



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**EVALUACIÓN ECOFISIOLÓGICA EN LA  
EFICIENCIA DEL USO DEL AGUA DE DOS  
ESPECIES DE PLANTAS NATIVAS EN LA REGIÓN  
TROPICAL DE CHAMELA, JALISCO, MÉXICO.**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**B I O L O G Í A**

**P R E S E N T A:**

**LORENA HERNÁNDEZ PACHECO**



**DIRECTOR DE TESIS:**

**DR. VÍCTOR LUIS BARRADAS MIRANDA**

**2015**

Ciudad Universitaria, D. F.



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.

## **Acta de los votos aprobatorios**

A mi querida y siempre entrañable “la alma máter” Universidad Nacional Autónoma de México, por darme mi identidad, conocimiento y sabiduría, en todos los momentos de mi vida.

**A MIS PADRES:**

**Lupita y Alfredo**

Mi amor, cariño y respeto por todo su apoyo incondicional. "Gracias"

**MI HERMANO:**

A mi otra mitad de ADN, por todos los momentos agradables que hemos compartido y sus buenos consejos

**A NACHO**

Por estar a mi lado y ser parte de esta nueva faceta de mi vida

A todos y cada una de las personas que en algún momento de mi vida me apoyaron con sus sugerencias y apoyo moral no me queda más que decir... "gracias".

## AGRADECIMIENTOS

A mi director de tesis Dr. Víctor Luis Barradas Miranda agradezco su apoyo incondicional y sus buenos consejos para la terminación de este trabajo.

A los miembros del jurado: Dra. Helia Reyna Osuna Fernández, Dra. Alicia Enriqueta Brechú Franco y la M. en C. Teresa Ruiz Olvera “gracias”, sus comentarios enriquecieron la revisión de este trabajo, además invirtieron su tiempo y conocimientos para ayudarme a completar este proyecto de tesis.

Un agradecimiento especial a la Dra. María Guadalupe Barajas Guzmán mi más apreciado afecto, en darme entendimiento en cada una mis dudas, por su dedicación y ayuda permitieron mejorar sustancialmente este trabajo.

A la bióloga Betzabé Morales Guerrero, por ser un apoyo importantísimo en el manejo y presentación de los datos estadísticos.

Mi sincero agradecimiento al laboratorio de Ecofisiología Tropical del Instituto de Ecología y la Estación de Biología Chamela del Instituto de Biología UNAM, por la facilidad y apoyo que me brindaron en la obtención y muestreo de los datos (laboratorio y campo) de este trabajo de tesis.

Gracias por el apoyo y financiamiento otorgado por el CONACyT en el proyecto: “**Restauración Ecológica: Investigación básica sobre propagación, establecimiento y sobrevivencia de especies nativas**”, clave G0011-N.

<b>ÍNDICE</b>	
<b>RESUMEN</b>	12
<b>. INTRODUCCIÓN</b>	15
<b>II. ANTECEDENTES</b>	17
2.1 Aspectos fisiológicos	17
2.1.1 El agua y las plantas	17
2.1.2 Planta-suelo- atmósfera	17
2.1.3 Transpiración	18
2.1.4 Conductividad estomática	19
2.1.5 Asimilación de CO <sub>2</sub>	23
2.1.6 Capacidad fotosintética foliar	23
2.1.7 Factores que afectan la asimilación de CO <sub>2</sub>	24
2.1.8 La radiación afecta a la asimilación de CO <sub>2</sub>	25
2.1.9 La radiación y la temperatura	26
2.1.10 Eficiencia en el uso del agua.	27
2.2 Aspectos ecológicos	29
2.2.1 Bosque tropical caducifolio	29
2.2.2 Restauración y conservación	30
<b>III. OBJETIVOS E HIPÓTESIS</b>	32
Objetivo general	32
Objetivos particulares	32
Hipótesis	32
<b>IV. SITIO DE ESTUDIO</b>	33
4.1 Descripción del área de estudio	33
4.1.1Clima	34
4.1.2 Suelos	36
4.1.3 Vegetación	37

<b>V. MATERIALES y METODO</b>	<b>38</b>
5.1 Descripción de las especies	38
5.2 Trabajo de laboratorio	40
5.2.1 Material vegetal de laboratorio	40
5.2.2 Medición de variables fisiológicas	40
5.3 Trabajo de Campo	44
5.3.1 Material vegetal de campo	44
5.3.2 Medición de las variables microclimáticas	46
5.3.3 Medición de variables de crecimiento	47
5.4 Análisis de resultados	48
<b>VI. RESULTADOS</b>	<b>49</b>
6.1 Trabajo de laboratorio	49
6.1.1 Respuesta fisiológica ante temperaturas variables y radiación fotosintéticamente activa (RFA) constante	49
6.1.2 .Respuesta a la radiación fotosintéticamente activa	51
6.1.3 Morfología foliar	53
6.2 Trabajo de campo	54
6.2.1 Variables microambientales	55
6.2.2 Supervivencia	57
6.2.3 Variables de crecimiento	58
6.2.4 Variables fisiológicas	60
<b>VII. DISCUSIÓN</b>	<b>63</b>
7.1 Laboratorio	63
7.1.1 Temperatura	63
7.1.2 Radiación fotosintéticamente activa (RFA)	65
7.1.3 Determinación de la morfología foliar	68
7.2 Campo	70
7.2.1 Variables microambientales	71



7.2.2 Supervivencia	72
7.2.3 Variables de crecimiento	74
7.2.4 Variables fisiológicas	76
<b>VIII. CONCLUSIONES</b>	<b>78</b>
<b>IX. REFERENCIAS</b>	<b>80</b>

## LISTA DE FIGURAS

Fig. 1 Localización de la zona de estudio en Chamela y en el ejido de San Mateo en el estado de Jalisco.

Fig. 2 Climograma de la Estación de Biología en Chamela, Jalisco. (Datos obtenidos de la página de la Estación Meteorológica de Chamela, UNAM en 2001). Las barras indican la precipitación (mm) y la línea la temperatura (°C)

Fig. 3 Suelo en el potrero de San Mateo, Jalisco.

Fig. 4 Vegetación de la Estación de Biología de Chamela, Jalisco

Fig. 5 *Caesalpinia eriostachys* (Benth).

Fig. 6 *Ipomea wolcottiana* (Rose)

Fig. 7 Plantas de *Caesalpinia eriostachys* e *Ipomea wolcottiana* de ocho meses de edad en el invernadero del Instituto de Ecología, UNAM

Fig. 8 Potrero en San Mateo municipio de la Huerta, Jalisco.

Fig. 9 Distribución de las parcelas experimentales para las especies estudiadas en San Mateo, Jalisco.

Fig. 10 Respuesta de la transpiración (TRP), conductividad estomática, ( $g_s$ ) asimilación de  $CO_2$  ( $ACO_2$ ) y eficiencia en el uso del agua (EUA) en función a temperatura variable y (RFA) constante en *I. wolcottiana* (○) y *C. eriostachys* (●) bajo condiciones controladas de laboratorio.

Fig. 11 Respuesta de la de la conductividad estomática ( $g_s$ ), asimilación de  $CO_2$  ( $ACO_2$ ), transpiración (TRP) y la eficiencia en el uso del agua (EUA) en función a radiación fotosintéticamente activa (RFA) en *I. wolcottiana* (○) y *C. eriostachys* (●) a una temperatura constante (30 ° C) y en condiciones de laboratorio.

Fig. 12 Microfotografía de la superficie de las hojas de *C. eriostachys* (a) e *I. wolcottiana* (b)

Fig. 13 Temperaturas del suelo  $T_s$  y del aire  $T_a$ , déficit de presión de vapor DPV, y radiación neta  $R_n$ , en *I. wolcottiana* y *C. eriostachys* de septiembre a noviembre del 2001 en San Mateo, Jalisco.

Fig. 14 Supervivencia *C. eriostachys* e *I. wolcottiana* a lo largo del tiempo del periodo de mediciones de septiembre a noviembre 2001 en San Mateo, Jalisco.

Fig. 15 Crecimiento en altura (a), diámetro del tallo (b), y cobertura de las especies (c) en *I. wolcottiana* y *C. eriostachys* en 1) septiembre, 2) octubre y 3) noviembre del 2001.

Fig.16 Respuestas fisiológicas en campo (San Mateo, Jalisco) con respecto al comportamiento de la conductancia estomática ( $g_s$ ), transpiración (TRP), asimilación de  $CO_2$  ( $ACO_2$ ), y eficiencia en el uso del agua (EUA) en *I. wolcottiana* (○) y *C. eriostachys* (●) en los meses de septiembre a noviembre del 2001.

## SÍMBOLOS DE UNIDADES

$ACO_2$	asimilación de $CO_2$
$ANOVA$	análisis de varianza
$CAM$	metabolismo ácido crasuláceo
$cm$	centímetros
$CO_2$	dióxido de carbono
$CO_2/H_2O$	intercambio gaseoso
$DPV$	déficit de presión de vapor
$EUA$	eficiencia en el uso del agua
$g_s$	conductividad estomática
$H_2SO_4$	ácido sulfúrico
$H_2O$	agua
$km$	kilómetro
$kPa$	kilopascales
$mm$	milímetros
$mmol$	milimol
$nm$	nanómetros
$O_2$	oxígeno
$\Psi_p$	potencial de turgencia
$\Psi_m$	potencial gravitacional
$RFA$	radiación fotosintéticamente activa
$Rn$	radiación neta
$RL$	rojo lejano
$T_a$	temperatura del aire
$TRP$	transpiración
$T_s$	temperatura del suelo
$\mu mol$	micromoles
$uv$	radiación ultravioleta

## RESUMEN

El agua en las plantas es de vital importancia en las relaciones hídricas y en la eficiencia en el uso del agua. A pesar de esta importancia, existen pocas investigaciones sobre fisiología y productividad.

