiación fotosintéticamente activa) y fisiológicas (conductividad estomática, transpiración y potencial hídrico) obtenidos en la época húmeda y seca, para conocer si existen diferencias estadísticamente significativas.

También se realizó un análisis de funciones envolventes de la conductividad estomática en función de las variables ambientales en las diferentes épocas del año (época húmeda y seca) con la finalidad de conocer la relación que existe entre éstas variables y la conductividad estomática de las especies de estudio. El modelo se basa en la hipótesis del estado estable de la conductividad estomática y depende de las variables ambientales y del papel que juega el agua en los tejidos de la hoja (Barradas *et al.*, 2004) modelando los efectos de (RFA), ($T\alpha$), (DPV) y (Ψ) en el comportamiento de la g_s .

6. Resultados

La densidad relativa de ambas especies disminuyó al aumentar la altitud, y se registró una mayor densidad relativa de *Quercus sartorii* en Xaltepec (16.8 %) que de *Q. candicans* (8%), pero al aumentar la altura la densidad relativa (2179 m snm) de *Q. candicans* se incrementó y ésta fue la única especie presente en la localidad de mayor altitud (Fig. 1).

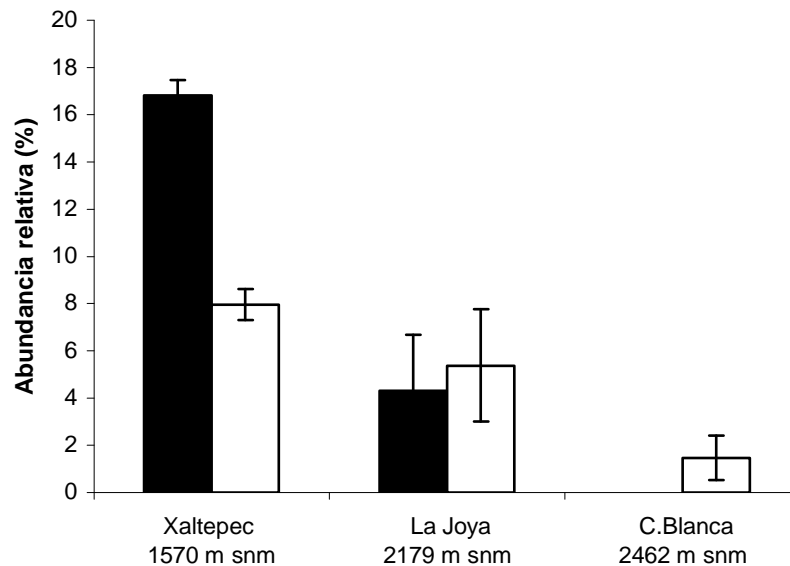


Figura 1. Densidad relativa de *Quercus sartorii* (■) y *Quercus candicans* (□) a lo largo de un gradiente altitudinal en el estado de Veracruz. Se muestra el error estándar para cada sitio de estudio.

6.1 Caracterización microclimática en condiciones del invernadero

La radiación fotosintéticamente activa (RFA) presentó una variación notable a lo largo del día (Fig. 2A), observándose un aumento paulatino de esta variable a partir de las 9:00 hasta llegar a las 13:00 hl, hora en que se alcanzaron los valores más elevados para después disminuir de las 13:00 a las 16:00 hl.

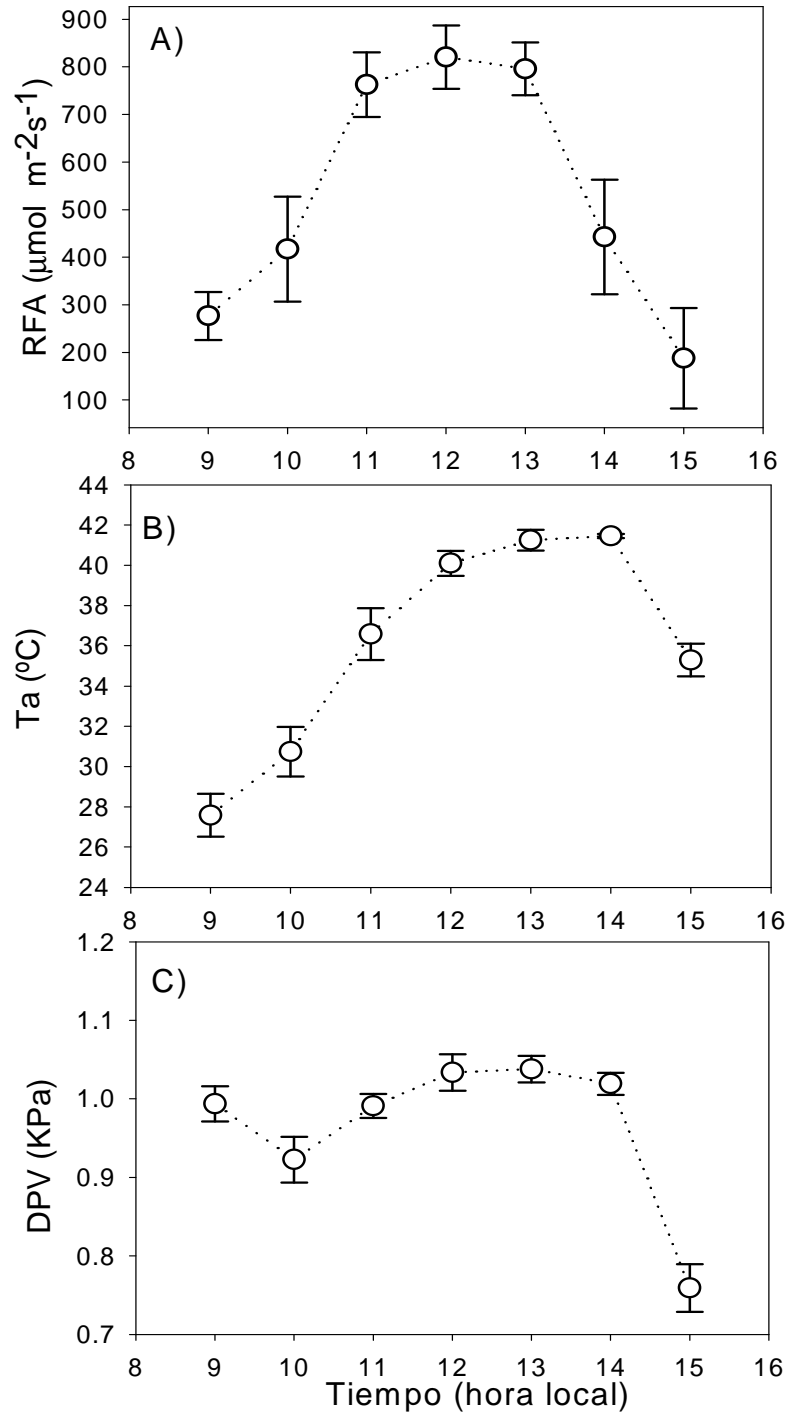


Figura 2. A) Radiación fotosintéticamente activa (RFA), B) Temperatura del aire (T_a) y C) déficit de presión de vapor (DPV) en condiciones de invernadero-laboratorio en abril del 2005.

Las variables ambientales presentaron variaciones durante el día (Fig. 2B). La radiación fotosintéticamente activa registrada a las 9 hl presentó valores bajos, y registró un aumento, hasta alcanzar su máximo a mediodía, registrándose un decremento en las horas posteriores. Se observó que la temperatura del aire registrada durante el día, fue menor en las primeras horas del día y aumentó paulatinamente conforme avanzó el mismo, hasta alcanzar sus máximos valores hacia las 14:00 hl, para continuar con un descenso hacia las 15 horas del día. El déficit de presión de vapor presentó una variación similar a lo largo del día (Fig. 2C), a partir de las primeras horas de la mañana, se incrementó gradualmente hasta alcanzar su máximo valor hacia las 13:00 hl y disminuyó posteriormente.

6.2 Conductividad estomática y transpiración en condiciones de invernadero-laboratorio

El comportamiento estomático de las dos especies en condiciones de invernadero-laboratorio consistió en mantener los estomas abiertos por la mañana para cerrarlos paulatinamente y alcanzar una conductividad mínima hacia el mediodía, para posteriormente abrirlos nuevamente y alcanzar un máximo entre las 15:00 y 16:00 hl. Los valores de conductividad estomática y transpiración de *Q. sartorii* fueron ligeramente más bajos ($48.57 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $3.504 \text{ } \mu\text{g cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$) que los de *Q. candicans* ($59.29 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $4.25 \text{ } \mu\text{g cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente) (Fig. 3).

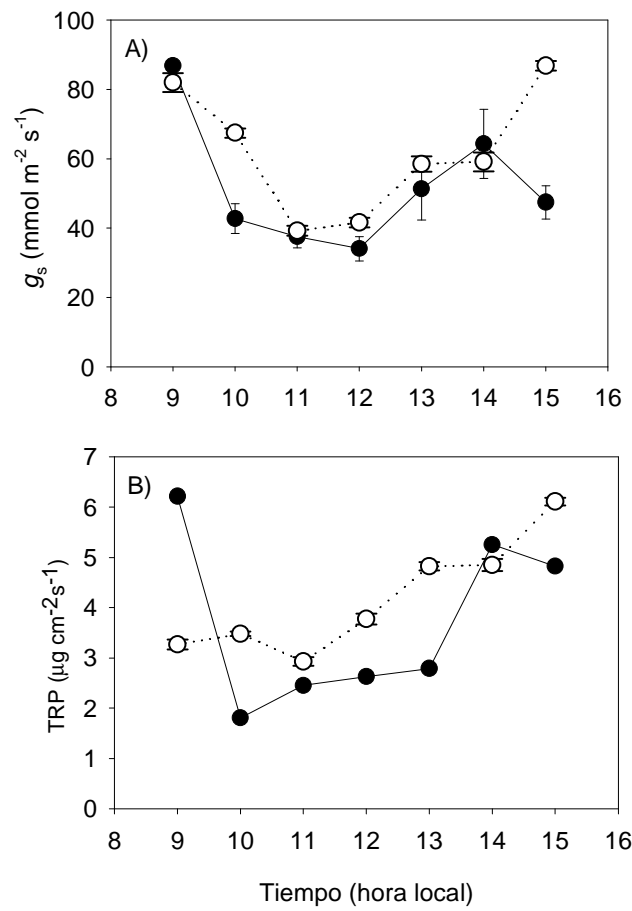


Figura 3. A) Conductividad estomática (g_s) y B) transpiración (TRP) en condiciones de laboratorio, en *Quercus sartorii* (•) y en *Quercus candicans* (○) en abril del 2005.

6.3 Respuesta fisiológica en función de la radiación fotosintéticamente activa en condiciones controladas de laboratorio

En la figura 4 se muestran los valores de las variables fisiológicas registradas (g_s , TRP y ACO_2) en función de la radiación fotosintéticamente activa. Las respuestas observadas describen una curva exponencial ($y = a+bx^c$) donde a , b y c son constantes. Los valores de estas constantes fueron en *Q. candicans* de -80.3, 97.7 y 0.05 ($r^2 = 0.96$) para g_s ; -8.1, 8.2 y 0.02 ($r^2 = 0.95$) para TRP; y de -15.7, 12.3 y 0.06 ($r^2 = 0.99$) para ACO_2 ; en *Q. sartorii* fueron de -101.6, 120.5 y 0.02 ($r^2 = 0.93$) para g_s ; -2.8, 2.9 y 0.03 ($r^2 = 0.97$) para TRP; y -1.3, 0.1 y 0.4 ($r^2 = 0.79$) para ACO_2 . Con base en el ajuste realizado, el punto de saturación a la RFA fue más alto en *Quercus candicans* que en *Quercus sartorii* para las tres variables estudiadas. La conductividad estomática en *Quercus sartorii* se incrementó de un valor muy bajo ($25.82 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) a una RFA baja ($10 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) hasta alcanzar su valor máximo de $44.0 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a una RFA de $500 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. En *Quercus candicans* el valor mínimo de g_s a una RFA de $10 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ fue de $28.35 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y el valor máximo ($65.10 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) se alcanzó a una RFA de $1500 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. En general g_s fue significativamente más alta en las plantas de *Quercus candicans* que en las de *Quercus sartorii* ($F_{(1, 104)} = 171.44$, $p < 0.0001$) (Fig. 4A). Con respecto a la transpiración, también se presentaron diferencias significativas ($F_{(1, 104)} = 169.94$, $p < 0.0001$) presentándose el valor máximo en plantas de *Quercus candicans* ($1.43 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) que en *Quercus sartorii* ($1.01 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Fig. 4B). En el caso de la asimilación de CO_2 , en *Quercus candicans*, aumentó desde $-1.8 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a una RFA de $10 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, hasta alcanzar su máximo valor ($3.84 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) a una RFA de $1300 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. En *Quercus sartorii* aumentó de $-1.6 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a una RFA de $10 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, hasta alcanzar su valor máximo de $0.97 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a una RFA de $1300 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. En este caso los valores registrados de ACO_2 fueron significativamente más altos ($F_{(1, 104)} = 140.29$, $p < 0.0001$) en *Quercus candicans* que en *Quercus sartorii* (Fig. 4C).

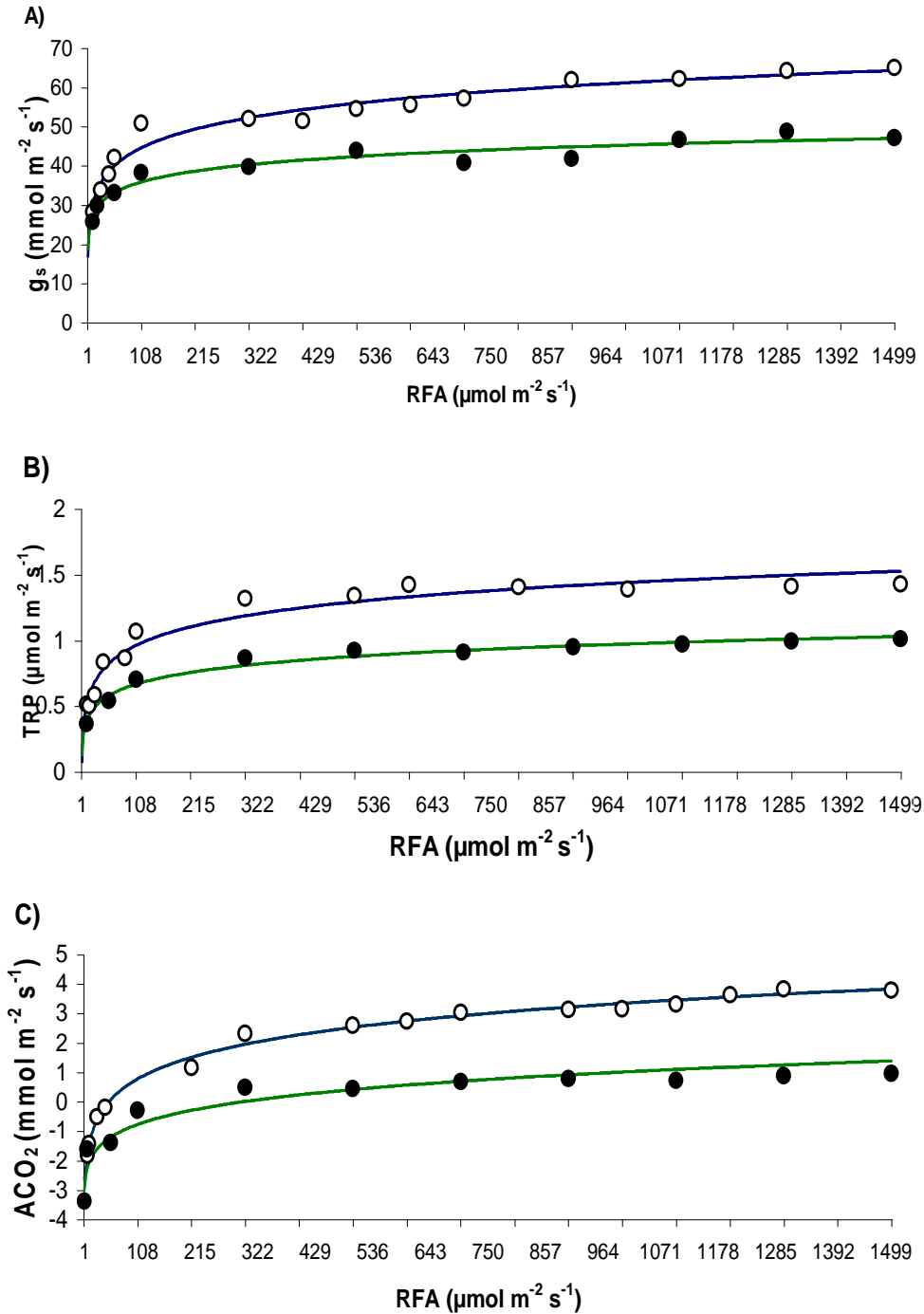


Figura 4. Respuestas de: A) conductividad estomática (g_s), B) transpiración (TRP), y C) asimilación de CO_2 (ACO_2) en función de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) a temperatura y humedad del aire constantes de *Quercus candicans* (○) y *Quercus sartorii* (●). Las líneas representan un ajuste exponencial para ambas especies, ajustadas a la ecuación $y = a + bx^c$.

6.4 Experimentos de estrés hídrico en condiciones de invernadero-laboratorio

En la figura 5 se muestran los valores promedio de las variables fisiológicas medidas en individuos de *Quercus candicans* y *Quercus sartorii*, sometidos a condiciones de estrés hídrico en invernadero-laboratorio. El contenido gravimétrico de agua en el suelo (CGAS) decreció en un 26% a lo largo del tiempo (t0 al t4) durante un mes. La conductividad estomática (g_s) decreció en ambas especies al permanecer, en general, más alta en *Quercus sartorii*; el potencial hídrico en plantas estresadas decreció de forma similar en ambas especies (fig 5C), lo que posiblemente provocó una reducción de la g_s y la TRP en ambas. La medición de área foliar registrada en las hojas de ambas especies, demostró que el tamaño de la hoja no influye en los valores registrados de potencial hídrico foliar (Fig. 5E). En general *Q. candicans* fue más sensible al déficit hídrico que *Q. sartorii*.

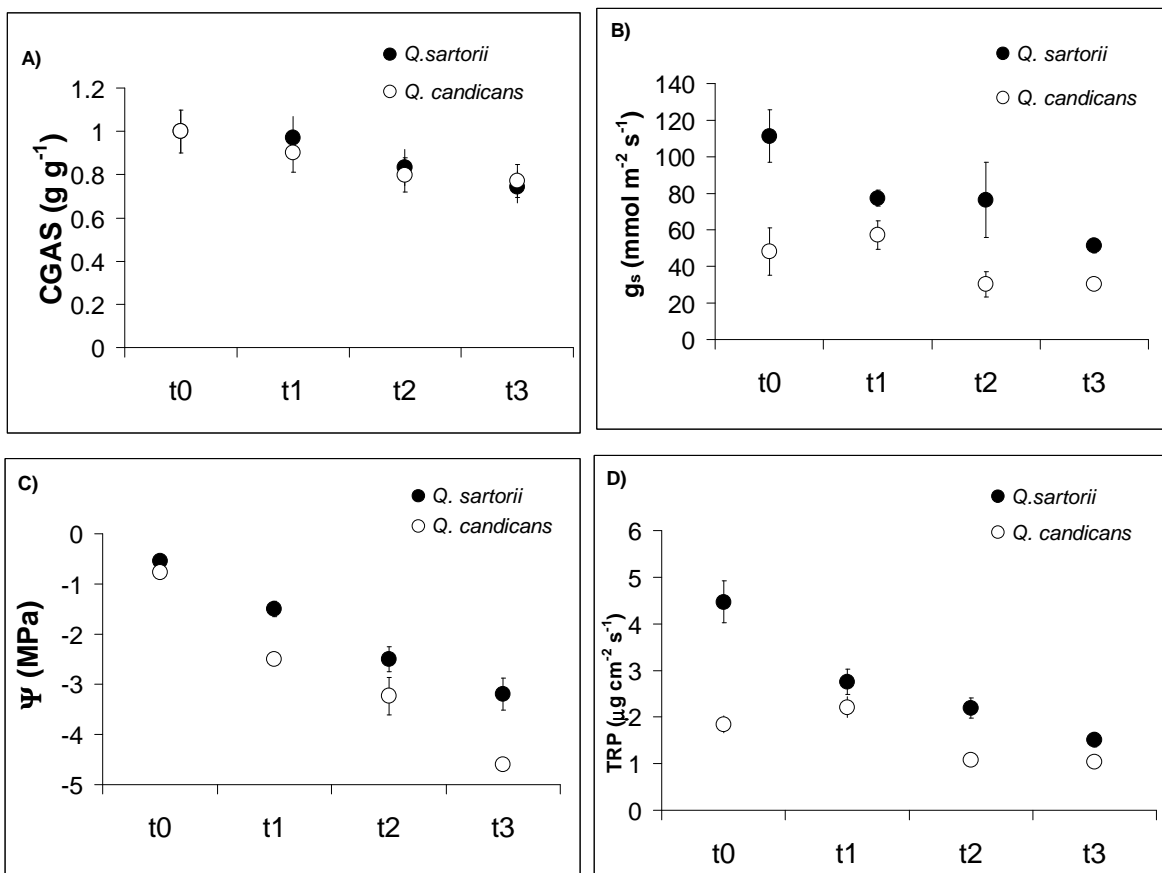


Figura 5. Respuestas de: B) conductividad estomática (g_s), C) potencial hídrico foliar (Ψ) y D) transpiración (TRP) en hojas de individuos de *Quercus sartorii* (○) y *Quercus candicans* (●) sometidos a estrés hídrico en laboratorio, en función de la pérdida de A) contenido gravimétrico de agua en el suelo (CGAS) evaluadas a diferente tiempo (t0, t1, t2 y t3) entre octubre y noviembre de 2005.

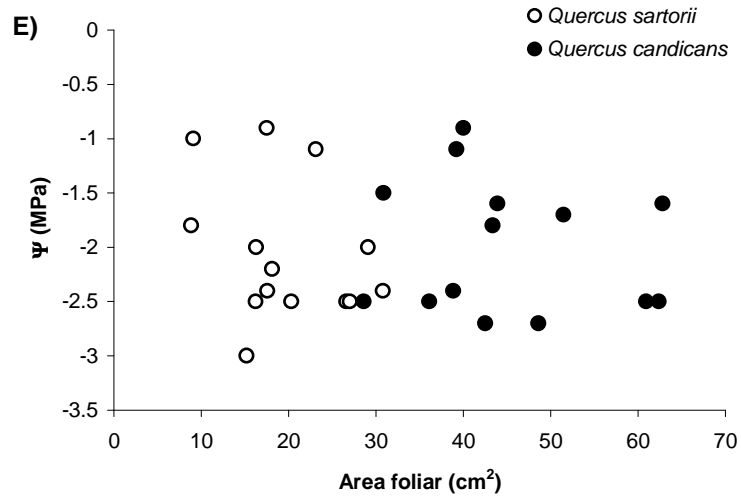


Figura 5E. Relación entre el área foliar y potencial hídrico foliar (Ψ) en hojas de individuos de *Quercus sartorii* (○) y *Quercus candicans* (●) sometidos a estrés hídrico en laboratorio, entre octubre y noviembre de 2005.

6.5 Caracterización climática de los sitios de estudio

El comportamiento de la RFA fue diferente entre épocas ($F_{(1, 899)} = 7.83$; $P=0.0052$) y entre los sitios de estudio ($F_{(2, 899)} = 134.44$, $P<0.0001$). En Xaltepec se obtuvieron los valores promedio más bajos de RFA, tanto en la época húmeda ($33.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) como en la época seca ($180.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). En La Joya los valores promedio de RFA fueron intermedios en la época húmeda ($135.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y en la época seca ($182.4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Por último, en Casa Blanca se registraron los valores promedio más altos de RFA en la época húmeda ($300.3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y en la época seca ($413.4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Al igual que la RFA, la T_a fue diferente entre épocas ($F_{(1, 899)} = 321.88$, $P<0.0001$) y sitios ($F_{(2, 899)} = 18.90$, $P<0.0001$). En Xaltepec se registró la T_a más baja de la época húmeda (14.3°C), y la más alta en la época seca (23°C). En la región de La Joya la T_a fue alta en la época húmeda (19.4°C) e intermedia para la época seca (20.4°C) y en Casa Blanca se presentó una T_a en la época húmeda intermedia (16.51°C) y la más baja para la época seca (19.0°C). El DPV presentó valores promedio altos para Xaltepec en la época húmeda (1.00 kPa) y en la época seca (1.34 kPa). Para La Joya se presentaron valores intermedios de DPV en la época húmeda (0.588 kPa) y seca (1.01 kPa), mientras que en Casa Blanca el DPV registrado fue bajo en la época húmeda (0.581 kPa) y seca (0.813 kPa). El DPV fue significativamente diferente entre épocas ($F_{(1, 899)} = 356.21$, $P<0.0001$) y sitios ($F_{(2, 899)} = 228.94$, $P<0.0001$) obteniéndose valores mas bajos en DPV en la época húmeda, cuando hay una mayor disponibilidad de agua y en la temporada seca aumento, debido a la disminución de humedad en los sitios (Tabla 2). Los valores promedio del CGAS más altos se presentaron en Xaltepec en la época húmeda (2.45 g g^{-1}) y seca (1.49 g g^{-1}). La Joya presentó valores promedio de CGAS intermedios para la época húmeda (2.03 g g^{-1}) y bajos para la época seca (1.37 g g^{-1}). En Casa Blanca el CGAS registrado fue bajo para la época húmeda (1.80 g g^{-1}) e intermedio para la época seca (1.38 g g^{-1}) al ser significativamente diferente entre épocas ($F_{(1, 44)} = 18.13$, $P=0.0001$) pero no entre sitios ($F_{(2, 44)} = 2.24$, $P=0.1188$) (Fig. 8) (Tablas 1 y 2 en anexo).

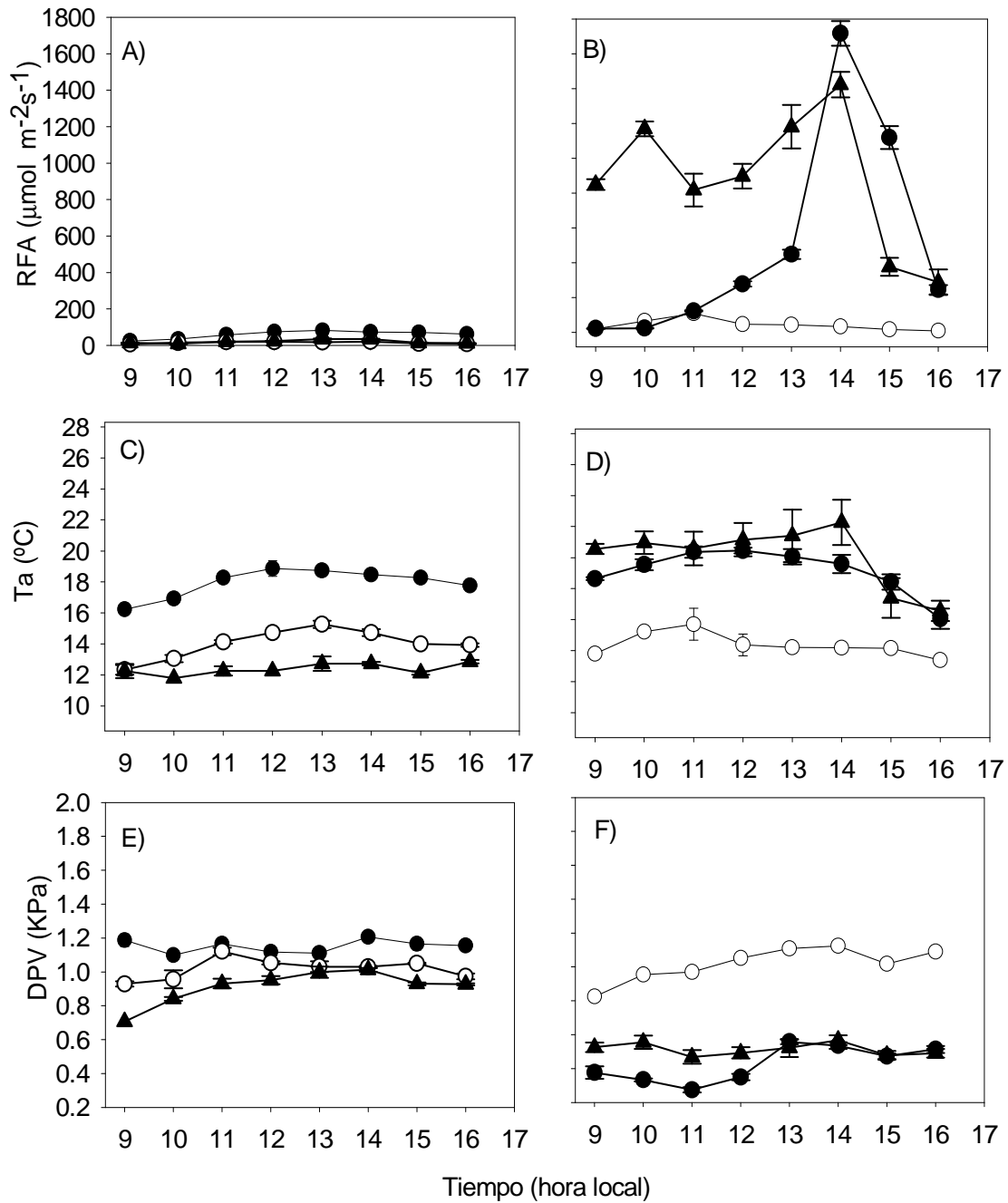


Figura 6. A) y B) Radiación fotosintéticamente activa (RFA), C) y D) temperatura del aire (T_a), E) y F) déficit de presión de vapor (DPV) en Xaltepec (○), La Joya (●) y Casa Blanca (▲) en noviembre de 2005 (A, C y E), diciembre de 2005-enero de 2006 (B, D y F) que pertenecen a la época húmeda de la región.