El objetivo de este estudio fue analizar el comportamiento ecofisiológico y del microclima en dos especies del bosque tropical caducifolio: *Caesalpinia eriostachys* e *Ipomea wolcottiana*, a través de la medición de su morfología foliar y comparando su supervivencia y crecimiento.

Esta investigación se divide en dos partes. La primera se realizó en el Laboratorio de Ecofisiología Tropical del Instituto de Ecología de la UNAM bajo condiciones controladas de temperatura y radiación. La segunda se realizó en campo llevando a cabo un muestreo de tres meses en una parcela experimental cerca de la Estación de Biología Chamela, Jalisco.

Para abordar el análisis ecofisiológico se elaboraron curvas de respuesta de la conductancia estomática ( $g_s$ ) a la temperatura del aire a 0, 15, 20 25 y 30° C y la radiación fotosintéticamente activa (RFA) a 0, 100, 300, 600, y 1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . (Estas pruebas solo se realizaron en condiciones de laboratorio).

Los resultados ecofisiológicos mostraron similitudes entre los datos obtenidos en el laboratorio y en el campo. Las respuestas de transpiración (TRP), conductancia estomática ( $g_s$ ) y asimilación de  $\text{CO}_2$  ( $\text{ACO}_2$ ), mostraron poca variación, a diferencia de la eficiencia en el uso del agua (EUA), la cual presentó mayor variación.

En laboratorio a temperaturas de 15, 20 y 25° C ambas especies incrementaron sus valores de TRP,  $g_s$  y  $\text{ACO}_2$ , siendo más altos en *C. eriostachys*. A 20° C, la EUA en las dos especies bajó sus valores.

Con respecto a la RFA a 600  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  tanto *I. wolcottiana* como *C. eriostachys* presentaron valores más altos y a 1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  se observó un decremento siendo menores en *C. eriostachys* para la EUA.

La morfología foliar en *C. eriostachys* presentó una mayor densidad estomática (DI) (44.5 estomas/  $\text{mm}^2$ ), en comparación con *I. wolcottiana* (18.9

estomas/mm<sup>2</sup>). La longitud del estoma fue de 8.3  $\mu\text{m}$  para *C. eryiostachys* y de 8.8  $\mu\text{m}$  en *I. wolcottiana*. El porcentaje en el índice estomático (IE) para *C. eryiostachys* fue de 60.1% y de 37.0% para *I. wolcottiana*.

En los resultados en campo, *I. wolcottiana* *C. eryiostachys* presentó los valores más altos de supervivencia, siendo septiembre el de mayor porcentaje  $47 \pm 2.10\%$ , en comparación con *C. eryiostachys* con  $45 \pm 6.67\%$ . Mientras que respecto al crecimiento, la altura y el diámetro a la base del tallo también *I. wolcottiana* presentó los mayores valores; sólo en la cobertura *C. eryiostachys* presentaron valores más altos que *I. wolcottiana*.

Por otro lado *C. eryiostachys* registró una TRP de  $4.74 \pm 0.41 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , la  $g_s$  de  $164.33 \pm 12.55 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $\text{ACO}_2$  de  $35.42 \pm 1.42 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y EUA de  $7.62 \pm 0.41 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1} / \text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; para *I. wolcottiana* los valores presentados fueron de: TRP  $4.02 \pm 0.24 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $g_s$  de  $205.55 \pm 32.79 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $\text{ACO}_2$  de  $19.53 \pm 1.69 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y EUA de  $4.94 \pm 0.56 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1} / \text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

La temperatura del aire ( $T_a$ ) y del suelo ( $T_s$ ), el déficit de presión de vapor (DPV) y la radiación neta ( $R_n$ ), presentaron diferencias mínimas, a lo largo de los meses en que se realizaron las mediciones en ambas especies.

Tanto en laboratorio como en campo, estas variables presentaron valores similares; sin embargo, los valores en el campo fueron mayores, debido probablemente a las condiciones microambientales, como el trasplante y se registró una muy baja precipitación la cual restringió la supervivencia y el crecimiento en las plantas.

Ambas especies son aptas para la reforestación en vías de restauración ecológica. Sus respuestas en la eficiencia en el uso del agua son altas en condiciones de estrés dentro de zonas deforestadas y con baja precipitación, en zonas de tipo tropical.

La contribución de esta investigación se centra en el conocimiento sobre la ecofisiología del uso del agua por las plantas, de los requerimientos hídricos en procesos claves para la producción, como la fotosíntesis, y en delimitar

hasta qué punto es posible incrementar la eficiencia en el uso del agua en las especies vegetales.

## I. INTRODUCCIÓN

El bosque tropical caducifolio (BTC) es considerado como el ecosistema con mayor extensión mundial, ocupando cerca del 26% de la superficie total cubierta por bosques (De Groot, 2006). Es el hábitat de más de la mitad de las especies terrestres de plantas y animales del mundo (Balvanera, 2012).

En la región de Chamela Jalisco es una zona del trópico seco poco estudiada de nuestro país. Dentro de esta región, predominan los ecosistemas del bosque tropical caducifolio BTC (Rzedowski, 2006) y los bosques medianos, los cuales destacan por su diversidad biológica y su endemismos (Ceballos *et al.*, 2010). Sin embargo, desde la década de 1950, estos bosques están siendo transformados a partir de las actividades agrícolas que se desarrollan dentro de la región (Sarukhán *et al.*, 2009). Parte del cambio de la cubierta vegetal y del uso de suelo ha sido causado por las políticas de colonización implementadas por los gobiernos federales, en cuyos programas de desarrollo se ha venido incluyendo la dotación de tierras, y la conversión de éstas para el uso de ganadería y agricultura (Ávila-García y Sánchez, 2012).

Se ha documentado que el 44% de la superficie ha sido deforestada para convertirla en pastizales (Bravo-Peña *et al.*, 2010), lo que representa un problema grave. Aunado a lo anterior, las prácticas de los ciclos agrícolas —roza-tumba-quema— se han incrementado por las presiones socioeconómicas derivadas del incremento poblacional y la pobreza (Challenger y Soberón, 2008).

Como resultado de esta explotación masiva, que se ha presentado por décadas, se han generado regiones seriamente perturbadas (Castillo *et al.*, 2009). Se presentan alteraciones en la estructura y la composición florística de los bosques, que con el tiempo, provocan cambios en el uso del suelo, causan la desarticulación en los procesos de regeneración del ecosistema, incrementan en el calentamiento de la biosfera y provocan cambios en el ciclo hidrológico así como cambios climáticos regionales y locales (Barradas, 2000).



La región de Chamela presenta una notable riqueza biológica, constituida por especies de plantas con distribución restringida o endémica. La región está considerada una de las áreas más extensas del país; predominando el BTC, el cual determina la fisonomía de la mayor parte del paisaje (Ceccon, 2013).

Debido a la importancia de conservar los bosques caducifolios aledaños a Chamela Jalisco, este estudio busca estudiar en dos especies presentes en el BTC: *Caesalpinia eriostachys* (Benth) e *Ipomea wolcottiana* (Rose), sus características funcionales: eficiencia en el uso del agua, transpiración, conductancia estomática y asimilación del dióxido de carbono. El estudio de estas características funcionales, permitirá proponer a estas especies como útiles en fines de restauración en la región de Chamela y zonas aledañas. Se busca comprender la respuesta de estas especies ante las variaciones ambientales entre las que sobresale la eficiencia en el uso del agua y cómo actúa, así como su importancia en el ambiente.

## II. ANTECEDENTES

### 2.1 Aspectos fisiológicos

#### 2.1.1 El agua y las plantas

La mayor parte de las especies vegetales en el mundo están directamente afectadas por el régimen pluviométrico (Aguilera y Martínez, 1986). La actividad metabólica de las células y su fisiología, dependen del agua; cuando el agua es escasa, se restringe el desarrollo y supervivencia de la planta (Luttge *et al.*, 2011).

Las plantas necesitan para vivir —al igual que todos los seres vivos— del líquido vital: más del 90% de los organelos en las células (protoplasma) contienen esta molécula. Gran parte del volumen interno de las célula vegetales está ocupado por vacuolas, las cuales son organelos con diversas sustancias disueltas en agua (Márquez *et al.*, 2013)

#### 2.1.2 Sistema planta-suelo- atmósfera

El sistema vascular de las plantas está formado de dos tejidos llamados xilema y floema. Ambos tejidos se extienden sin interrupción por el cuerpo de la planta. Constan de varios tipos de células y están relacionados con la conducción de agua, el almacenamiento, sostén y transporte de fotosintatos (Salisbury y Ross 2000).

El xilema permite a las especies vegetales desarrollarse y llevar a cabo las funciones de absorción de agua a través de un estado termodinámico de energía, llamado potencial hídrico ( $\Psi_{\alpha\Psi}$ ) (Flores, *et al.*, 2012).

El movimiento del agua en la planta dependerá de un gradiente de  $\Psi_{\alpha\Psi}$  a lo largo de ella. De acuerdo con Kramer y Boyer (1995), el  $\Psi_{\alpha\Psi}$  en la planta está constituido por los siguientes componentes:

- Potencial osmótico ( $\Psi_s$ )
- Potencial de turgencia ( $\Psi_p$ )
- Potencial mátrico ( $\Psi_m$ )

En conjunto, estos componentes llevan a cabo la formación de columnas de agua, que al ser succionadas desde el suelo por las raíces o por pelos absorbentes radicales, se mantienen sin romperse, y son llevadas hacia arriba —de la raíz hasta el dosel — por el gradiente de  $\Psi\alpha$  sin separarse de las paredes. Esta función se debe a las propiedades de adhesión y cohesión del agua, por ello la columna de agua no se fractura hasta que su fuerza de cohesión y adherencia sea menor que la presión que se ejerce en las paredes de la columna. La columna de agua continúa desde el suelo y llega a la atmósfera e hidrata a la planta permitiendo que se lleven a cabo otros procesos importantes (Kramer y Boyer, 1995).

### **2.1.3 Transpiración**

La transpiración en las plantas se refiere al agua interna que se cede al aire a través de los estomas, cutículas o lenticelas. Ésta salida o pérdida de agua se da en forma de vapor. Después de que las raíces extraen el agua del suelo, ésta pasa a lo largo del xilema hasta llegar a las células del mesófilo de las hojas (Márquez *et al.*, 2013)

Cuando la transpiración se lleva a cabo, el agua es expulsada en forma de vapor a través de los estomas y de la epidermis de la hoja. Esta última recibe el nombre de transpiración cuticular y la cantidad de agua cedida es insignificante en comparación con la cantidad cedida a través de la transpiración estomática (Taiz y Zeiger, 2010). Solamente cuando el tiempo es seco o la demanda evaporativa del ambiente es alta los estomas se cierran, y la salida de agua a través de la epidermis puede alcanzar un nivel importante. Si la planta ha absorbido mucha agua, las paredes de las células acompañantes que rodean al poro estomático se hinchan o se dilatan debido a la turgencia permitiendo que éste se abra y ocurra la transpiración (Silva *et al.*, 2000).

#### 2.1.4 Conductancia estomática

La conductancia estomática es la medida del vapor de agua que sale y la consecuente entrada de dióxido de carbono. Estos gases se difunden por las aperturas o poros que hay entre las células guarda (Jones, 2014). Los factores microambientales como temperatura, densidad de flujo fotónico, humedad del aire y disponibilidad de agua en el suelo— afectan en gran medida la conductividad estomática (Larcher, 2005).

Por otro lado, en la regulación del intercambio gaseoso los estomas son los reguladores principales del proceso de difusión. El funcionamiento y la anatomía del poro estomático pueden controlar, al mismo tiempo, la entrada de agua a la hoja y la salida de ésta por transpiración (Manzoni *et al.*, 2013) **a**.

La cantidad, distribución, tamaño, forma y movimiento de los estomas son características específicas que pueden variar según el estado de desarrollo de la planta y entre especies (Fricker y Wilmer, 1996). La capacidad de apertura es mayor en las hojas de dicotiledóneas herbáceas y en árboles con copa no muy espesa y es menor, en las hojas de los árboles que presentan hojas blandas, pero sobretodo en plantas leñosas perennifolias (Lloyd 2012).

La superficie de los poros nos permite conocer el valor máximo en el que se da el intercambio gaseoso, además, ésta alcanza —en la mayoría de las hojas— entre 0.5 y 1.5 % de la superficie foliar y en casos extremos un tres por ciento (Manzoni *et al.*, 2013) **b**.

La densidad estomática es el número de estomas por unidad de área foliar, la cual varía no únicamente entre plantas del mismo género, sino también dentro de la misma especie (Sanabria, 2003). Se ha reportado que el microambiente influye en el número de estomas por unidad de área foliar, lo que repercute en el incremento o disminución de los valores de densidad estomática registrados (Toral *et al*; 2010).

El número de estomas por unidad de superficie en la hoja es más alto en plantas que crecen bajo condiciones secas a diferencia de las que crecen en zonas con una alta humedad (Cañizares *et al.*, 2003). En ocasiones los

estomas se presentan sólo en la superficie inferior de las hojas, pero con frecuencia se les encuentra en ambas superficies, casi siempre en mayor abundancia en la superficie inferior (Cañizares *et al.*, 2003). Por ejemplo los lirios acuáticos tienen estomas sólo en la parte superior de la hoja y las plantas que crecen bajo la superficie del agua carecen de ellos o no son funcionales. Por lo común, cada milímetro cuadrado de superficie foliar contiene unos 100 estomas, aunque el número puede ser 10 veces mayor (Hetherington y Woodward, 2003).

La longitud y la morfología de los estomas están íntimamente relacionados con la difusión y la resistencia estomática (Lloyd, 2012). La pérdida de vapor de agua por difusión estomática, está regulada por el tamaño del poro, el cual varía con los factores físicos del ambiente (Oliveira y Miglioranza, 2014). Algunos factores ambientales que afectan la transpiración y la conductancia estomática son la radiación, la temperatura y el viento (Jones, 2014). Dichos factores, además de influir en los procesos físicos de difusión y evaporación, también intervienen directamente en la apertura y cierre de los estomas. Cuando se da un incremento en la temperatura de la hoja, se observa que se estimula la transpiración de forma considerable, al igual que la difusión, lo que promueve que los estomas se cierren o se abran más, dependiendo de la especie y de otros factores (Weyer y Johanson, 1985).

A la salida del sol —durante las primeras horas del día— los estomas se abren en respuesta al incremento de radiación, elevando la temperatura de la hoja y ocasionando que el agua se evapore más rápido. A temperaturas mayores, el aire que circula es más seco —de manera que se reduce la transpiración— lo que posiblemente influye en la apertura estomática (Taghvaeiana *et al.*, 2014). Se ha reportado que el viento aporta más dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) y aleja el vapor de agua, provocando con ello un incremento en la evaporación y en la concentración de oxígeno (O<sub>2</sub>), como consecuencia las plantas cierran los estomas de manera parcial (Bausch *et al.*, 2011). Sin embargo, si la radiación afecta la temperatura de la hoja por encima de la temperatura del aire, el viento podría reducir la temperatura sobre la hoja, este

proceso ayuda a disminuir la transpiración. Ante este argumento, la temperatura del aire, el viento y el vapor del agua actúan en conjunto sobre el comportamiento estomático de la planta (Bausch *et al.*, 2011).

Durante un ciclo de 24 horas, la respuesta ante la temperatura se manifiesta en diversos factores que influyen en la temperatura de la hoja. Mientras que la transpiración enfría la hoja, la condensación de la humedad (rocío) libera el calor latente proveniente de la condensación del agua hacia la hoja y su medio. Si la temperatura de la hoja es distinta de la del aire, el calor primero se intercambia por un proceso de conducción y luego por convección, estos, en conjunto, protegen a la hoja de los cambios ambientales bruscos (Barradas y Fanjul 1985).

Así mismo, los efectos de las bajas temperaturas en las plantas incluyen cambios en la bioquímica y biofísica de las membranas, en la síntesis proteica, en enzimas, en la ultra estructura de mitocondrias y cloroplastos (Hetherington y Woodward, 2003) y en los metabolismos fotosintético y respiratorio (Orcutt y Nielsen, 2000) además de provocar una disminución del crecimiento y alteraciones en el desarrollo (Orcutt y Nilsen, 2000). Uno de los efectos mejor caracterizados de las bajas temperaturas es la disminución de la fluidez de las membranas (Allen y Ort, 2001). El frío produce la llamada 'separación de fases', que si se prolonga en el tiempo, impide a la biomembrana mantener los gradientes iónicos y el metabolismo comienza a sufrir alteraciones. Finalmente, la muerte de la célula puede sobrevenir si el daño se acentúa (Allen y Ort, 2001).

Cuando se presenta un descenso en el intervalo de la temperatura —que puede ir de 5 a 15°C—, se induce al cierre estomático. Los estomas a temperaturas bajas reaccionan más lento que a temperaturas altas por encima de los 25° C. Este cierre depende de las condiciones de concentración de CO<sub>2</sub> en las cámaras subestomáticas, donde es probable que haya una mayor estimulación de la respiración (Guyot *et al.*, 2013). Sin embargo, muchas especies vegetales han desarrollado diferentes tipos de mecanismos para el control de la temperatura de las hojas, ya sea disminuyendo la radiación neta

absorbida o aumentando la pérdida de calor latente mediante la transpiración. También la posición foliar de las hojas que tienen algunas especies presentan movimientos, que evitan el incremento de la absorción de la radiación por la superficie foliar (González *et al.*, 2013).

Por su parte la radiación fotosintéticamente activa (RFA) afecta la conductancia estomática y la transpiración (Marín *et al.*, 2014). La radiación es un elemento dinámico dentro del ambiente natural. Las plantas responden a niveles de radiación incidente que incluye a espectros visible (400 a 700 nm), radiación ultravioleta (100-380 nm) y rojo lejano (720-740 nm) (Lambers y Stuart, 2008). La radiación estimula directamente a los estomas y como respuesta a ella estos se abren o se cierran (Lawson y Batt, 2014). Es a partir de los fotorreceptores —pigmentos capaces de absorber ciertas longitudes de ondas específicas— que la planta detecta la cantidad, calidad y duración de la luz que se encuentra en el ambiente que la rodea, lo que es muy importante porque la planta requiere un intervalo determinado de condiciones para poder crecer y realizar todas sus funciones (Wang *et al.*; 2011). Los fotorreceptores más importantes en los procesos morfogenéticos son los que absorben la luz roja y la azul. Además de los pigmentos fotosintéticos, en las plantas se han identificado tres grupos de fotorreceptores según las longitudes de onda que absorben:

- Fitocromos, receptores de luz roja (600 – 700 nm) y de luz roja lejana (700 – 800 nm).
- Criptocromos, receptores de luz azul (400 – 500 nm) y de luz ultravioleta A (320 – 400 nm).
- Fotorreceptores de luz ultravioleta B (280 – 320 nm) (Taiz y Zeiger, 2010).

Los estomas responden rápidamente a una iluminación con luz azul, la cual es detectada por pigmentos localizados en la célula oclusivas (Wang *et al.*, 2011). La luz es la señal ambiental que controla el movimiento de los estomas de las hojas de plantas y que crecen en un ambiente natural. El estoma se abre cuando la intensidad de la luz aumenta y se cierra cuando disminuye. La

apertura estomática y la fotosíntesis, responden a las radiaciones de longitud de onda de 400 - 700 nm. Las células oclusivas se hinchan cuando se iluminan con luz azul, indicando que la luz azul ejerce su estímulo en el interior de la célula oclusiva. La luz estimula la absorción de iones y la acumulación de solutos orgánicos, lo que disminuye el potencial osmótico (aumenta la presión osmótica). Esto resulta en el flujo de agua hacia dentro, lo que produce un aumento de la presión de turgencia y la apertura del estoma (Wang *et al.*, 2011).