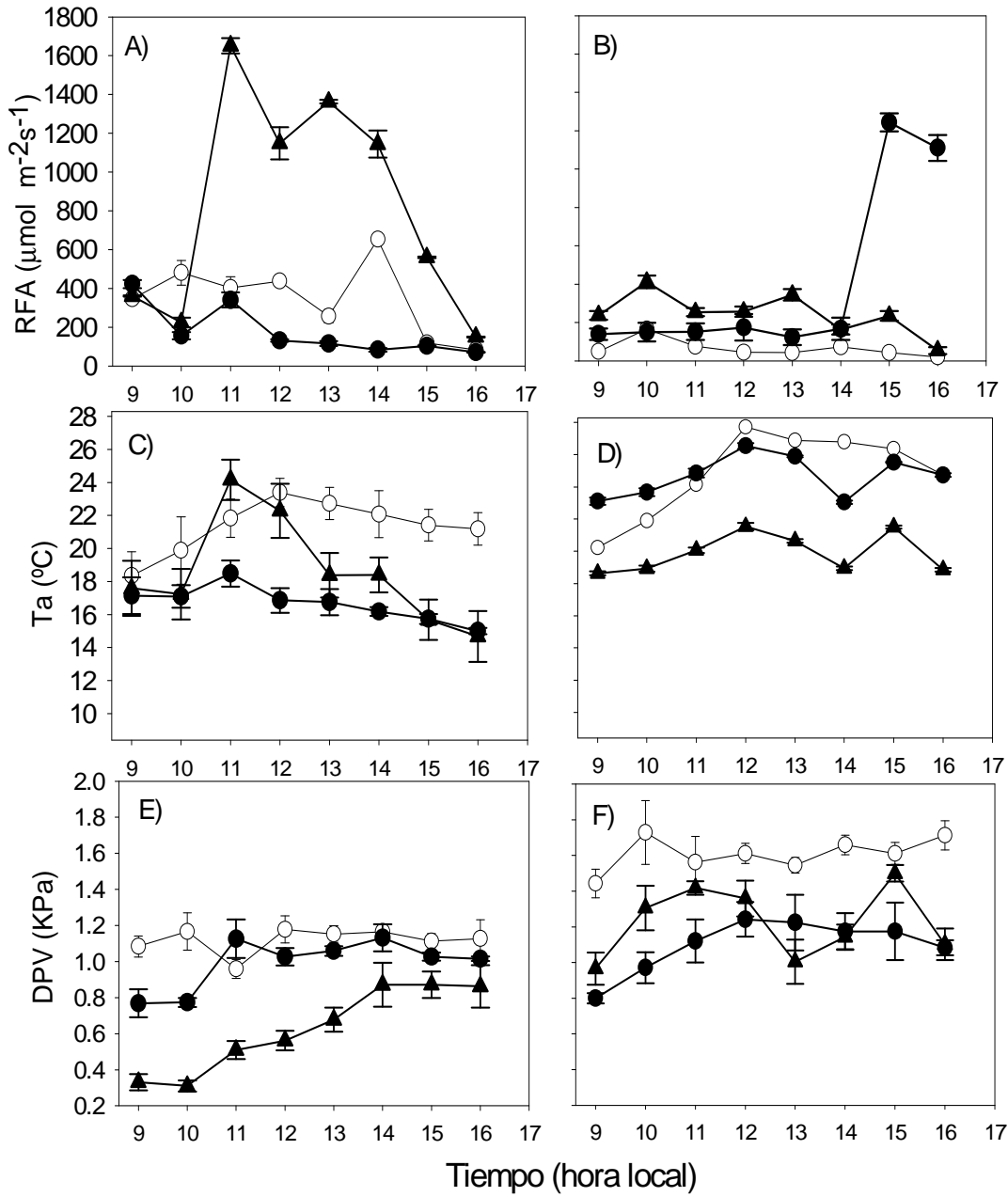


Figura 7. A) y B) Radiación fotosintéticamente activa (RFA), C) y D) temperatura del aire (T_a), E) y F) déficit de presión de vapor (DPV) en Xaltepec (\circ), La Joya (\bullet) y Casa Blanca (\blacktriangle) en febrero-marzo de 2006 (A, C y E) y abril-mayo de 2006 (B, D y F) en la época seca de la región.

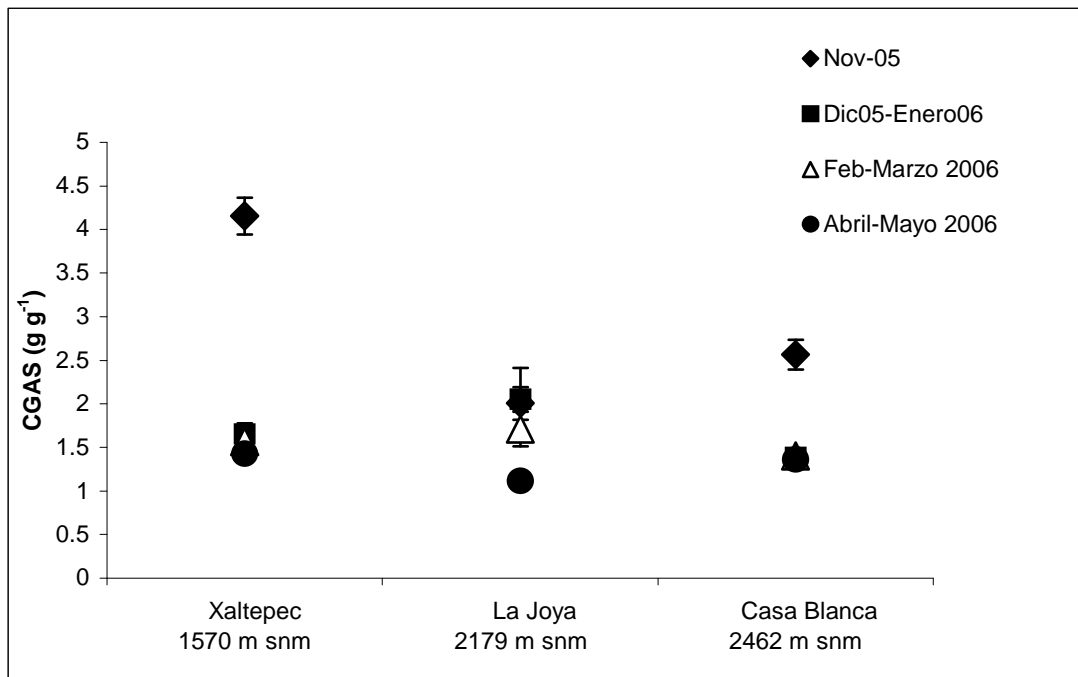


Figura 8. Contenido gravimétrico de agua en el suelo (CGAS) en Xaltepec, La Joya y Casa Blanca en noviembre del 2005 (◆), diciembre del 2005-enero del 2006(■), febrero-marzo del 2006 (△) y abril-mayo del 2006 (●).

6.6 Conductividad estomática y transpiración en condiciones de campo

En condiciones de campo los comportamientos de conductividad estomática (g_s) fueron diferentes entre épocas, sitios y especies (Figs. 9 y 10). En Xaltepec se presentaron valores promedio altos en conductividad estomática en *Quercus sartorii* durante la época húmeda ($98.22 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) al igual que en la época seca ($85.98 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). En La Joya la g_s se mantuvo baja tanto en la época húmeda ($59.39 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) como en la seca ($55.38 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). *Quercus candicans* en Xaltepec presentó valores promedio de g_s bajos en la época húmeda ($125.04 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e intermedios en la época seca ($140.97 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). En La Joya la g_s se mantuvo intermedia en la época húmeda ($203.71 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y baja en la época seca ($54.87 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). En Casa Blanca los valores promedio de g_s fueron altos en la época húmeda ($288.50 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y en la época seca ($195.89 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

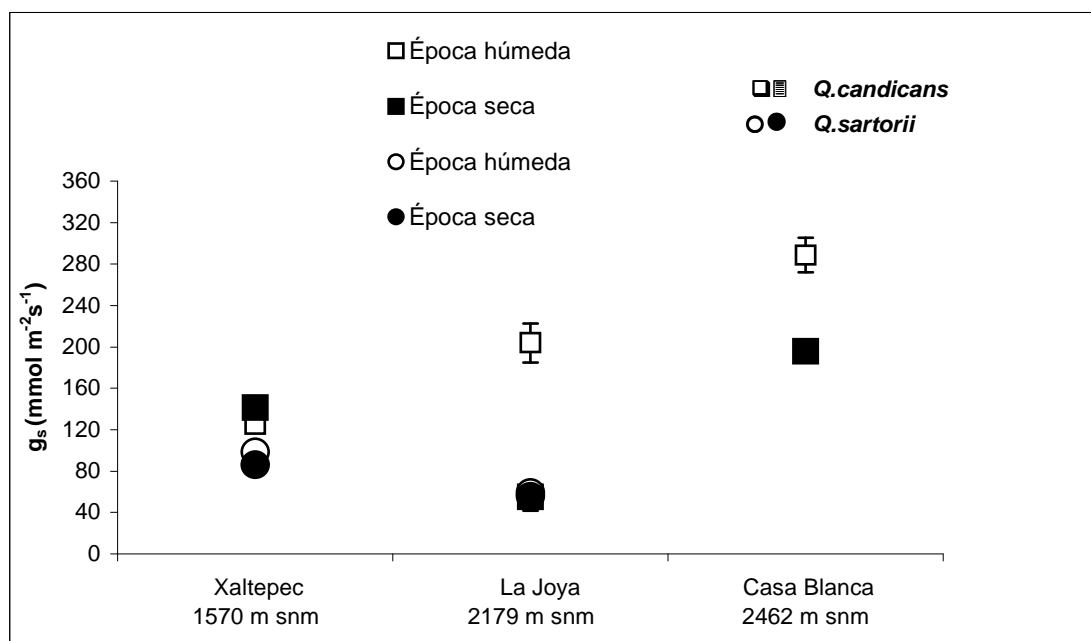


Figura 9. Mediciones de conductividad estomática (g_s) en *Quercus candicans* (□■) y *Quercus sartorii* (○●) en Xaltepec, La Joya y Casa Blanca en la época húmeda (□○) y en la época seca (■●).

En cuanto a la transpiración en *Quercus sartorii* los valores promedio en Xaltepec fueron bajos en la época húmeda ($1.020 \mu\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$) y altos en la época seca ($2.030 \mu\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$); en La Joya se presentaron altos en la época húmeda ($1.256 \mu\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$) y bajos en la época seca ($1.157 \mu\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$). En general se presentó una diferencia moderada en g_s entre épocas ($F_{(1, 335)} = 4.66$, $P=0.0317$) y las diferencias entre sitios no fueron significativas ($F_{(1, 335)} = 0.09$, $P=0.7611$). En la TRP se presentó una diferencia significativa entre épocas ($F_{(1, 335)} = 30.84$, $P<0.0001$) y entre sitios ($F_{(1, 335)} = 10.31$, $P=0.0015$) (Tabla 3 y 5 en anexo). Y para *Quercus candicans* los valores de TRP promedio en Xaltepec se presentaron bajos en la época húmeda ($1.567 \mu\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$) y altos para la época seca ($3.240 \mu\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$). Y para La Joya se presentaron valores intermedios en la época húmeda ($1.806 \mu\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$) y bajos para la época seca ($1.060 \mu\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$). En Casa Blanca los valores promedio de TRP fueron altos en la época húmeda ($4.829 \mu\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$) e intermedios para la época seca ($3.110 \mu\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$). La g_s fue significativamente diferente entre épocas ($F_{(1,562)}=41.33$, $P<0.0001$) y sitios ($F_{(2,562)}=31.76$, $P<0.0001$). Y para TRP se presentó una diferencia significativa entre épocas ($F_{(1,562)}=7.35$, $P=0.0069$) y entre sitios ($F_{(2,562)}=68.67$, $P<0.0001$) (Tabla 4 y 5 en anexo) (Figs. 9 y 10).

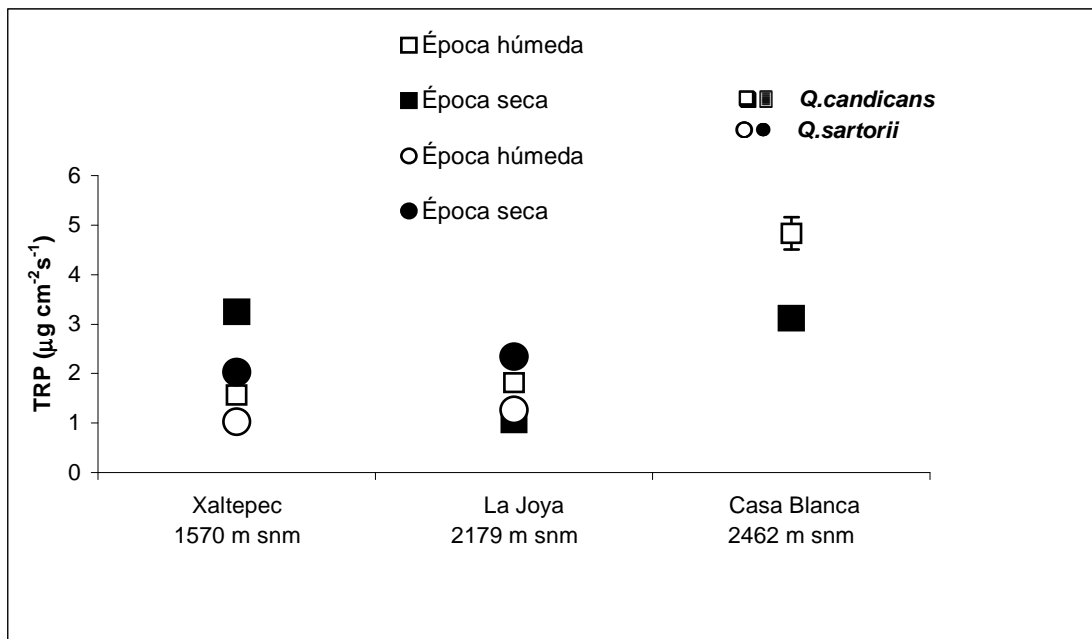


Figura 10. Mediciones de transpiración (TRP) en *Quercus candicans* (□■) y *Quercus sartorii* (○●) en Xaltepec, La Joya y Casa Blanca en la época húmeda (□○) y en la época seca (■●).

6.7 Potencial hídrico

Quercus sartorii presentó en Xaltepec valores promedio más altos de potencial hídrico en la época húmeda (-1.71 MPa) y los más bajos en la época seca (-2.48 MPa). En La Joya los valores promedio fueron bajos en la época húmeda (-1.93 MPa) y altos en la época seca (-1.82 MPa) y presentó significativamente diferencias entre épocas ($F_{(1,248)} = 16.34, P < 0.0001$) y sitios ($F_{(1,248)} = 38.41, P < 0.0001$) (Tabla 6 y 7 en anexo).

Quercus candicans en Xaltepec presentó valores promedio intermedios de potencial hídrico en la época húmeda (-1.46 MPa) y bajos en la época seca (-1.75 MPa). En La Joya los valores promedio fueron bajos en la época húmeda (-2.091 MPa) y altos en la época seca (-1.13 MPa) y por último en Casa Blanca el Ψ fue alto en la época húmeda (-0.81 MPa) e intermedio en la época seca (-1.268 MPa) no encontrándose diferencias significativas entre épocas ($F_{(1,387)} = 0.5, P = 0.4811$) pero si entre sitios ($F_{(2,387)} = 11.69, P < 0.0001$) (Tabla 6 y 7 en anexo).

Tabla 6. Valores promedios de Ψ de *Quercus sartorii* en Xaltepec y La Joya y *Quercus candicans* en los sitios de Xaltepec, La Joya y Casa Blanca en la época húmeda y seca. El error estándar se muestra entre paréntesis.

<i>Quercus sartorii</i>			
Variables fisiológicas	Sitio	Época húmeda	Época seca
Ψ (MPa)	Xaltepec	-1.71 (0.09)	-2.48 (0.03)
	La Joya	-1.93 (0.11)	-1.51 (0.02)
<i>Quercus candicans</i>			
Ψ (MPa)	Xaltepec	-1.46 (0.06)	-1.75 (0.02)
	La Joya	-2.09 (0.08)	-1.12 (0.04)
	Casa Blanca	-0.81 (0.1)	-1.26 (0.06)

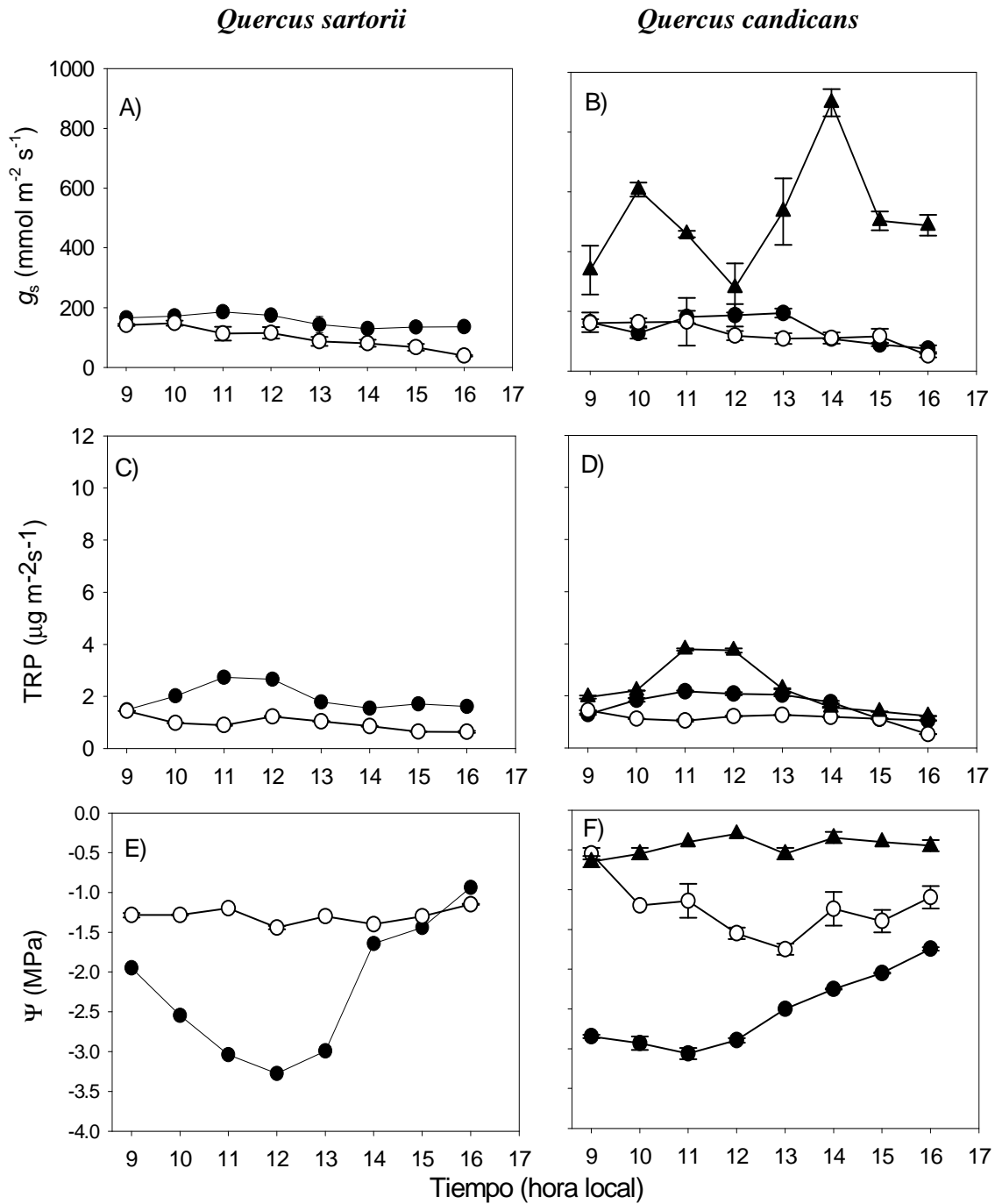


Figura 11. A) y B) Conductividad estomática (g_s), C) y D) transpiración (TRP) y E) y F) potencial hídrico (ψ) de *Quercus sartorii* (A, C y E) y *Quercus candicans* (B, D y F) en Xaltepec (○), La Joya (●) y en Casa Blanca (▲) en noviembre de 2005.

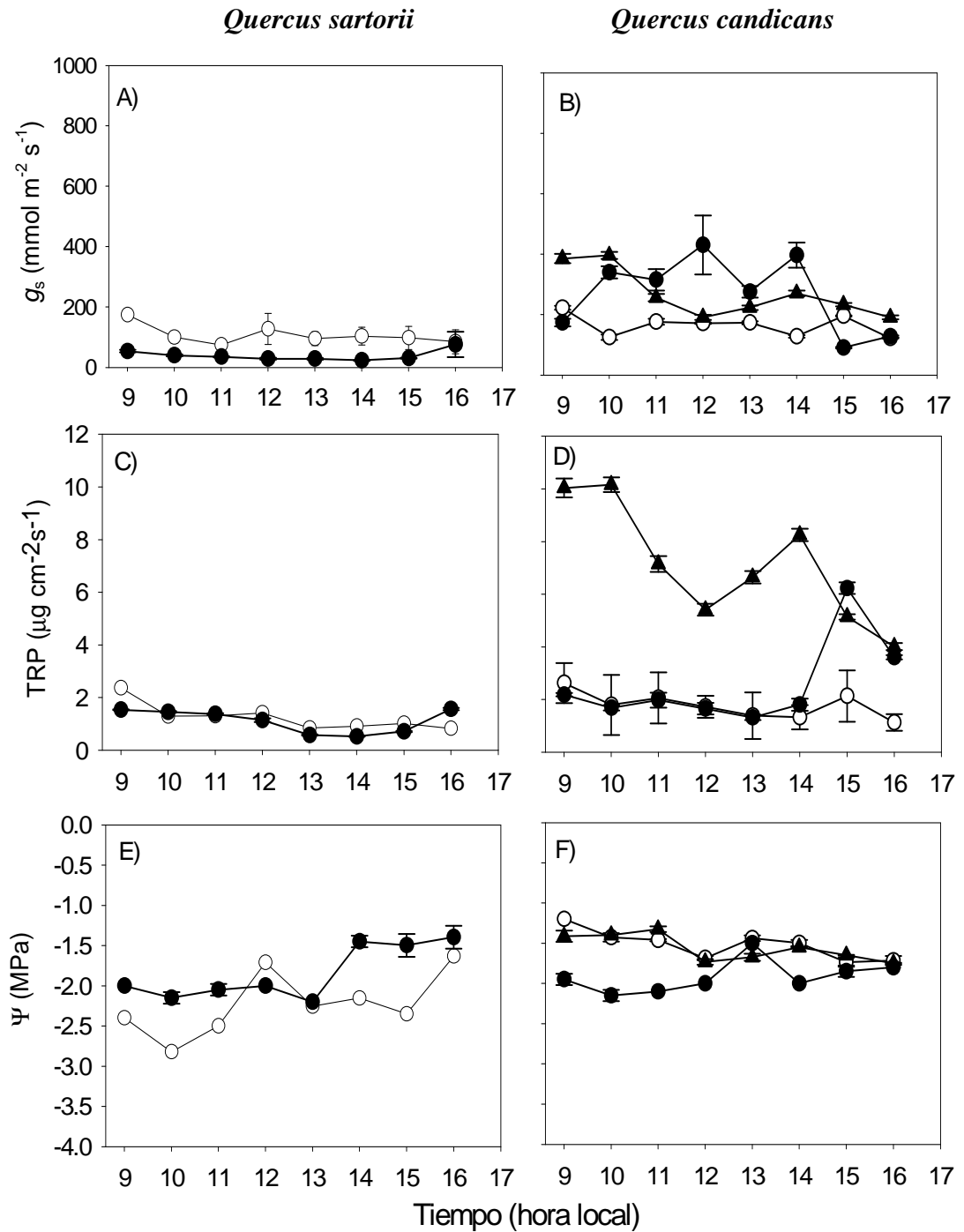


Figura 12. A) y B) Conductividad estomática (g_s), C) y D) transpiración (TRP) y, E) y F) potencial hídrico (ψ) de *Quercus sartorii* (A, C y E) y *Quercus candicans* (B, D y F) en Xaltepec (○), La Joya (●) y Casa Blanca (▲) en diciembre del 2005 y enero de 2006

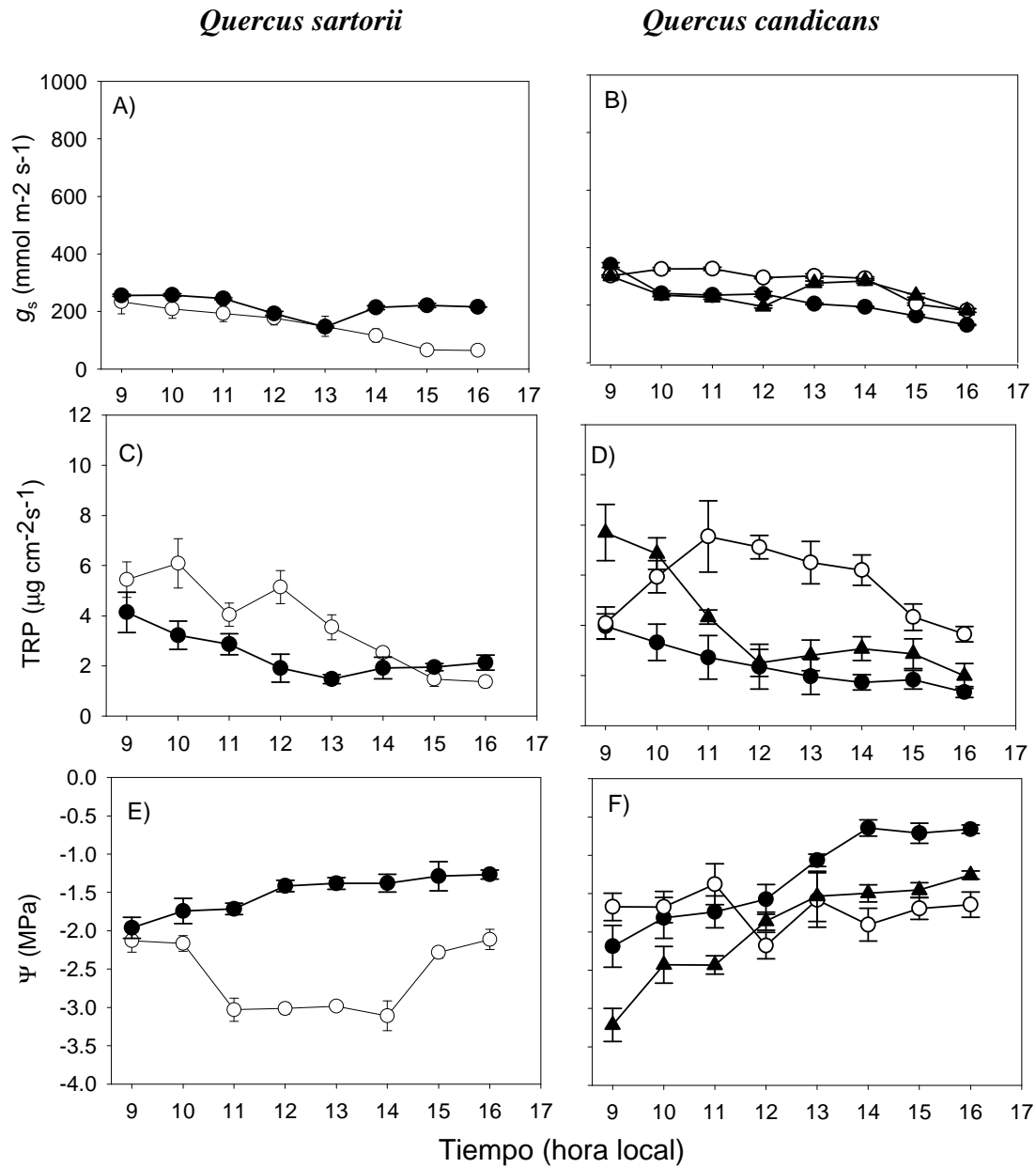


Figura 13. A) y B) Conductividad estomática (g_s), C) y D) transpiración (TRP) y, E) y F) potencial hídrico (ψ) de *Quercus sartorii* (A, C y E) y *Quercus candicans* (B, D y F) en Xaltepec (○), La Joya (●) y Casa Blanca (▲) en febrero y marzo de 2006.