### **2.1.5 Asimilación de CO<sub>2</sub>**

La asimilación de CO<sub>2</sub> se refiere al proceso en el cual las plantas usan la energía de la luz solar para producir carbohidratos (azúcares), a partir de CO<sub>2</sub>, agua y minerales. El crecimiento es el resultado de la fotosíntesis neta, la fotosíntesis neta es la diferencia entre la fotosíntesis bruta y la respiración (Taiz y Zeiger 2010).

En la célula vegetal — los cloroplastos— lleva a cabo la fotosíntesis, que depende entre otras cosas, de la disponibilidad de la radiación solar y de la temperatura. En la fase oscura las plantas obtienen el CO<sub>2</sub> del aire a través de los estomas de sus hojas y es cuando se presenta una mayor sensibilidad a los cambios de temperatura, pero no a la luz (González-Salvatierra *et al.*, 2013).

Javis y Leverenz (1983) han reportado que cuando las temperaturas o concentraciones de vapor de agua y CO<sub>2</sub> son bajas, se provoca un decremento en la fotosíntesis. Este mismo fenómeno se presenta en suelos secos, ya que se reduce la disponibilidad de agua en la reacción luminosa, por consiguiente, repercute en una disminución de la fotosíntesis.

### **2.1.6 Capacidad fotosintética foliar**

La capacidad fotosintética foliar se define como la tasa fotosintética por unidad de área foliar. Cuando la fotosíntesis está saturada la tasa no se incrementa y la



concentración interna y externa del CO<sub>2</sub>, la temperatura y la humedad relativa regulan también la fotosíntesis, sin embargo se puede llegar a un punto de saturación cuando alguno de estos factores aumenta demasiado (Lambers y Chapin, 2008).

Las especies que crecen en ambientes ricos en agua, nutrimentos o luz presentan capacidades fotosintéticas mayores que las que crecen en lugares donde el recurso es escaso (Tezara y Fernández, 1998). Por ejemplo, las especies que crecen en ambientes desérticos suelen tener baja capacidad en los valores de fotosíntesis, aunque para muchos casos se generan adaptaciones morfológicas y fisiológicas que les permiten responder a dichas condiciones (Tezara *et al.*, 2012). Se observa, por ejemplo que *Pinus sylvestris* tiene una fotosíntesis máxima de 3-9  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , mientras que en plantas C<sub>3</sub> cultivadas y herbáceas de zonas templadas presentan de 10-20  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , y para pastos tropicales dicotiledóneos y *Zea mays* (maíz) se presenta de 20-40  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Esto también está relacionado con el tipo de asimilación de CO<sub>2</sub> que tienen las plantas (C3, C4, CAM). (Calama *et al.*, 2013).

### **2.1.7 Factores que afectan la asimilación de CO<sub>2</sub>**

Hasta ahora, sabemos que son varios los factores que influyen en la fotosíntesis: H<sub>2</sub>O, CO<sub>2</sub>, radiación, temperatura, edad y genética de la planta (Niinemets y Keenan, 2014). Sin embargo, el factor más limitante para la fotosíntesis en los ecosistemas naturales es la disponibilidad de agua (Muyi y Smith 1991).

Cuando el potencial hídrico decrece — el agua constituye un factor limitante— de inmediato se limita la expansión celular, retardando el crecimiento de la planta, y se produce un estado de estrés hídrico. Cuando la captación de CO<sub>2</sub> se restringe, la hoja y los estomas se cierran; así la tasa fotosintética disminuye sus valores debido a la baja disponibilidad del agua (Raven y Beardal, 2014).

Cuando el déficit hídrico es severo en la planta, hay un decremento en la fotosíntesis neta y afecta directamente la capacidad fotosintética por limitación en la captura de CO<sub>2</sub>, inmediatamente se presentan cambios en la conductancia estomática y también se ve afectado el potencial hídrico, por la alteración en los índices de transpiración (Tezara y Fernández, 1998).

Cuando se produce un decremento en la fijación de CO<sub>2</sub> por el efecto de las condiciones hídricas adversas, se observa que especies como: *Betula pendula* y *Gmelina arborea*, tienen una disminución de la tasa fotosintética; causada por el estrés hídrico a pesar de que haya una temperatura óptima para la fotosíntesis y niveles adecuados de radiación (Larcher, 2005). Por otro lado, se ha reportado que las temperaturas elevadas pueden producir un desplazamiento del punto de compensación de la luz hacia un valor mayor a una tasa fotosintética máxima (Niinemets y Keenan, 2014).

### **2.1.8 La radiación afecta a la asimilación de CO<sub>2</sub>**

La radiación juega un papel determinante para las múltiples funciones que las plantas realizan durante la mayor parte del año (Galicia *et al.*, 1999). En un experimento realizado en condiciones de campo con alfalfa, se reportó que la máxima fijación de CO<sub>2</sub>— se presentó hacia el mediodía, cuando la irradiación fue máxima (Salisbury y Ross, 2000). Debido a este hecho, la luz muchas veces limita la fotosíntesis. Sin embargo, también se puede presentar una disminución en las tasas de fijación de CO<sub>2</sub> en plantas que están expuestas a sombra de corta duración causadas por nubes o por el mismo dosel vegetal (González *et al.*, 2013).

Con respecto a las magnitudes relativas de la fotosíntesis y la respiración en la oscuridad, la tasa fotosintética alcanzó un valor máximo de alrededor de ocho veces la tasa respiratoria nocturna, que es casi constante (Daryl *et al.*, 2014). Las proporciones promedio para el carbono fijado durante la luz del día, en comparación con la que se pierde por la respiración en la noche, son cerca de 6:1, pero varían entre especies y ambientes (Daryl *et al.*, 2014).

### **2.1.9 La radiación y la temperatura**

Cuando la radiación atraviesa la atmósfera hasta la superficie terrestre, gran parte de la energía se pierde por absorción y dispersión, causadas por el vapor de agua, el polvo, las concentraciones de CO<sub>2</sub> y de ozono; sólo unos 900 Wm<sup>-2</sup> alcanzan a las plantas, dependiendo de la hora del día, época del año, elevación, latitud, condiciones atmosféricas y otros factores (Calama *et al.*, 2013). De dicho valor, cerca de la mitad corresponde al infrarojo, un cinco por ciento es ultravioleta y el resto tiene longitudes de onda entre los 400 y 700 nm, siendo capaz de inducir la fotosíntesis, a esto se le conoce como: radiación fotosintéticamente activa (RFA) (Noguera *et al.*, 2002). Bajo un cielo despejado, la RFA tiene un valor de 400 a 500 Wm<sup>-2</sup>, dependiendo de los factores antes mencionados (Noguera *et al.*, 2002).

Para especies C<sub>3</sub>, cultivadas y silvestres, el punto de compensación de CO<sub>2</sub> se define de 30 a 40 μmol de CO<sub>2</sub> por mol, y la temperatura óptima para la fotosíntesis es de 15 - 30 °C para las mismas especies. Las hojas individuales de especies cultivadas presentan saturación de luz fotosintética a radiaciones de un cuarto a un medio de la luz a pleno Sol. Por otro lado, las especies C<sub>3</sub> —como el cacahuate y el girasol que son plantas que no se saturan hasta casi la luz solar plena— también presentan tasas máximas intermedias entre sus cultivo típicos y las plantas de sombra, que con frecuencia se saturan con irradiación de apenas un cuarto de luz solar plena (Niinemets y Keenan 2014).

### **2.1.10 Eficiencia en el uso del agua**

La eficiencia en el uso del agua (EUA) de las plantas puede entenderse como el volumen de agua que éstas necesitan consumir (evapotranspiración) para incorporar a su biomasa una determinada cantidad de carbono proveniente de la atmósfera (en la que se encuentra en forma de CO<sub>2</sub>), (Jones, 2014).

La EUA de las plantas depende principalmente de tres factores (Jones, 2014):

- De aquellas características propias de la especie y variedad que tengan relación con la capacidad de optimización de los procesos de asimilación de carbono y de evapotranspiración
- De las características del ambiente en el que crece y se desarrolla la planta
- De la escala a la que se considere

La EUA puede ser considerada a escala de cultivo o de ecosistema, a escala de planta entera y a escala de hoja. Además del nivel de organización considerado, la escala puede ser temporal, esto es el período de tiempo que se considera en la medida de la EUA, el cual añade complejidad tanto a la medida como a la interpretación fisiológica y ecológica (Medrano *et al.*, 2007). En cultivos y ecosistemas la EUA sólo puede ser estimada de una manera aproximada, pues en condiciones de campo resulta muy difícil conocer con exactitud la cantidad de agua que realmente han consumido las plantas y su crecimiento en biomasa acumulada. El consumo de agua se estima a partir de datos indirectos de precipitación (ingreso de agua) y el volumen de agua perdido por escorrentía, percolación o evaporación directa del suelo y que en ningún caso ha sido consumida por las plantas (Flores *et al.*, 2012). Otro factor determinante a la hora de medir o estimar la EUA de cultivos y ecosistemas es la forma de medir o estimar la producción de biomasa y, en el caso de los cultivos, lo que se considera como producción es la biomasa total producida o la parte del cultivo que es cosechada (Medrano *et al.*, 2007).