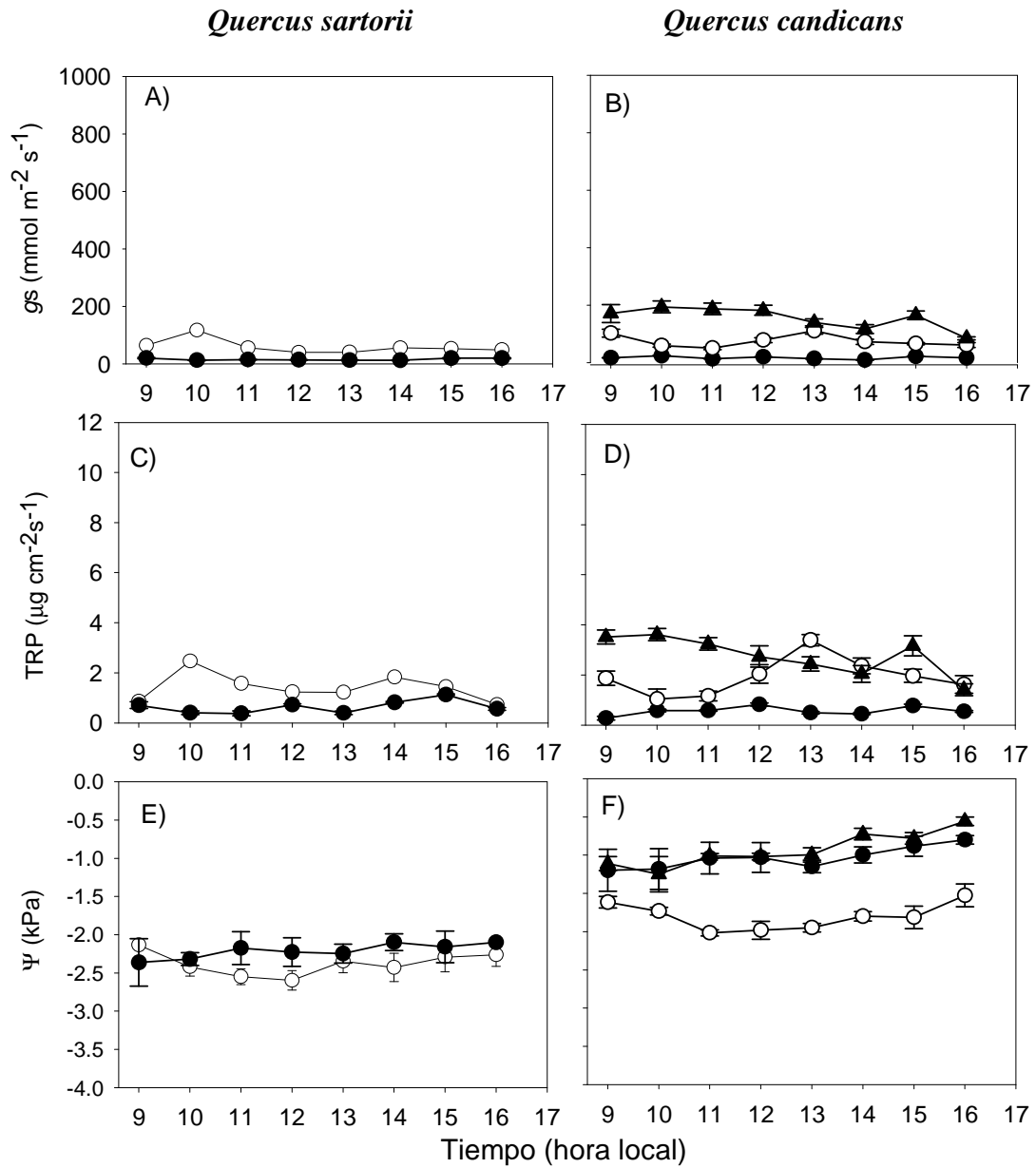


Figura 14. A) y B) Conductividad estomática (g_s), C) y D) transpiración (TRP) y E) y F) potencial hídrico (ψ) de *Quercus sartorii* (A, C y E) y *Quercus candicans* (B, D y F) en Xaltepec (○), La Joya (●) y Casa Blanca (▲) en abril y mayo de 2006.

6.8 Análisis de las funciones envolventes

La agrupación de datos de mediciones individuales de la g_s en función de la RFA durante las estaciones húmeda y seca, muestra una nube de puntos, con el probable límite superior representados por una ecuación hiperbólica de la siguiente forma:

$$g_s(\text{RFA}) = A(\text{RFA})/(B + \text{RFA})$$

donde A representa el valor asintótico de g_s ó $g_{s\text{MAX}}$ y B indica la sensibilidad de g_s a cambios en RFA. Los valores de A ó máxima g_s para *Quercus sartorii* se mantuvieron más bajos en la época húmeda (279.74; $r^2 = 0.88$) y en la época seca (423.89; $r^2 = 0.63$) en comparación con *Quercus candicans* que presentó valores altos tanto en la época húmeda (721.88; $r^2 = 0.88$) como en la época seca (496.85; $r^2 = 0.79$). Los valores de B en *Quercus sartorii* son consistentemente más bajos en la época húmeda (8.35; $r^2 = 0.88$) que en la época seca (25.00; $r^2 = 0.63$). El comportamiento en *Quercus candicans* fue muy similar, ya que presentó valores de B bajos en la época húmeda (3.97; $r^2 = 0.88$) en relación a la época seca (82.57; $r^2 = 0.79$), lo que refleja una creciente sensibilidad en ambas especies de g_s a la RFA, de la época húmeda a la época seca (Tabla 8).

Tabla 8. Valores del parámetro A, como el valor asintótico de la g_s y el parámetro B como el valor de sensibilidad de g_s a cambios en RFA, obtenidos para *Quercus sartorii* y *Quercus candicans* en las épocas húmeda y seca.

Especies	Época húmeda			Época seca		
	A (mmol m ⁻² s ⁻¹)	B (mmol m ⁻² s ⁻¹)	r ²	A (mmol m ⁻² s ⁻¹)	B (mmol m ⁻² s ⁻¹)	r ²
<i>Q. sartorii</i>	279.74	8.35	0.88	423.89	25.00	0.63
<i>Q. candicans</i>	721.88	3.97	0.88	496.85	82.57	0.79

El efecto de la T_a sobre la g_s fue representada por un polinomio de segundo grado de la forma siguiente:

$$g_s(T_a) = a + bT_a + cT_a^2$$

Donde a, b y c son constantes (Barradas *et al.*, 2004). Estas constantes fueron para *Quercus sartorii* de -448.34, 69.58) y -1.63 en la época húmeda ($r^2 = 0.97$) y -923.86, 123.23 y -3.07 para la época seca ($r^2 = 0.91$). Para *Quercus candicans* los valores que presentó en la época húmeda ($r^2 = 0.95$) fueron de -658.84, 231.60 y -7.93 y en la época seca ($r^2 = 0.96$) fueron de -954.31, 147.85 y -3.84. En la Tabla 9 se muestran la temperatura óptima (T_o), y las temperaturas cardinales (T_{min} y T_{max}) para cada especie de encino, en las que la g_s alcanza su valor máximo y sus valores mínimos, respectivamente, a partir del análisis de las relaciones polinomiales ajustadas. También se observa que la conductividad estomática de *Quercus candicans* presentó una mayor sensibilidad a T_a en la época húmeda y la temperatura óptima se situó en valores relativamente bajos en las dos épocas de estudio; mientras que *Quercus sartorii* presentó una preferencia por temperaturas ligeramente más altas en ambas épocas (Figs 15 y 16), con una mayor diferencia entre especies en la T_o en la época seca.

Tabla 9. Valores de las temperaturas cardinales (T_{min} y T_{max}) y optima (T_o) en función de la g_s como el valor asintótico de la g_s y el parámetro B como el valor de sensibilidad de g_s obtenidos para *Quercus sartorii* y *Quercus candicans* en la época húmeda y seca.

Especies	Época húmeda			Época seca		
	T_{min} (°C)	T_{max} (°C)	T_o (°C)	T_{min} (°C)	T_{max} (°C)	T_o (°C)
<i>Q. sartorii</i>	12	27	23	14.2	30.2	22.2
<i>Q.candicans</i>	12	25.8	21	12.4	29.6	16

Conforme a lo esperado, en la época húmeda se registraron valores bajos en déficit de presión de vapor (DPV) en ambas especies y valores altos en la época seca. En *Quercus sartorii* la conductividad estomática decreció linealmente al aumentar el DPV en la época húmeda (733.53 y -47.64 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$, $r^2=0.95$) y mantuvo la misma tendencia en la época seca (785.56 y -39.19 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$, $r^2=0.97$) y mostró un sensible aumento ligero en la g_s al aumentar el DPV, en la época seca (Fig 15E y 16E). En *Quercus candicans* la sensibilidad fue diferente, al presentar mayor sensibilidad de g_s al DPV durante la época húmeda (2235.66 y -145.19 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$, $r^2 = 0.95$) y menor

sensibilidad durante la época seca (807.07 y $-36.30 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ kPa}^{-1}$, $r^2 = 0.87$) (Fig 15F y 16F).

El análisis de la g_s en función del potencial hídrico foliar (Ψ) es representado con una relación lineal (Barradas *et al.*, 2004) y el grado de la pendiente muestra la sensibilidad de los estomas al Ψ . Las mediciones de Ψ mostraron que en *Quercus sartorii* los estomas se mantienen abiertos en la época húmeda ($24 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$, $r^2 = 0.94$) sin importarle un Ψ alto, pero son más sensibles en la época seca ($77 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$, $r^2 = 0.98$), durante la cual muestran una correlación positiva consistente con el Ψ , ya que los estomas tienden a abrirse al decrecer el Ψ . En *Quercus candicans* en la época húmeda, se muestra una alta sensibilidad de la g_s ($231 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$, $r^2 = 0.88$) al aumentar el Ψ , sin embargo en la época seca ($77 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$, $r^2 = 0.91$) esta sensibilidad al potencial hídrico foliar es menor (Figs. 17 y 18).

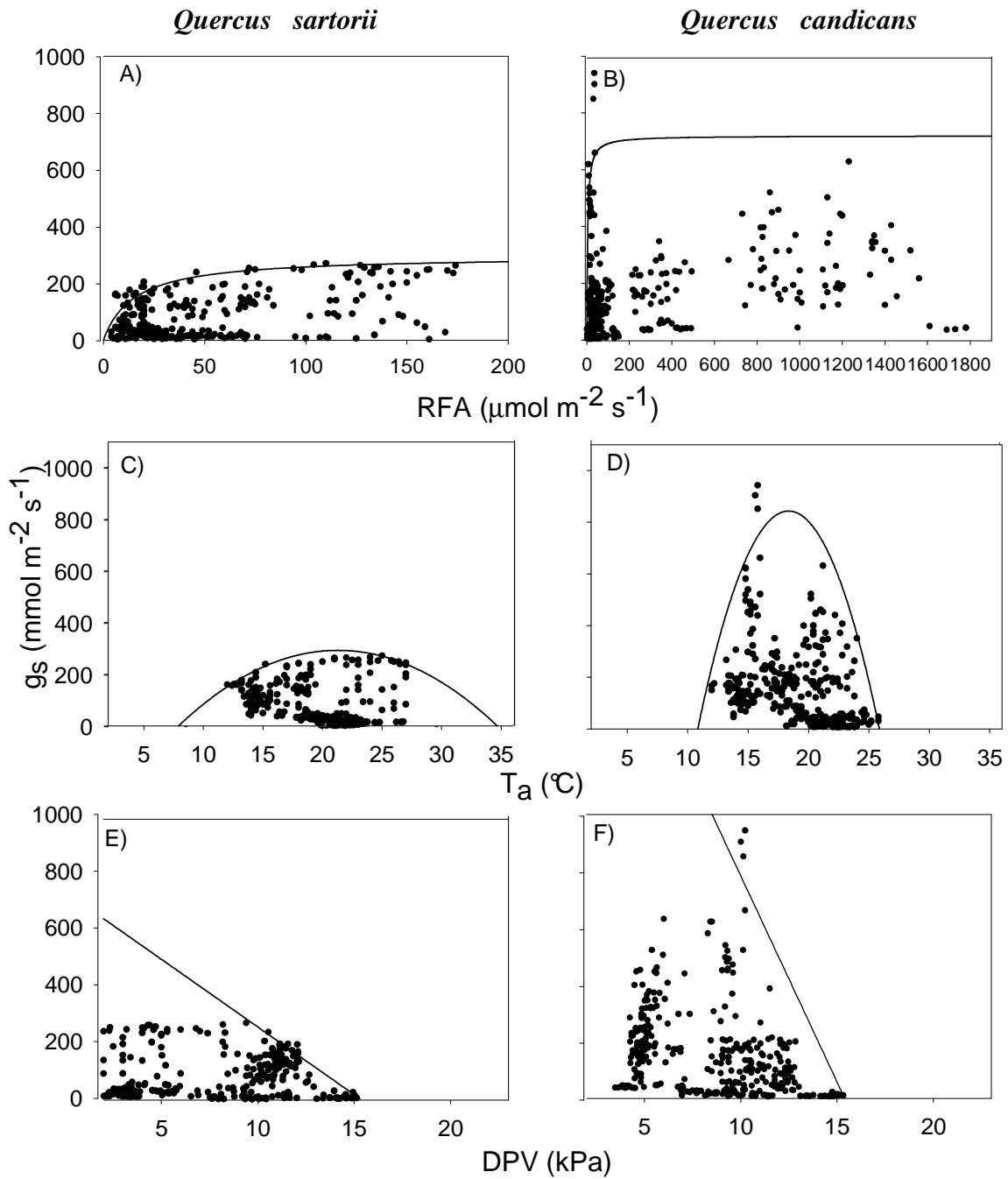


Figura 15. Diagramas de dispersión y función envolvente de la conductividad estomática (g_s) en función de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) (A, B), temperatura del aire (T_a) (C, D) y déficit de presión de vapor (DPV) en *Quercus sartorii* (A, C y E) y *Quercus candicans* (B, D y F) en la época húmeda.

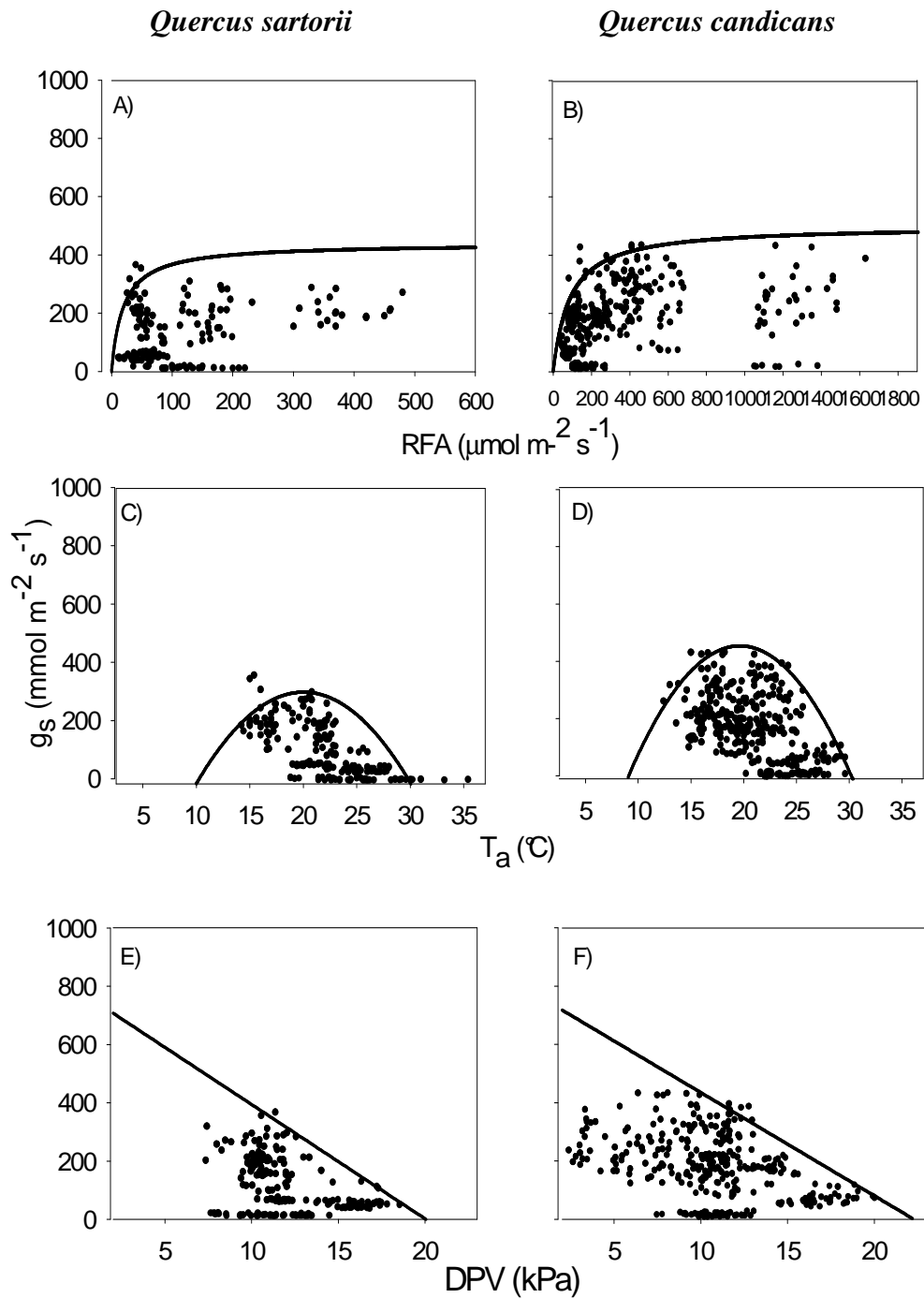


Figura 16. Diagramas de dispersión y función envolvente de la conductividad estomática (g_s) en función de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) (A, B), temperatura del aire (T_a) (C, D) y déficit de presión de vapor (DPV) en *Quercus sartorii* (A, C y E) y *Quercus candicans* (B, D y F) en la época seca.

Quercus sartorii

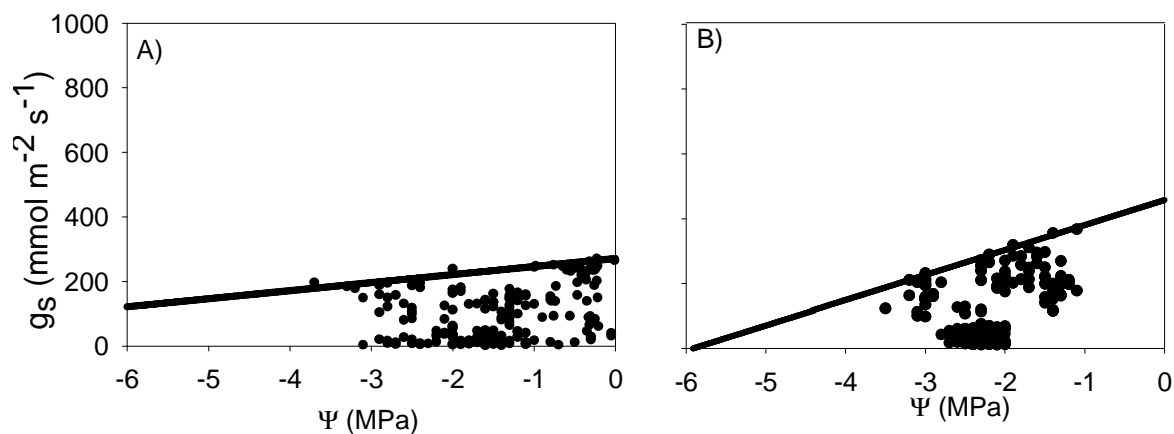


Figura 17. Diagramas de dispersión y función envolvente de la conductividad estomática (g_s) en función del potencial hídrico foliar (Ψ), en *Quercus sartorii* (A) en la época húmeda y (B) seca.

Quercus candicans

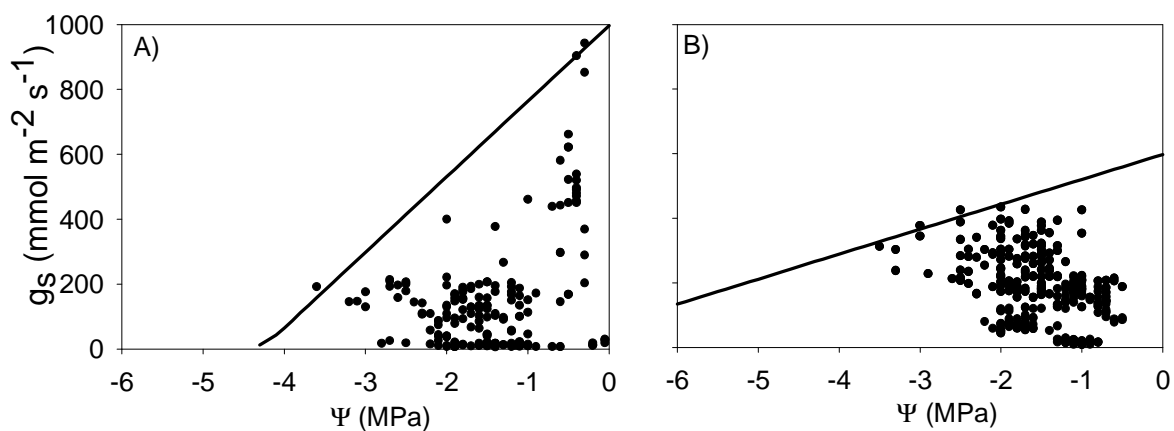


Figura 18. Diagramas de dispersión y función envolvente de la conductividad estomática (g_s) en función del potencial hídrico foliar (Ψ), en *Quercus candicans* (A) en la época húmeda y (B) seca.

7. Discusión

La identificación de algunos factores que pueden contribuir a explicar la distribución de *Quercus sartorii* y *Q. candicans*, fue el objetivo central de este trabajo, ya que es esencial conocer estos factores para comprender y predecir la respuesta de las plantas a cambios ambientales. Dichas regularidades sugieren la existencia de mecanismos o principios generales que controlan de forma predecible la respuesta de la vegetación en una escala local hasta una global (Costa *et al.* 1990, Carrión *et al.* 2001). Así la distribución actual de la vegetación es resultado de las variaciones edáficas y climáticas.

Los patrones de distribución en especies de *Quercus* en la región de las grandes montañas en el estado de Veracruz no son azarosos si no que parecen ligados a variaciones ambientales, principalmente climáticas y edáficas (Rivas-Martinez 1987) Las variaciones espaciales y temporales en la temperatura y la humedad favorecen la existencia de una amplia diversidad de biotopos dentro de ésta región.

Quercus sartorii es la especie más abundante en altitudes bajas (Xaltepec 1 570 m snm) y tiene una amplitud de nicho restringido, ya que su densidad relativa decrece en localidades altas (La Joya 2 179 m snm) en donde es probablemente reemplazada por *Quercus candicans*, especie menos abundante pero con un nicho más amplio, que domina en localidades altas (Casa Blanca 2 462 m snm). Una de las causas por la que se presenta esta distribución de *Quercus sartorii* y *Quercus candicans* a lo largo del gradiente altitudinal, es probablemente resultado de una dinámica sucesional clásica ya que *Quercus sartorii* fue la especie más tolerante a la sombra, que desplaza paulatinamente a *Quercus candicans* que fue la especie que presentó menor tolerancia a la sombra, al tener su punto de saturación en g_s y ACO_2 a alta RFA (Maestre *et al.* 2003).

El efecto de la altitud en las variables ambientales, proporciona la oportunidad de estudiar la fisiología como una respuesta de las plantas a condiciones ambientales particulares (Cordell *et al.*, 1999). Estudios previos demuestran el efecto de las variables ambientales y fisiológicas sobre la conductividad estomática, ya que ésta presenta gran diversidad de respuestas a factores ambientales y fisiológicas (RFA, T_a , DPV y Ψ) (Barradas *et al.*, 2004). En los sitios de estudio se encontró que, a medida que aumentaba la altitud, se incrementaba la RFA, en *Quercus candicans* la g_s se incrementó al aumentar la

RFA, que presentaba los estomas abiertos cuando la radiación era alta (Gale, 2004). Sin embargo, *Quercus sartorii* presentó un decremento de g_s al incrementarse la altitud, similar al comportamiento presentado por *Nothofagus menziesii* en Nueva Zelanda (Körner *et al.*, 1985).

El análisis de las funciones envolventes sugiere que los efectos ambientales en la vegetación explican parte de la distribución espacial de las especies de *Quercus* (Valladares, 2004). Estos son factores ambientales determinantes en la presencia o ausencia de *Quercus sartorii* o *Quercus candicans*. En el análisis de la g_s en función de la T_a se muestra una baja conductividad estomática a temperaturas bajas (T_{min}) y altas (T_{max}). *Quercus candicans* muestra en g_s mayor sensibilidad a temperaturas bajas. Esta evidencia sugiere que ésta especie tiene una fuerte tolerancia a las bajas temperaturas. Los estomas se cierran cuando las temperaturas son bajas, lo que sugiere que la tasa de respiración de las células guardas se reduce por la carencia de energía para su transporte (Neilson y Jarvis, 1975). La fuerte adaptabilidad a bajas temperaturas es uno de los factores más importantes que afectan la distribución de ésta especie. Un comportamiento similar fue presentado por *Quercus pannosa* en las montañas de Hengduan en China (Zhang *et al.*, 2005). En *Quercus sartorii* la g_s es más sensible al incrementarse la T_a , esto refleja una tendencia preferente (T_o) por temperaturas más altas, de 22.2 a 23°C. Las temperaturas altas alteran la velocidad de respuesta de los estomas, con incrementos en la apertura estomática a altas temperaturas y como respuesta, al incrementarse la temperatura, se incrementa la conductividad estomática que indica que la alta temperatura afecta la función del mesófilo (Al-Khatib y Paulsen, 1989).

La conductividad estomática en *Quercus sartorii* decrece linealmente al aumentar el DPV en la época húmeda y se mantiene la tendencia en la época seca, mostrándose ligeramente más sensible la g_s en esta época al aumento del DPV. Ésta respuesta fisiológica está documentada por Hamerlynck para *Quercus*, que concluye que los estomas se cierran porque se incrementa el DPV. El DPV influye sobre los estomas, cerrándose en respuesta al incremento de la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (Jones, 1992). Los estudios realizados en *Quercus macrocarpa* y *Q. muehlenbergii* muestran que el cierre estomático en estos árboles tiene relación con el incremento del DPV, ya que la g_s se reduce al incrementarse la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja

(Hamerlynck *et al.* 1995, Jones 1992). En *Quercus candicans* el comportamiento fue diferente, al presentar valores de g_s altos en la época húmeda y bajos en la época seca. La g_s declina exponencialmente con el incremento del DPV, que es un rasgo compartido por otras muchas especies. Oren y colaboradores (1999) han investigado esta relación, y demostraron que la sensibilidad de g_s al DPV es proporcional a la magnitud de g_s a bajo DPV, en una amplia variedad de especies. Hay una amplia evidencia de mayor sensibilidad de la g_s al incremento de la demanda evaporativa debido a la sensibilidad de las células guarda del estoma (Frederick 2003).

En las evaluaciones de las relaciones hídricas y el intercambio gaseoso de *Quercus sartorii* y *Q. candicans* bajo períodos de déficit hídrico, se observó una disminución significativa en la conductividad estomática a medida que aumentaba el estrés hídrico, la transpiración también disminuyó, esto indica que el cierre estomático disminuyó la pérdida de agua en un mayor grado. Esta conducta también se ha visto en plantas de *Theobroma cacao* con una disminución significativa de g_s y TRP a medida que aumenta el estrés hídrico (Rada, 2005). La relación entre área foliar y potencial hídrico foliar de ambas especies demostró que el tamaño de la hoja que es una diferencia entre especies, indicó que no influye en los valores obtenidos de potencial hídrico foliar.

Las marchas diurnas de g_s y Ψ durante la estación húmeda y seca, mostraron un comportamiento diferente de *Quercus sartorii* y *Quercus candicans*. En *Quercus sartorii* la g_s tuvo una mayor sensibilidad al bajo Ψ en la época seca, que mostró un drástico cierre estomático al disminuir la disponibilidad de agua. Esta conducta isohídrica también ha sido observada en *Pisum sativum*, chícharo (Bates y Hall, 1981), *Saccharum officinarum* caña de azúcar (Saliendra y Meinzer, 1989), *Zea mays*, maíz (Tardieu *et al.*, 1993), *Buddleia cordata* y *Senecio praecox* (Barradas *et al.*, 2004). Sin embargo, en *Quercus candicans* se presenta una conducta anisohídrica que se da cuando la disponibilidad de agua en el suelo decrece, lo que actúa como una señal para regular la conductividad estomática al evitar la deshidratación. Este comportamiento se ha visto en *Prunus persica*, durazno (Steinberg *et al.*, 1989), *Glycine max*, soya (Allen *et al.*, 1994), *Helianthus annuus*, girasol (Tardieu *et al.*, 1997) y *Dodonaea viscosa* (Barradas *op cit.*).

Los factores ambientales que tuvieron mayor influencia en las dos especies fueron diferentes, al favorecer a la g_s en *Quercus sartorii* el decremento de la RFA, las altas

temperaturas, el aumento del DPV y el decremento del Ψ , es decir es una especie que tolera temperaturas elevadas y menor disponibilidad de agua, tanto en aire como en el suelo. En *Quercus candicans* aumentó la conductancia estomática al aumentar la RFA, las bajas temperaturas, el decremento del DPV y el aumento del Ψ .

Estos resultados sustentan nuestra hipótesis que *Quercus sartorii* es más tolerante que *Quercus candicans* a temperaturas altas, y la segunda especie tolera radiaciones fotosintéticamente activas altas, y probablemente ésta combinación sea la causante de que prevalezca en zonas de altitudes superiores. Nuestras observaciones proveen evidencia que el establecimiento de plántulas de *Quercus sartorii* y *Quercus candicans* es influenciado primeramente por diferencias en tolerancia a la temperatura y radiación fotosintéticamente activa.