La EUA es un indicador de cómo afecta a las plantas la fijación de CO<sub>2</sub> y la asimilación de CO<sub>2</sub> (ACO<sub>2</sub>) con relación a la cantidad de agua que se transpira (TRP). Recíprocamente, la EUA y la cantidad de agua transpirada se describen mediante la fórmula (Jones, 2014):

$$EUA = ACO_2 / TRP$$

En las plantas  $C_3$  se observa que tienen una relación de transpiración cerca de  $500 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , en cambio para las  $C_4$  —más eficientes que las  $C_3$ —, se tiene una fijación alrededor de  $250 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Comparativamente, las plantas CAM durante la noche (cuando los estomas se abren) presentan un valor cercano a los  $50 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Uliarte *et al.*, 2013)

## 2.2 Aspectos ecológicos

### 2.2.1 Bosque tropical caducifolio

El bosque tropical caducifolio se encuentra distribuido por un conjunto de especies dominantes que comprenden entre un 67 y 75% del total de especies presentes, entre los que sobresalen los árboles y arbustos de *Caesalpinia*, *Enterolobium*, *Ceiba aesculifolia*, *Cordia dodecandra* y *Bombax ellipticum*; las especies con mayor porcentaje —10 de las 14 especies dominantes principalmente para la zona de Chamela— pertenecen a la familia *Fabaceae* (Lott 2002). Las lianas leñosas representan 21% de la flora de esta región. Esta abundancia de trepadoras ayuda a la producción de hojarasca, tan sólo cuatro de las especies existentes en Chamela, aportan 16.8% lo que hace evidente su importancia en el ciclo de nutrientes dentro del bosque tropical caducifolio (Ceballos *et al.*, 2010).

Las especies de vegetación secundaria (*Cochlospermum vitifolium*, *Stemmadenia obovata*, *Gliricidia sepium* e *Ipomea spp* entre otras), representan 27 % del total de especies presentes. Estas especies se establecen dentro del proceso de una sucesión secundaria. Su importancia radica en la gran variabilidad morfológica y adaptativa de algunas de ellas, dentro de una amplia variedad de microclimas geológicos y edáficos, que son fundamentales en la producción de semillas y posterior germinación. Debido a que están mejor adaptadas para sobrevivir largos periodos sin humedad, conservan su viabilidad durante más tiempo que las semillas de rápida germinación de muchas especies del bosque tropical caducifolio, lo que permite, a futuro, el establecimiento y crecimiento de las plantas (Noguera, *et al.*, 2002).

Por sus características particulares estas especies, al igual que están presentes en etapas de sucesión primaria, son fundamentales en los procesos de regeneración y restauración en zonas de cultivo que han sido abandonadas (Castellanos *et al.*, 2001).

Para el caso particular de Chamela, se caracteriza por tener un patrón de lluvias marcadamente estacional (más de 4 meses secos) y una temperatura media anual mayor a 22° C; estos factores determinan el clima ya que es un factor clave para el funcionamiento del ecosistema a nivel de suelo (Barradas y Fanjul 1985).

Esto ocasiona que la evaporación del agua en la superficie del suelo y el elevando el potencial de evapotranspiración entre las especies del bosque tropical caducifolio (Koleff, *et al.*, 2012). Las especies que aquí se establecen, son evasoras de la sequía y reducen el estado hídrico, dejando caer sus hojas, para evitar el daño permanente en sus tejidos o que sufren deshidratación. Como consecuencia, pocas especies de plantas del bosque tropical caducifolio llevan a cabo la fotosíntesis durante la temporada de sequía cuando sus requerimientos de agua son bajos, aunque la radiación solar sea suficiente, lo que implica una reducción en su crecimiento (Nava *et al.*, 2007). En otros casos algunas especies han adquirido capacidades que les permiten aliviar el estrés hídrico, como es la capacidad de seguir fotosintetizando, aunque sea de forma limitada durante la temporada seca (Medina, 1995).

### **2.2.2 Restauración y conservación**

En México pocos son los estudios dedicados a la restauración y conservación de los bosques tropicales caducifolios (Maass *et al.*, 2005). Bradshaw (1987) ha propuesto que la restauración de ecosistemas terrestres es aplicable de igual forma para la que se lleva a cabo en la sucesión ecológica. Para el caso particular de Chamela y zonas contiguas, se requiere proponer estudios a largo plazo para establecer metodologías aplicables sobre el funcionamiento de los ecosistemas.

El primero y el más urgente es el del estudio del manejo agropecuario y la transformación de bosque a pastizal por medio de la tala y el manejo de la roza-tumba-quema, que da origen al pastoreo intensivo. El segundo debe versar en cómo restaurar los sitios utilizando especies nativas que tengan altas,

tasas de germinación, establecimiento de plántulas exitosas y para las cuales el microclima y las características edáficas favorezcan su supervivencia y crecimiento. Y finalmente seguir y analizar cómo se van desarrollando los procesos sucesiones en cada una de las etapas (Castellanos *et al.*, 2001).

Con respecto a la restauración de bosques tropicales se deben evaluar los patrones temporales y espaciales de la disponibilidad de agua, el reciclamiento de nutrientes y la protección del suelo contra la erosión hídrica, tomando en cuenta las variables de clima, tipo de suelo y vegetación existente, con la ayuda de parcelas experimentales (Ceccon, 2010), así como la reincorporación de materia orgánica con la ayuda de análisis bioquímicos, lo que favorece la supervivencia de plántulas de árboles nativos del bosque (Trejo- Vázquez y Dirzo, 2000).



### III. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

#### Objetivo general

Estimar la eficiencia de uso del agua, supervivencia y crecimiento en dos especies del bosque tropical caducifolio a partir de sus respuestas fisiológicas, con la finalidad de evaluar su uso en la restauración de zonas degradadas.

#### Objetivos particulares

1. Estimar las respuestas fisiológicas de eficiencia en el uso del agua (EUA), transpiración (TRP), conductividad estomática ( $g_s$ ) y asimilación de  $CO_2$  ( $ACO_2$ ) — en *Caesalpinia eriostachys* (Benth) e *Ipomea wolcottiana* (Rose) bajo condiciones naturales (campo) y artificiales (laboratorio).
2. Determinar la supervivencia y el crecimiento de *C. eriostachys* e *I. wolcottiana* en una zona degradada (desmontada).
3. Analizar la posibilidad de utilizar a *C. eriostachys* e *I. wolcottiana* en procesos de restauración ecológica.

#### Hipótesis

—Se espera que la eficiencia en el uso del agua (EUA) sea mayor en condiciones de laboratorio, ya que el medio es menos estresante y la competencia no existe

—Aquella especie que presente una mayor EUA tendrá una mayor probabilidad de supervivencia en ambientes perturbados

—Se espera que la supervivencia sea mayor y el crecimiento menor en *C. eriostachys* debido a que es una especie sucesionalmente tardía

## IV. SITIO DE ESTUDIO

### 4.1 Descripción del área de estudio

La investigación se realizó en los alrededores de la estación de Biología de Chamela, perteneciente a la Universidad Nacional Autónoma de México; situada geográficamente entre los 19° 29' N y 105° 01' O; así como en el Ejido de San Mateo, municipio de la Huerta, ubicado entre los 19° 34' N y 105° 04' O, en la costa sur del estado de Jalisco. San Mateo, se encuentra sobre la carretera 200, en el km 69.5 y 7.5 km al N de Chamela. (Figura 1).

Inicialmente la vegetación presente en San Mateo era de bosque tropical caducifolio; pero actualmente el suelo ha sido transformado drásticamente debido a la actividad silvopastoril en la zona, transformándose en áreas de pastizales.

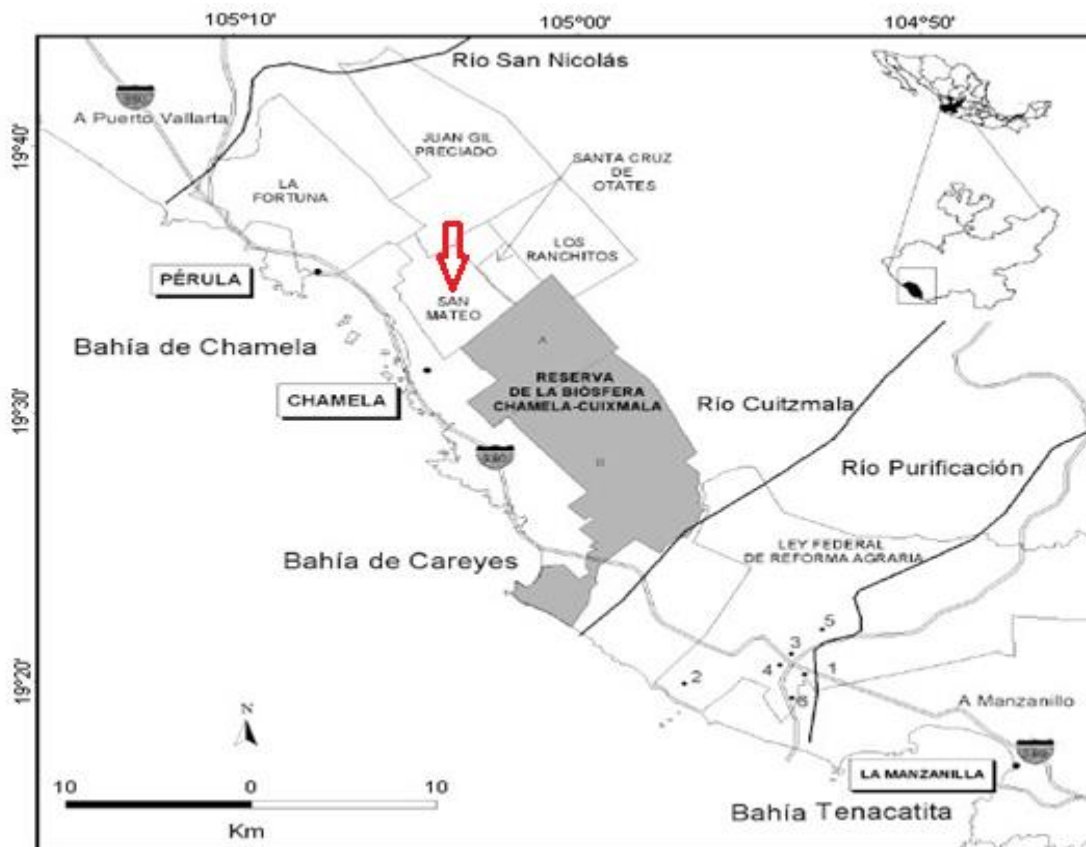


Figura 1. Localización de la zona de estudio en Chamela en el ejido de San Mateo en el estado de Jalisco.