Las especies de *Quercus* limitan su distribución a la zona ecológica templada húmeda ó bosque mesófilo de montaña, con frecuencia entre los 1 000 y 2 600 m snm con una temperatura media anual entre 12 y 23°C en los que las especies dominantes son los encinos (Challenger, 1998). La fisiología ecológica de *Quercus candicans* y *Q. sartorii* responde en forma muy particular, en gran medida a la sensibilidad que presentan al medio ambiente. Adaptadas a variaciones de temperatura con intervalos óptimos en *Quercus candicans* de 16 a 21°C y el de *Quercus sartorii* de 22.2 a 23°C. Por lo tanto, es de esperarse que *Quercus candicans* esté adaptada a un rango térmico óptimo de temperaturas bajas, al presentar mayor conductividad estomática y en consecuencia mayor asimilación de CO₂, esta intensidad respiratoria se puede traducir probablemente en una mayor producción de semillas, al igual que en *Apium graveolens*, apio requiere temperaturas bajas para iniciar su florecimiento y producir semillas, así *Q. candicans* tiene mayor capacidad de colonizar zonas templadas y tropicales, por medio de la dispersión y su adecuación a condiciones ambientales particulares (Miller, 1981). El rango térmico óptimo más restringido de *Quercus sartorii* lo limita a un ambiente muy específico y no le permite acceder a sitios desfavorables. La importancia del espacio y la heterogeneidad ambiental hace plantearnos hasta qué grado la distribución de las especies es el resultado de uno u otro factor (Valladares, 2004).

De esta manera se pueden inferir los efectos en éstas especies de un posible cambio climático, que afecte, su distribución, *Quercus candicans* es una especie asociada a climas

cálido-húmedos que probablemente puede migrar como consecuencia de cambios climáticos globales y *Q. sartorii* presenta el riesgo de desaparecer ante un cambio climático, debido a que su rango óptimo térmico es restringido, el que probablemente no le permitirá acceder, a sitios desfavorables, ante la carencia de hábitats óptimos para su sobrevivencia.

8. Conclusiones

En condiciones de laboratorio *Quercus sartorii* presentó valores bajos de conductividad estomática y transpiración, y *Quercus candicans* presentó valores altos. Las dos especies mostraron un evidente cierre estomático a medio día, como mecanismo típico que evita la deshidratación cuando la demanda evaporativa es alta.

La RFA produjo efectos significativamente diferentes en laboratorio en ambas especies, *Quercus sartorii* alcanzó un valor asintótico por arriba de los $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, significativamente menor que el de *Quercus candicans* que alcanzó mayores valores asintóticos de g_s , TRP y ACO_2 .

En respuesta al estrés hídrico en laboratorio, se observó un decreciente potencial hídrico foliar en plántulas de ambas especies, lo cual provocó una gran reducción de g_s y TRP. Con esto se proporciona información acerca de las capacidades fisiológicas de las plantas, al ser más sensible *Quercus candicans* al déficit hídrico del suelo.

En los tres sitios de estudio se presentaron diferencias significativas en las variables de radiación fotosintéticamente activa, temperatura del aire y déficit de presión de vapor las cuales probablemente cambiaron el comportamiento fisiológico en la conductividad estomática, la transpiración y el potencial hídrico foliar en ambas especies que igualmente presentaron diferencias significativas entre sitios de estudio.

Por medio del análisis de gráficas de puntos y su envolvente, se muestra una creciente sensibilidad de g_s en ambas especies a la RFA, de la época húmeda a la época seca. *Quercus sartorii* presentó mayor sensibilidad a la época húmeda que a la época seca y *Quercus candicans* es más sensible a la época seca y menos sensible a la época húmeda.

En el análisis de la g_s en función de T_a se muestra cómo los estomas tienden a cerrarse, a T_{\min} y T_{\max} . En *Quercus candicans* la g_s se muestra más sensibilidad a la T_a en la época húmeda y tiene su T_o a bajas temperaturas en las 2 épocas. En *Quercus sartorii* se refleja una tendencia preferente (T_o) por las temperaturas altas para la época húmeda y seca.

En *Quercus sartorii* la conductividad estomática decrece linealmente al aumentar el DPV en la época húmeda y se mantiene la tendencia en la época seca al mostrar un ligero aumento en la g_s al aumentar el DPV. En *Quercus candicans* el comportamiento fue diferente, al presentar valores de g_s altos en la época húmeda y bajos en la época seca.

Las mediciones de Ψ mostraron que la g_s se mantiene baja en *Quercus sartorii* en la época húmeda sin importarle un Ψ alto, al ser más sensitivo en la época seca mostrando una consistente correlación positiva con el Ψ , donde el estoma tiende a abrirse al decrecer el Ψ . En *Quercus candicans* en la época húmeda, se muestra más sensibilidad de la g_s al aumentar el Ψ , sin embargo en la época seca se muestra menor sensibilidad de la g_s con un potencial hídrico foliar bajo.

9. Bibliografía

- Ackerly D.D. y F.A. Bazzaz. 1995. Seedling crown orientation and interception of diffuse radiation in tropical forest gaps. *Ecology* 76: 1134-1146.
- Anfodillo T, Pasqua di Bisceglie D, Urso T. 2002. Minimum cuticular conductance and cuticle features of *Picea abies* and *Pinus cembra* needles along an altitudinal gradient in the Dolomites (NE Italian Alps). *Tree Physiol.* 22(7):479-87.
- Allen LH, Valle RR, Mishoe JJ, Jones JW. 1994. Soybean leaf gas exchange responses to carbon dioxide and water stress. *Agron. J.* 86:625-636
- Al-Khatib, K. and G.M. Paulsen. 1989. Enhancement of thermal injury to photosynthesis in wheat plants and thylakoids by high light intensity. *Plant Physiol.* 90:1041-1048.
- Aranda I, Castro L., Pardos M, Gil L., Pardos J.A. 2005. Effects of the interaction between drought and shade on water relations, gas exchange and morphological traits in cork oak (*Quercus suber L.*) seedlings. *For.Ecol.Manage.* 210: 117-129
- Baldoochi D. y S. Collineau. 1994. The physical nature of solar radiation in heterogenous canopies: spatial heterogeneity by plants. Academic Press. San Diego California. 21-71 pp.
- Bannister P. 1979. Introduction to plant ecology. Blackwell Scientific Publications. London. 273 pp.
- Barradas, V. L. 1991. "Radiation regime in a tropical dry deciduous forest in western Mexico". *Theor. Appl. Climatol.* 44: 57-64.
- Barradas, V. L. 1994. "Instrumentación Biometeorológica". Fondo de Cultura Económica. México. 823 pp.
- Barradas, V. L., Patiño-Alvarado M.C. 1996. La ciencia y el hombre: La vegetación y el cambio climático global en México. *Revista de la Universidad Veracruzana.* 24: 33-44 pp.
- Barradas V.L., Ramos-Vázquez A., Orozco-Segovia A. 2004. Stomatal conductance in a tropical xerophilous shrubland at a lava substratum. *Int J. Biometeorol.* 48:119-127.
- Bates LM, Hall AE. 1981. Stomatal closure with soil depletion not associated with changes in bulk leaf water status. *Oecologia* 50:62-65

- Bibby, C. J., N. D. Burgess, D. A. Hill, S. Mustoe. 2000. Bird Census Techniques. Academic Press, London, UK.
- Bierrengaard, R.O.Jr., Lovejoy, T.E., Kapos, V., Dos Santos, A. Y Hutchings, R.W. 1992. The biological dynamic of tropical forest fragments. *Bioscience* 42:859-866.
- Bravo SJ, Grau A. 1993. Variations of stomatal density in *Alnus acuminata* populations along an altitudinal gradient. Argentina. *Botanica*. 38 (1): 39-45.
- Cabrera, H.M., Rada, F., Cavieres, L. 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.
- Carrión, J. S., Andrade A., Bennett K.D., Navarro C. y Munuera M. 2001. Crossing forest thresholds; inertia and collapse in a Holocene sequence from south –central Spain. *The Holocene*. 11: 635-653.
- Cervantes A.M.A. 2004. Efecto de la ontogenia foliar sobre la eficiencia del uso del agua de dos especies del Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura. Instituto de Ecología. UNAM. México.
- Chazdon R.L. y S. 1993. Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. *Funct. Ecol.* 7:385-394.
- Challenger, A. 1998. “Utilización y Conservación de los Ecosistemas terrestres de México”. Conabio. Inst. Biología, UNAM y Agrupación Sierra Madre; México. 847pp.
- Chiariello, N. 1984. Leaf energy balance in the wet lowland tropic. En Medina, H. A. Mooney y C. Vazquez-Yanes (Eds) Physiological ecology of plant of wet tropics. The Hague Junk 27-36 pp.
- Cohen, Y., Fuchs, F. And Green, D. C. 1981. Improvement of the heat pulse method for determining sap flow in trees. *Plant Cell Environ.* 4:391-397.
- Collier, G. A. 1975. Field on the tzotzil .Ecological bases of tradition in highland chiapas. Universidad de Texas. Austin texas. 255 pp.
- Cordell, S., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Handley, L.L. 1999. Allocation of nitrogen and carbon in leaves of *Metrosideros polymerpha* regulates carboxylation capacity and $\delta^{13}\text{C}$ along an altitudinal gradient. *Funct. Ecol.* 13: 811–818.

- Correia, M. 1995. The control of leaf conductance of white lupin by xilem ABA concentration decreases with the severity of water deficits. *J. Exp. Bot.* 46: 101-110.
- Corona V.J.N. 1999. Efecto de los eventos lluviosos en la respuesta estomática de *Buddleia cordata* H.B.K. (Loganiaceae) y *Verbesina virgata* Cav. (Compositae) del Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura. Facultad de ciencias. UNAM. México.
- Costa, M., García M., Morla C. y Sainz H. 1990. La evolución de los bosques de la península Ibérica: una interpretación basada en datos paleobiogeográficos. *Ecología fuera de serie*. 1:31-58
- Craine JM, Lee WG. 2003. Covariation in leaf and root traits for native and non-native grasses along an altitudinal gradient in New Zealand. *Oecologia*. 134(4):471-8.
- Damesin, C., Rambal, S., Joffre, R., 1997. Between-tree variations in leaf $\delta^{13}\text{C}$ of *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* among Mediterranean habitats with different water availability. *Oecologia* 111, 26–35.
- Davies, W.J. 1986. Soil-plant-atmosphere continuum: Plant physiology. Academic Press Inc. Steward F.C.
- Devlin, R. M. 1982. “*Fisiología Vegetal*”. Ed. Pueblo y Educación, Barcelona. 468 pp.
- Dolman AJ. 1993. A multiple-source land surface energy balance model for use in the general circulations models. *Agric. For. Meteorol.* 65:21-45
- Ely, Francisca & Fresia Torres. 1997. Adaptaciones anatómico-estructurales foliares de *Chaetolepis lindeniana* (Naud.) Triana a lo largo de un gradiente altitudinal en el Páramo del Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida (Venezuela). *Plántula*. 3(2): 101-115
- Equihua M.Z, Pulido-Salas M.T, Benítez B.G. 2004. Árboles multiusos nativos de Veracruz para reforestación, restauración y plantaciones. INECOL-SIGOLFO-CONAFOR. 288 pp.
- Filella, I., Llusia, J., Pinól, J., Peñuelas, J., 1998. Leaf gas exchange and fluorescence of *Phillyrea latifolia* *Pistacia lentiscus* and *Quercus ilex* saplings in severe drought and high temperature conditions. *J. Exp. Bot.* 39, 213–220.
- Fitter, A.1983. Environmental physiology of plants. Academic Press, London. 423 pp.
- Frederick C. Meinzer. 2003. Functional convergence in plant response to the environment. *Oecologia*. 134: 1-11.

- Friend AD. 1995. Modelling the effects of atmospheric CO₂ on vegetation atmosphere interactions. *Agric. For. Meteorol.* 73: 285-295.
- Friend AD. Woodward F.I. y Switsur V.R. 1989. Field measurements of photosynthesis, stomatal conductance, leaf nitrogen and $\delta^{13}\text{C}$ along altitudinal gradients in Scotland. *Funct. Ecol.* 3, 117-122.
- Gale J. 2004. Plants and Altitude. *Ann. Bot.* 94:199.
- García, E. 1964. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen. Instituto de geografía. UNAM. México, D.F. 246 pp.
- García-Plazaola, Faria F.L., Abadía J., Abadía A., Chaves M.M. y Pereira J.S. 1997. Seasonal changes in xanthophyll composition and photosynthesis of cork oak (*Quercus suber L.*) leaves under mediterranean climate. *J. Exp. Bot.* 48(314): 1667–1674.
- Gates, D.M. 1980. Biophysical ecology. Springer-Verlag New York, Inc. New York
- Gieger T. Leuschner C. 2004. Altitudinal change in needle water relations of *Pinus canariensis* and possible evidence of a drought-induced alpine timberline on Mt. Teide, Tenerife. *Flora.* 199(2): 100-109.
- Gobierno del estado de Veracruz-Llave. 2002. Diseño urbano para la constitución de la reserva territorial Technopole Heurística Xalapa. Impresa en México. Primera Edición. 419pp.
- Gratani, L., Pesoli, P., Crescente, M.F., Aichner, K., Larcher, W. 2000. Photosynthesis as a temperature indicator in *Quercus ilex L.* *Global Planetary* 24: 153–163.
- Hale, M. y G. Orcutt. 1987. The physiology of plant under stress. John Wiley and Sons, New York.
- Harper, J. L. 1977. Population biology of plant. Academic. Press, Londres, U.K.
- Hamerlynck, E., Knapp A. 1995. Photosynthetic and stomatal responses to high temperature and light in two oaks at the western limit of their range. *Tree Physiol.* 16: 557-565.
- Hikosaka, K., Nagamatsu, D., Ishii, H.S., Hirose, T., 2002. Photosynthesis- nitrogen relationships in species at different altitudes on Mount Kinabalu. *Malays. Ecol. Res.* 17: 305–313.