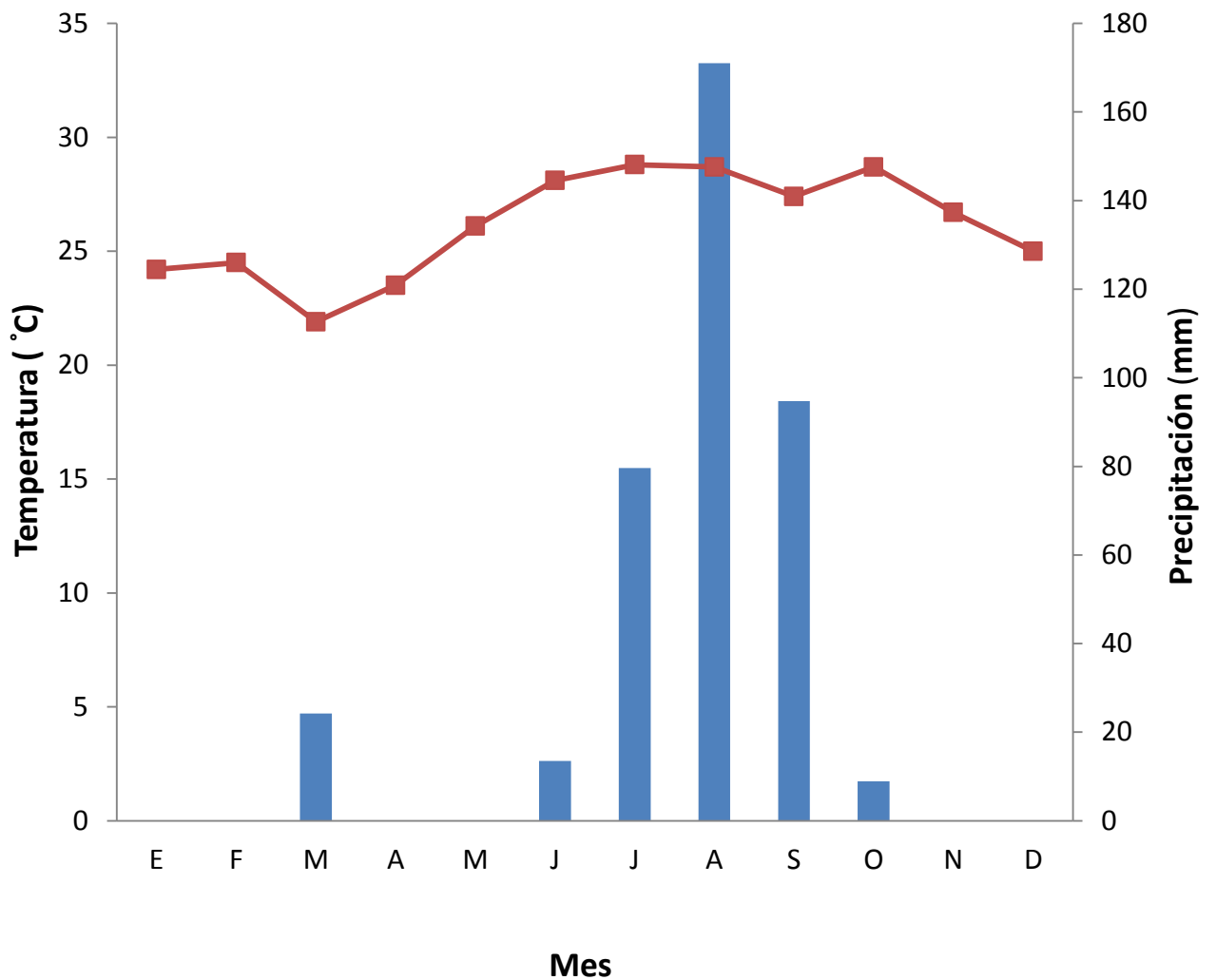
<http://www.ibiologia.unam.mx/ebchamela/www/reserva.html>

#### 4.1.1 Clima

El clima en el sistema de Koppen, se clasifica como cálido-subhúmedo: ( $Aw_0$ ) con una temperatura media anual mayor a los 22 °C la cual varía en el transcurso de los meses alcanzando de marzo a mayo los 27.3 °C. El periodo de lluvias es marcadamente estacional, con una precipitación total anual de 679 a 748 mm, concentrando el 80% entre la segunda quincena de junio y finalizando a principios de noviembre (Bullock, 1986), además de presentar un patrón no predecible en el tiempo. Puede haber meses durante la época de estío en los que la precipitación anual es nula; incluso, el periodo de lluvia menor a los 60 mm puede extenderse hasta casi los nueve meses (De Ita-Martínez y Barradas, 1986). La combinación de los parámetros y distribución a lo largo del año, son factores fundamentales que deben considerarse para explicar la presencia de los bosques secos en el país (Trejo, 1999).

La lluvia anual presenta una alta variabilidad interanual, debido a la influencia de los ciclones tropicales, menos de seis tormentas aportan cerca del 50% de la precipitación anual

(Figura 2). Durante la etapa experimental del presente estudio, la precipitación total anual fue de 391.06 mm (aproximadamente el 50 % del promedio anual).



**Figura 2. Climograma de la Estación de Biología en Chamela, Jalisco. (Datos obtenidos de la página de la Estación Meteorológica Chamela, UNAM en 2001). Las barras indican la precipitación (mm) y la línea la temperatura (°C)**

#### 4.1.2 Suelos

En Chamela-Cuixmala existe una gran variedad de suelos, desde arenosos hasta arcillosos, con toda la gama de contenido de materia orgánica, sin embargo predominan los suelos someros y los enriquecidos, de colores claros, con horizontes delgados y texturas gruesas y con buen drenaje (García-Oliva y Maass 1998).

En San Mateo y áreas aledañas la topografía y fisiografía del suelo presentan una textura de tipo migajón arcillo-arenoso clasificado del tipo regosol y litosol (Trejo 1996). Este tipo de suelos son poco aptos para la agricultura y desarrolla escasa cubierta vegetal acompañado de baja filtración de agua al suelo propiciando el desarrollo de la erosión hídrica durante la mayor parte del año (Maass *et al.*, 2005), (Figura 3).



**Figura 3. Suelo en el potrero en San Mateo municipio de la Huerta, Jalisco.**

### 4.1.3 Vegetación

El tipo de vegetación es bosque tropical caducifolio, hábitat representado por una gran diversidad de especies nativas. Cuenta con 108 especies de árboles y 779 especies de plantas vasculares de 108 familias. La familia *Leguminosae* es la más diversa en el bosque tropical, cuenta con el 15% de las especies, un ejemplo de ello es *Caesalpinia eriostachys* (Rzedowski 2006). La mayoría de los individuos están conformados por árboles de sotobosque y dosel más o menos cerrado. La altura de los individuos es de cuatro a 10 m, con tendencia xerófila y palmar. Las especies dominantes de este hábitat son *Lysiloma divaricatu* y varias especies del género *Bursera*, *Ceiba aesculifolia*, *Comocladia engleriana*, *Lonchocarpus eriocarinalis* Micheli, *Spondias purpurea* e *Ipomea wolcottiana*, entre otras (Lott, 2002). (Figura 4).



**Figura 4. Vegetación de la Estación de Biología en Chamela, Jalisco.**  
<http://www.ibiologia.unam.mx/ebchamela/www/reserva.html>

## MATERIALES Y METODO

### 5.1 Descripción de las especies

***Caesalpinia eriostachys*** (Benth). Nombre común: Iguanero  
(*Leguminosaceae*).

Taxonomía: Árbol de hasta 10 m de alto y de diámetro a la altura del pecho (d.a.p). de hasta 60 cm, con el tronco de forma fenestrada y hueco, que se ramifica muy cerca de la base, con la copa ancha y ramas ascendentes. Su corteza externa es de color gris pálido, leñosa (especie de mediano crecimiento). Las hojas forman yemas de 3 a 4 mm de largo redondeadas, - ligeramente comprimidas lateralmente. Cuando comienzan a crecer, las hojas se encuentran dispuestas en forma espiral, pero una vez maduras la hoja está compuesta por 6 a 8 pares de folíolos primarios opuestos. Cada folíolo primario está formado de 7 a 10 folíolos secundarios alternos u opuestos, de forma romboide y presentan un verde intenso en el haz y un verde pálido en el envés (Figura 5) (Pennington y Sarukhán 2005).



**Figura 5. *Caesalpinia eriostachys* (Benth).**  
**Smithsonian Tropical Research Institute**

***Ipomea wolcottiana*** (Rose). Nombre común: Acote, osote, cazahuate blanco (Convolvulaceae).

Árbol de 6 m de alto y de diámetro a la altura del pecho (d.a.p). 50 cm, con el tronco robusto y torcido, con numerosas ramas ascendentes y la copa es de forma redondeada. La corteza externa es lisa, de gris a pardo amarillenta. Las hojas forman yemas de 5 cm de largo. La forma de sus hojas presenta ramitas cortas, ovaladas, y presentan un color verde en el haz y verde grisáceo en el envés. Los árboles de esta especie pierden las hojas antes de florecer en noviembre hasta después de fructificar totalmente, en abril o mayo. Los frutos forman cápsulas de color café opaco, contienen cuatro semillas, de 1 cm de largo y forma triangular, con muchos pelos sedosos. Maduran de enero a mayo (especie de rápido crecimiento) (Lott y Atkinson, 2006).

Se ha encontrado que esta especie forma asociaciones secundarias que se conocen como “cazahuateras” y se establecen en suelos someros y pedregosos, con pendientes ligeras o pronunciadas y con drenaje rápido. Se desarrolla principalmente en la vertiente del Pacífico Mexicano (Pennington y Sarukhán, 2005). (Figura 6).



**Figura 6. *Ipomea wolcottiana* (Rose)**  
<http://conabio.inaturalista.org>



## 5.2 Trabajo de laboratorio

Las respuestas fisiológicas se midieron en el laboratorio de Ecofisiología Tropical del Instituto de Ecología.

### 5.2.1 Material vegetal de laboratorio

- Colecta: se obtuvieron semillas procedentes de árboles que crecen en la Reserva Ecológica de Chamela, Jalisco, de las especies *C. eriostachys* e *I. wolcottiana*.
- Preparación de semillas: las semillas de *C. eriostachys* fueron remojadas durante 24 h antes de la germinación. Las semillas de *I. wolcottiana* se sometieron a escarificación durante 20 minutos en ácido sulfúrico al 95% en [H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>] y después lavadas en agua corriente.
- Germinación: se germinaron 10 semillas de cada especie en cámaras de ambiente controlado, en el laboratorio del Instituto de Ecología de la UNAM; con una temperatura de 25 °C, un fotoperiodo de 12/12 h, luz/oscuridad, y sobre una base de agar-agar al uno por ciento durante dos semanas.
- Invernadero: las plántulas germinadas se trasplantaron en bolsas de poliuretano de 20 x 30 cm. El sustrato base —esterilizado en autoclave a 115° C durante 20 minutos — fue tierra negra proveniente de la zona de Xochimilco. Las plántulas se mantuvieron en el invernadero del Instituto de Ecología de la UNAM, durante ocho meses bajo condiciones de humedad controlada (80%), temperatura fluctuante de 19 a 26 ° C y luz natural.

### 5.2.2 Medición de variables fisiológicas

Después de los ocho meses de crecimiento de las 10 plantas germinadas por especie, se seleccionaron cinco individuos. Figura 7.



**Figura 7. Plantas de *Caesalpinia eriostachys* e *Ipomea wolcottiana* de ocho meses de crecimiento en el invernadero del Instituto de Ecología UNAM.**

En las plantas seleccionadas se midieron solo dos hojas por planta y por especie, tomando las siguientes mediciones:

- Conductividad estomática ( $g_s$ )
- Transpiración (TRP)
- Asimilación de  $CO_2$  ( $ACO_2$ )
- Eficiencia en el uso del agua (EUA)

Las mediciones fueron obtenidas por medio de un sistema portátil que mide el intercambio gaseoso ( $CO_2/H_2O$ ) en la hoja así como la  $g_s$  y la TRP (CIRAS-1 PP Systems Cambridge, UK) y se construyeron curvas a diferentes temperaturas e intensidades de RFA. Para determinar la respuesta de  $ACO_2$  o  $g_s$  vs temperatura del aire se mantuvo constante la RFA a  $600 \mu molO_2 m^{-2} s^{-1}$  variando la temperatura en incrementos de  $5^\circ C$  de  $15$  a  $30^\circ C$ , mientras que en

las curvas de  $ACO_2$  o  $g_s$  vs RFA se mantuvo constante la temperatura a 30 °C con cambios de RFA de 0, 100, 300, 600 y 1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

La EUA se calculó con los valores de  $ACO_2$  y TRP, de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$\text{EUA} = \text{ACO}_2 / \text{TRP}$$

### **Calculo del área, la densidad e índice estomático**

Para medir el área estomática se seleccionaron al azar cinco hojas de *I. wolcottiana* y dos hojas compuestas con quince folíolos de *C. eriostachys*, en buen estado y se aplicaron los siguientes pasos:

1. Se separaron las hojas seleccionadas en el momento de iniciar el conteo de estomas, para evitar que la apertura estomática se modificara por efecto de la pérdida de agua.
2. Se obtuvieron cuatro impresiones de las hojas, dos por cada una de las especies, con una aplicación de un esmalte de uñas transparente. Se cubrió la hoja en ambos lados y se dejó secar por cinco minutos. Transcurrido el tiempo se formó una película delgada sobre la superficie de la hoja, que posteriormente fue removida con una aguja de disección separando la película para observar el estado de apertura o cierre de los estomas (Rodés y Collazo 2006).
3. Cada película se colocó en un portaobjetos para medir y calcular la densidad de estomática:
  - A. Se colocó el portaobjetos con la preparación en la platina del microscopio
  - B. Se seleccionó el lente objetivo a 40X para realizar las mediciones

C. Se midió de cada impresión la longitud de 25 estomas en dos o tres campos diferentes

En cada estoma se determinó el largo ( $l$ ) y ancho ( $a$ )

4.-El área (A) estomática se calculó de acuerdo con la ecuación de un elipse utilizando el largo y ancho del estoma:

$$A = \frac{\pi l a}{4} \text{ } [\mu\text{m}]$$

1. Para la determinación de la densidad estomática en las impresiones que se utilizaron para las mediciones estomáticas se seleccionó el lente del objetivo de forma tal que el número de estomas por campo visual fuera de 20 a 25.
2. En cada preparación se seleccionaron 10 campos visuales diferentes y en cada uno se determinó el número de estomas, obteniendo el valor promedio y su desviación estándar.
3. Finalmente, se calculó el número de estomas por área (densidad estomática) y el número de células epidérmicas (índice estomático) en porcentajes.

$$\text{Densidad estomática (estomas } \mu\text{m}^{-2}\text{)} = \frac{\text{Número de estomas por campo}}{\text{Área de campo}}$$

Dónde:

$$\text{Área de campo (} \mu\text{m}^{-2}\text{)} = \frac{(\text{Número de divisiones del diámetro} \times 10) (\pi)}{4}$$

$$\text{Índice estomático (\%)} = \frac{\text{Número de estomas por campo}}{\text{Número de células epidérmicas por campo}} (100)$$

### 5.3 Trabajo en Campo

Las respuestas fisiológicas, microclima, supervivencia y el crecimiento de las plantas se midieron en un potrero de San Mateo, Jalisco.

#### 5.3.1 Material vegetal de campo

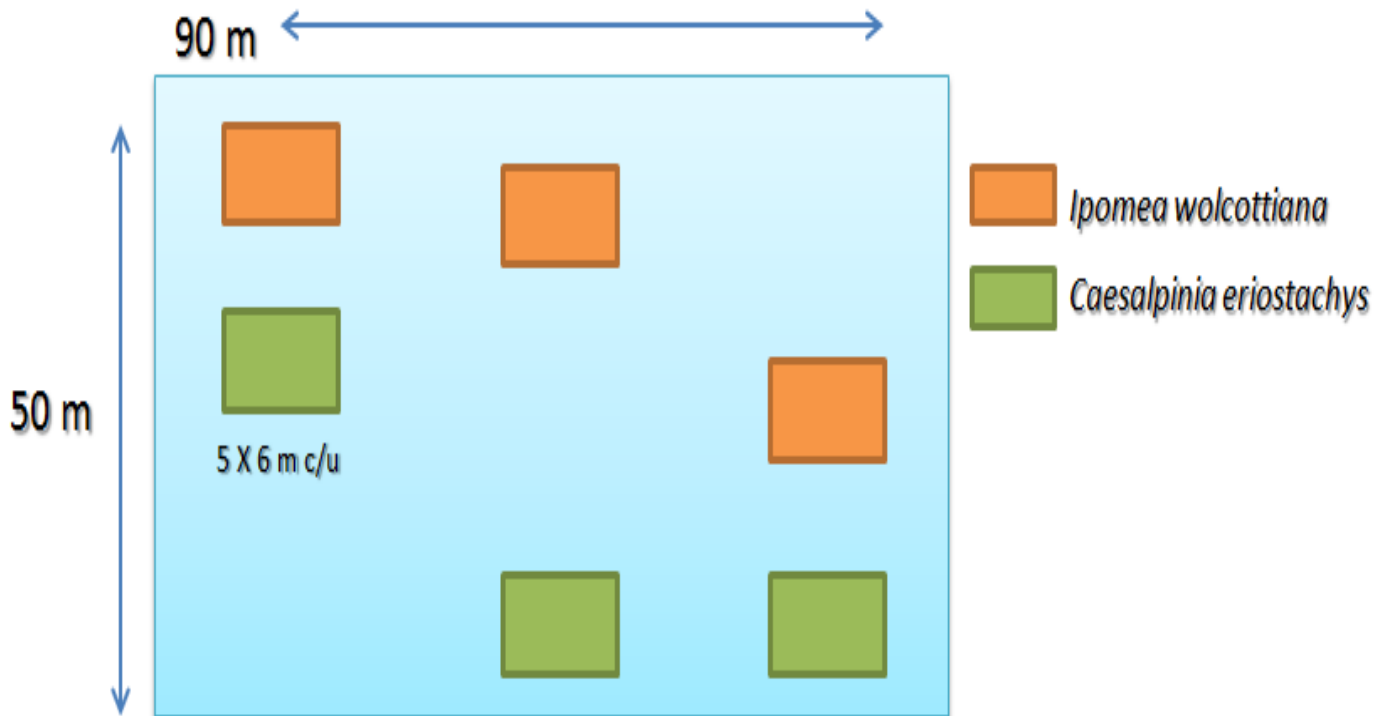
En campo se evaluó a partir de la siguiente metodología:

- Colecta: se obtuvieron semillas procedentes de la Reserva Ecológica de Chamela, Jalisco, de las especies *C. eriostachys* e *I. wolcottiana* a partir de diez individuos adultos durante el mes de abril del 2001.
- Preparación de semillas: las semillas de *C. eriostachys* se remojaron durante 24 horas (h) antes de la germinación. Las semillas de *I. wolcottiana* se sometieron a escarificación durante 20 minutos a una concentración de 95% de ácido sulfúrico [H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>] y posteriormente lavadas en agua corriente.
- Germinación: las semillas se colocaron en charolas forestales utilizando 100 semillas por especie. El sustrato base —cernido para limpiar la tierra de impurezas orgánicas y quitar los granos más gruesos— fue tierra de la zona de la Estación de Biología Chamela. Las charolas se colocaron en un invernadero dentro de la Estación bajo condiciones ambientales locales con temperaturas fluctuantes de 25 a 28 ° C. Una vez germinadas las plantas se trasplantaron en bolsas de poliuretano de 20 x 30 cm utilizando tierra del mismo lugar.
- Trasplante: las plantas —al año de su crecimiento— se trasplantaron en un terreno experimental ubicado en el poblado de San Mateo. El experimento se llevó a cabo de agosto a noviembre del 2001. Las condiciones del sitio fueron las siguientes: pendiente de cinco a 25° sur y periodos con poca precipitación, (figura 8).