- Hiroaki I., Tamotsu H., Yoshiaki T. 2005. Comparison of species composition and richness between primary and secondary lucidophyllous forests in two altitudinal zones of Tsushima Island, Japan. *For.Ecol.Manage.* 213: 273-287.
- Hovenden, J.M., Brodribb, T. 2000. Altitude of origin influences stomatal conductance and therefore maximum assimilation rate in southern Beech *Nothofagus cunninghamii*. *Aust. J. Plant Physiol.* 27: 451–456.
- Hultine, K.R., Marshall, J.D., 2000. Altitude trends in conifer leaf morphology and stable carbon isotope composition. *Oecologia* 123: 32–40
- Ita-Martínez C de, Barradas VL. 1986. El clima y los patrones de producción agrícola en una selva baja caducifolia de la costa de Jalisco, México. *Biótica* 11:237-245.
- Jarvis P.G. 1976. The interpretation of the variation in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philos Trans R Soc Lond (Biol)* 273:593-610.
- Jonas CS, Geber MA. 1999. Variation among populations of *Clarkia Unguiculata* (Onagraceae) along altitudinal and latitudinal gradients. *Am. J. Bot.* 86(3):333.
- Jones, H.G. 1992. Plant and microclimate. Cambridge University Press. Cambridge. 381pp.
- Kao, W.Y., Chang, K.W., 2001. Altitudinal trends in photosynthetic rate and leaf characteristics of *Miscanthus populations* from central Taiwan. *Aust. J. Bot.* 49:509–514.
- Kofidis A. M. Bosabalidis M. Moustakas. 2003. Contemporary Seasonal and Altitudinal Variations of Leaf Structural Features in Oregano (*Origanum vulgare* L.) *Ann. Bot.* 92(5):635-645
- Körner C, Cochrane PM. 1986. Stomatal responses and water relations of *Eucalyptus pauciflora* in summer along an elevational gradient. *Oecologia* 66: 443–455.
- Körner C. & Diemer M. 1987. In situ photosynthetic responses to light, temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude. *Funct.Ecol.* 1: 179–194.
- Körner C. 1985. stomatal responses to humidity in *Nothofagus menziesii*. *N. Z. J. Bot.* 23: 425-429.

- Körner Ch, Bannister P, Mark AF. 1986. Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant lifeforms in New Zealand. *Oecologia*. 69: 577-588.
- Körner. C. H; Schell J.A. and Bauer, H. 1979. Maximum leaf diffusive conductance in vascular plant. *Photosynthetica*. 13: 45-82
- Kramer, P. And J. Boyer 1995. Water relations of plants and soils. Academic Press. USA. 495 pp.
- Lambers H.,S. Chapin y T. Pons. 1998. Plant physiological ecology. Springer-Verlag. New York. 540 pp.
- Lange, O., P. Nobel, C. Osmond y H. Ziegler. 1982. Encyclopedia of plant physiology: physiological plant ecology. Springer-Verlag. New York.
- Maass, J. M. 1995. Tropical deciduous forest conversion to pasture in agriculture. En Mooney, H. A., S. H. Bullock y E. Medina (Eds). *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press. 399-422 pp.
- Maestre, F.T. Cortina J. Bautista S. y Bellot J. 2003. Does *Pinus halapensis* facilitate the establishment of shrubs in Mediterranean semi-arid afforestations? *For. Ecol. Manage*. 17: 147-160.
- Magurran, A.E. 1988. Ecological Diversity and Its Measurement. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 179 pp.
- Mansfield, T. A. 1971. stomata: versatile sensory devices but difficult experimental subjects. *J. Biol. Educ*.5: 115-123.
- Miller E.V. 1981. Fisiología vegetal. UTEHA S.A de C.V. 344 pp.
- Milthorpe, F.L. y J. Moorby. 1974. An introduction to crop physiology. Cambridge University Press. London. 202 pp.
- Monteith J.L. 1995. A reinterpretation of stomatal responses to humidity. *Plant Cell Environ*. 18: 357-364.
- Morales G.N.B. 2005. Uso del agua en etapas tempranas de crecimiento de dos especies nativas, del valle de México y su importancia en la restauración ecológica. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Morecroft, M.D., Woodward, F.I. & Marrs, R.H. 1992. Altitudinal trends in leaf nutrient contents, leaf size and $\delta^{13}\text{C}$ of *Alchemilla alpina*. *Funct. Ecol*. 6: 730–740.

- Moreno M.E. 1998. Variación espacial y temporal de la conductividad estomática y del potencial hídrico foliar de una selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 71 pp.
- Mott K.A. & Parkhurst D.F. 1991. Stomatal responses to humidity in air and helox. *Plant Cell Environ* 14: 509-515.
- Neilson RE, Jarvis PG. 1975. Photosynthesis in Sika spruce (*Pricea sitchensis*). Responses of stomata to temperature. *J. Appl. Ecol.* 12: 879-891.
- Norton D.A. 1984. Phenological growth Characteristics of *Nothofagus solandri* trees at three altitudes in the Craigieburn Range, New Zealand. *N. Z. J. Bot.* 22: 413-424.
- Oren R, Sperry JS, Katul GG, Pataki DE, Ewers BE, Phillips N, Schfer KVR. 1999. Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant Cell Environ* 22:1515–1526
- Oleksyn J, Modrzyński J, Tjoelker MG, Zytkowski R, Reich PB, Karolewski P. 1998. Growth and physiology of *Picea abies* populations from elevational transects: common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation. *Funct. Ecol.* 12: 573–590.
- Parkhurst, D.F. & Loucks, O.L. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. *J. Ecol.* 60: 505-537.
- Pérez, G. y J. Martínez-Laborde. 1994. Introducción a la fisiología vegetal. Ed. Mundi-Prensa. Madrid. 208 pp.
- Poudyal, K, Jha P.K. Zobel D.B. y Thapa C.B. 2004. Patterns of leaf conductance and water potential of five himalayan of tree species. *Tree Physiol.* 24: 689-699.
- Prado C.G. 2003. Análisis de la capacidad fotosintética y uso del agua de tres especies arbóreas nativas en un bosque tropical caducifolio con fines de restauración ecológica. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Rashke, K.1976. How stomata resolve the dilemma of opposing priorities. *Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. B.* 273: 551-560.
- Reyes G.C. 2001. Ecofisiología de la epífitas de la Selva Baja Caducifolia del Género *Tillandsia* (Bromeliaceae) : Estacionalidad y fotosíntesis. Tesis de Licenciatura. Facultad de ciencias. UNAM. México.

- Rivas-Martínez, S. 1987. Mapa de series de vegetación de España. Memoria del mapa de series de vegetación de España. ICONA, Madrid.
- Romero R.S. 1993. El genero *Quercus* (Fagaceae) en el estado de México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias-Biología. UNAM. México.
- Ruiz O. T. 2004. Evaluación ecofisiológica del uso del agua y crecimiento en cedro rojo (*Cedrela odorata L.*) en el estado de Veracruz. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. UNAM. México.
- Rzedowski, J. 1978. La vegetación de México. Editorial Limusa. México.
- Rzedowski, J. 1966. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Bot. Mexicana*. 35: 25-44.
- Steinberg SL, McFarland MJ, Miller JC. 1989. Effect of water stress on stomatal conductance and leaf water relations of leaves along current-year branches of peach. *Aust J Plant Physiol* 16:549–560
- Salisbury, B. y W. Ross. 1994. “*Fisiología Vegetal*”. Ed. Iberoamericano, México, D.F. 759 pp.
- Saliendra NZ, Meinzer FC. 1989. Relationship between root/soil hydraulic properties and stomatal behaviour in sugarcane. *Aust J Plant Physiol* 16:241–250
- Scholander P.F. Hammel HT, Bradstreet ED, Hemmingsen EA. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* 148: 339-346.
- Scholander P.F. Hammel HT, Hemmingsen EA, Bradstreet ED. 1964. Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 52: 119-125
- Shi-Bao Zhang, Zhe-Kun Zhou, Hong Hu, Kun Xu, Ning Yan, Shu-Yun Li. 2005. Photosynthetic performances of *Quercus pannosa* vary with altitude in the Hengduan Mountains, southwest China. *For. Ecol. Manage.* 212: 291-301.
- Schulze E-D, Hall AE. 1982. Stomatal responses, water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H (eds) *Encyclopedia of plant physiology, new series, vol 12B. Physiological plant ecology. II. Water relations and carbon assimilation.* Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 181 -230

- Swanborough, P.W., Doley, D., Keenan, R.J., Yates, D.J., 1997. Photosynthetic characteristics of *Flindersia brayleyana* and *Castanopermum australe* from tropical lowland and upland sites. *Tree Physiol.* 18: 341–347.
- Tardieu F, Zhang J, Gowing DJG. 1993. Stomatal control by both [ABA] in the xylem sap and leaf water status: test of a model and of alternative hypothesis for droughted or ABA-fed fieldgrown maize. *Plant Cell Environ* 15: 193–197
- Tardieu F, Lafarge T, Simonneau T. 1996. Stomatal control by fed or endogenous xylem ABA in sunflower: interpretation of observed correlations between leaf water potential and stomatal conductance in anisohydric species. *Plant Cell Environ* 19:75– 84
- Turner N.C. 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant Soil.* 58: 339-366.
- Turner N.C., Schulze E. y Gollan T. 1984. The response of stomatal and leaf gas exchange to vapor pressure deficits and soil water content. *Oecologia* 63: 338-342.
- Turner, N.C. y Kramer P.J. 1981. Adaptations of plants to water and high temperatura stress, John Wiley & Sons, London.
- Vazquez-Yanes, C. 1992. La fisiología ecológica de plantas. *Ciencias.* Especial 6:63-68.
- Vickery M. 1991. Ecología de plantas tropicales. Editorial Limusa. México. 232 pp.
- Wright IR, Gash JHC, Rocha HR de, Roberts JM. 1996. Modelling stomatal conductance for Amazonian pasture and forest. In Gash JHC, Nobre CA, Roberts JM, Victoria RL (eds) Amazonian deforestation and climate. Institute of Hidrology, Wallingford, pp 437-457.

10. ANEXO

Tabla 1. Valores promedios de RFA, T_a , DPV y CGAS en Xaltepec, La Joya y Casa Blanca. El error estándar se muestra entre paréntesis.

Variables ambientales	Sitio	Época húmeda	Época seca
RFA ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Xaltepec	33.56 (3.16)	180.47 (19.5)
	La Joya	135.50 (55.6)	182.39 (30.8)
	Casa Blanca	300.30 (48.7)	413.44 (45.9)
T_a ($^{\circ}\text{C}$)	Xaltepec	14.29 (0.11)	22.96 (0.28)
	La Joya	19.43 (0.22)	20.44 (0.45)
	Casa Blanca	16.51 (0.49)	18.95 (0.25)
DPV (kPa)	Xaltepec	1.00 (0.01)	1.34 (0.02)
	La Joya	0.58 (0.04)	1.01 (0.01)
	Casa Blanca	0.58 (0.01)	0.81 (0.03)
CGAS (g g^{-1})	Xaltepec	2.45 (0.5)	1.49 (0.03)
	La Joya	2.03 (0.1)	1.37 (0.1)
	Casa Blanca	1.80 (0.2)	1.38 (0.01)

Tabla 2. Diferencias estadísticas entre épocas y sitios de RFA, T_a , DPV y CGAS.

Variables ambientales		Suma de cuadrados	D.F.	Cuadrados medios	F	Valor de P
RFA ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Épocas	950519.0	1	950519.0	7.83	0.0052
	Sitios	32618900	2	16309400	134.44	<0.0001
T_a ($^{\circ}\text{C}$)	Épocas	4266.82	1	4266.82	321.88	<0.0001
	Sitios	501.059	2	250.53	18.90	<0.0001
DPV (kPa)	Épocas	2455.21	1	2455.21	356.21	<0.0001
	Sitios	3156.04	2	1578.02	228.94	<0.0001
CGAS (g g^{-1})	Épocas	6.99815	1	6.99815	18.13	<0.0001
	Sitios	1.7334	2	0.866701	2.24	0.1188

Tabla 3. Valores promedios de g_s , TRP y Ψ de *Quercus sartorii* en Xaltepec y La Joya en la época húmeda y seca. El error estándar se muestra entre paréntesis.

Variables fisiológicas	Sitio	Época húmeda	Época seca
g_s (mmol m ⁻² s ⁻¹)	Xaltepec	98.22 (4.72)	85.98 (6.44)
	La Joya	59.39 (6.99)	55.38 (11.7)
TRP (μg cm ⁻² s ⁻¹)	Xaltepec	1.02 (0.05)	2.03 (0.16)
	La Joya	1.25 (0.07)	2.34 (0.10)
Ψ (Mpa)	Xaltepec	-1.71 (0.09)	-2.48 (0.03)
	La Joya	-1.93 (0.11)	-1.51 (0.02)

Tabla 4. Valores promedios de g_s , TRP y Ψ de *Quercus candicans* en Xaltepec, La Joya y Casa Blanca en la época húmeda y seca. El error estándar se muestra entre paréntesis.

Variables fisiológicas	Sitio	Época húmeda	Época seca
g_s (mmol m ⁻² s ⁻¹)	Xaltepec	125.04 (6.81)	140.97 (11.3)
	La Joya	203.71 (18.8)	54.87 (13.4)
	Casa Blanca	288.50 (16.7)	195.89 (6.48)
TRP (μg cm ⁻² s ⁻¹)	Xaltepec	1.56 (0.11)	3.24 (0.22)
	La Joya	1.80 (0.16)	1.06 (0.13)
	Casa Blanca	4.82 (0.33)	3.11 (0.15)
Ψ (MPa)	Xaltepec	-1.46 (0.06)	-1.75 (0.02)
	La Joya	-2.09 (0.08)	-1.12 (0.04)
	Casa Blanca	-0.81 (0.1)	-1.26 (0.06)

Tabla 5. Resultados del análisis de varianza del efecto de la época del año y sitios en la g_s y la TRP para *Quercus sartorii* y *Quercus candicans*.

<i>Quercus sartorii</i>						
Variables		Suma de	D.f	Cuadrados	F	Valor de P
Fisiológicas		cuadrados		medios		
g_s (mmol m ⁻² s ⁻¹)	Épocas	28128.6	1	28128.6	4.66	0.0317
	Sitios	559.532	1	559.532	0.09	0.7611
TRP (μg cm ⁻² s ⁻¹)	Épocas	48.0595	1	48.0595	30.84	<0.0001
	Sitios	16.0589	1	16.0589	10.31	0.0015
<i>Quercus candicans</i>						
g_s (mmol m ⁻² s ⁻¹)	Épocas	684386.0	1	684386.0	41.33	<0.0001
	Sitios	1051950	2	525974.0	31.76	<0.0001
TRP (μg cm ⁻² s ⁻¹)	Épocas	37.9554	1	37.9554	7.35	0.0069
	Sitios	708.835	2	354.418	68.67	<0.0001

Tabla 7. Diferencias estadísticas de Ψ para *Quercus sartorii* y *Quercus candicans* entre épocas y sitios.

<i>Quercus sartorii</i>						
Ψ		Suma de	D.f	Cuadrados	F	Valor de P
(MPa)		cuadrados		medios		
Épocas		4.16718	1	4.16718	16.34	<0.0001
	Sitios	9.79419	1	9.79419	38.41	<0.0001
<i>Quercus candicans</i>						
Épocas		0.161128	1	0.161128	0.50	0.4811
	Sitios	7.57535	2	3.78767	11.69	<0.0001