**Figura 8. Potrero de San Mateo municipio de la Huerta, Jalisco.  
Cortesía de la Dra. María Guadalupe Barajas.**

- En un área de 50 x 90 m se colocaron al azar seis rectángulos de 5 x 6 m. En cada parcela se trasplantaron 6 individuos por especie y se midieron dos hojas de cada uno de ellos. (Figura 9)



**Figura 9. Distribución de las parcelas experimentales para las especies estudiadas en San Mateo, Jalisco**

### 5.3.2 Medición de variables microclimáticas

Las mediciones que se tomaron fueron: supervivencia, crecimiento, variables fisiológicas: (TRP, gs, ACO<sub>2</sub> y EUA) y microclimáticas (temperatura del suelo Ts, temperatura del aire Ta, déficit de presión de vapor DPV y radiación neta Rn), siempre y cuando estas mantuvieran sus hojas funcionales (debido a que las plantas son caducifolias). Para las mediciones fisiológicas: TRP, gs y ACO<sub>2</sub>, se utilizó el analizador de gases antes descrito.

Para el registro de los datos de microclima (se utilizó un sistema de adquisición de datos (21 X: Campbell Scientific Inc; Utah USA), conectado a sensores del equipo marca Vaisala (Humidity and temperature Probe HMP35C-L y HMP33 Helsinki, Finlandia), para registrar Ts y Ta; la humedad relativa y el DPV.

La  $R_n$  se determinó con un radiómetro neto (Radiation Energy Balance System, modelo Q9722, REBS, Campbell Scientific, Logan, Utah USA), instalado a una altura aproximada de un metro por encima de la superficie del suelo en diferentes sitios del terreno experimental. Estas mediciones se llevaron a cabo a las 11:00 y las 15:00 h (hora local) diariamente por tres meses.

### **5.3.3 Medición de las variables de crecimiento**

En los meses de septiembre a noviembre —entre la temporada húmeda y seca— se tomaron mediciones de supervivencia y crecimiento, utilizando un flexómetro y un vernier.

El crecimiento fue evaluado mediante las tasas relativas (TRC) de diámetro a la altura de la base y cobertura foliar

La TRC se calculó de acuerdo a la fórmula propuesta por Hunt (1978):

$$TRC = (\ln A_f - \ln A_i) / (t_f - t_i)$$

Dónde:

$A_f$  y  $A_i$  = diámetros o coberturas finales e iniciales de las plantas

$t_f$  = tiempo final

$t_i$  = tiempo inicial en días



#### **5.4 Análisis de resultados**

La primera etapa consistió en la obtención de datos de laboratorio, así que se construyeron curvas de transpiración,  $g_s$ ,  $A_{CO_2}$  y EUA con diferentes intensidades de luz y de temperatura.

Los datos se obtuvieron con el sistema de intercambio gaseoso para las dos especies *I. wolcottiana* e *C. eriostachys*, se aplicó un análisis de varianza (ANOVA) y una prueba de Turkey para comparar las variables fisiológicas entre las especies a partir de los datos obtenidos.

La segunda etapa se conformó con la obtención de los datos de microclima, crecimiento y fisiológicos con individuos medidos en campo y también fueron analizados con una ANOVA y una prueba de Turkey.

Los promedios fueron separados con un test de rango múltiple a  $P \leq 0.05$ .

Para graficar se utilizó un programa de análisis estadístico (Statistica, 2007).

## VI. RESULTADOS

### 6.1 Trabajo de laboratorio

#### 6.1.1 Respuesta fisiológica ante temperaturas variables y radiación fotosintéticamente activa (RFA) constante

En las dos especies las variables de  $ACO_2$ , TRP y  $g_s$  se incrementaron con el aumento de la temperatura. *Ipomea wolcottiana* siempre presentó valores menores que *C. eriostachys*. Sin embargo, la EUA de *I.wolcottiana*, a temperaturas relativamente bajas (15 ° C) fue mayor que la de *C. eriostachys*, pero en el intervalo de 20 – 30 °C la EUA de ambas especies fue similar (Figura 10).

La TRP presentó diferencias significativas entre las especies ( $F_{(1,56)} = 391.1$ ,  $P = 0.006$ ), al igual que la  $g_s$  ( $F_{(1,56)} = 171.9$ ,  $P = 0.0001$ ) y  $ACO_2$  ( $F_{(1,56)} = 974.1$ ,  $P = 0.0001$ ). De igual manera la EUA también presentó diferencias significativas entre las dos especies ( $F_{(1,56)}=1517.3$ ,  $P \leq 0.0001$ ).

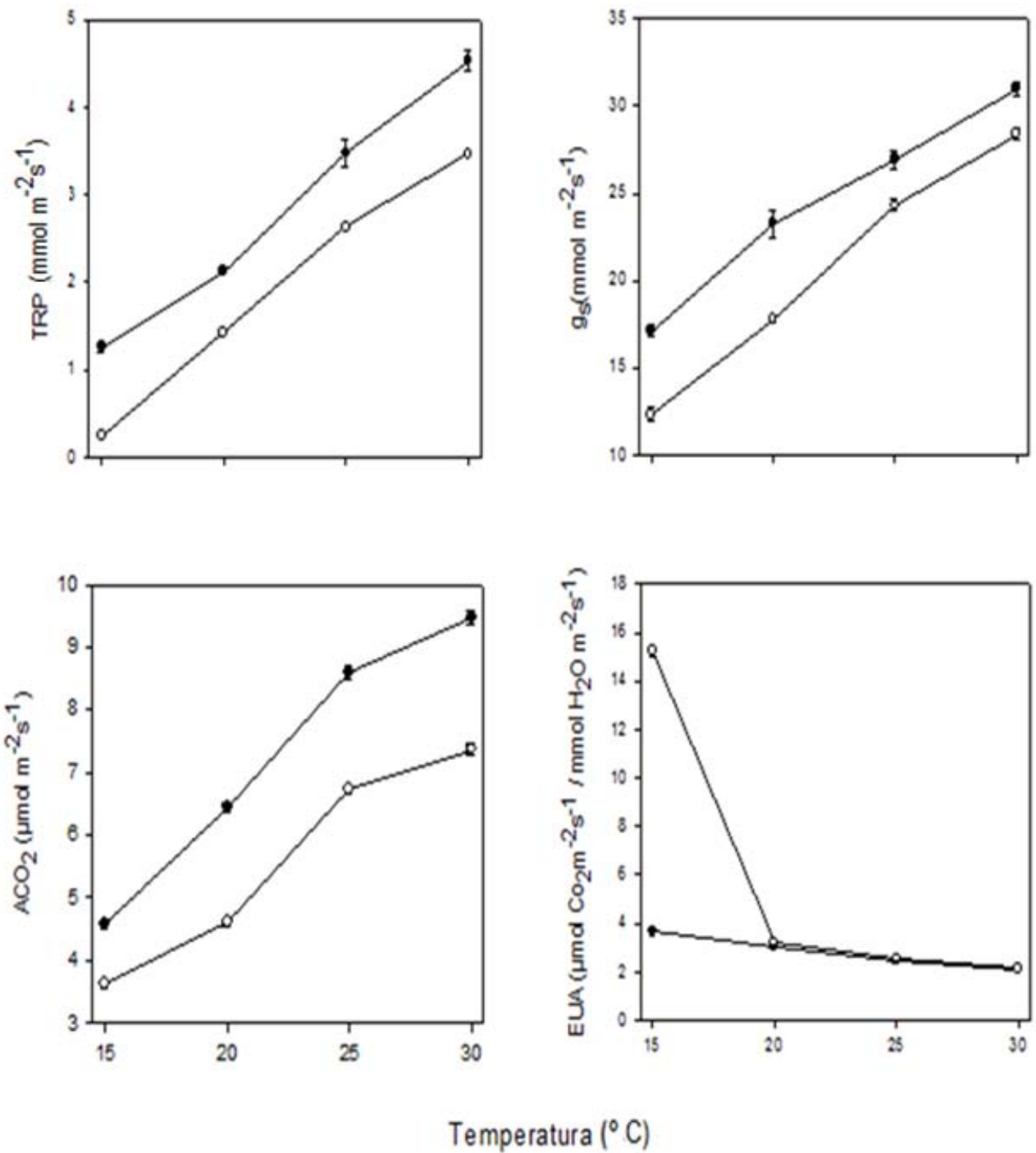


Figura 10. Respuesta de la transpiración (TRP), conductancia estomática ( $g_s$ ) asimilación de CO<sub>2</sub> ( $ACO_2$ ) y la eficiencia en el uso del agua (EUA) en función a temperatura variable en *I. wolcottiana* (o) y *C. eriostachys* (•) bajo condiciones controladas de laboratorio.

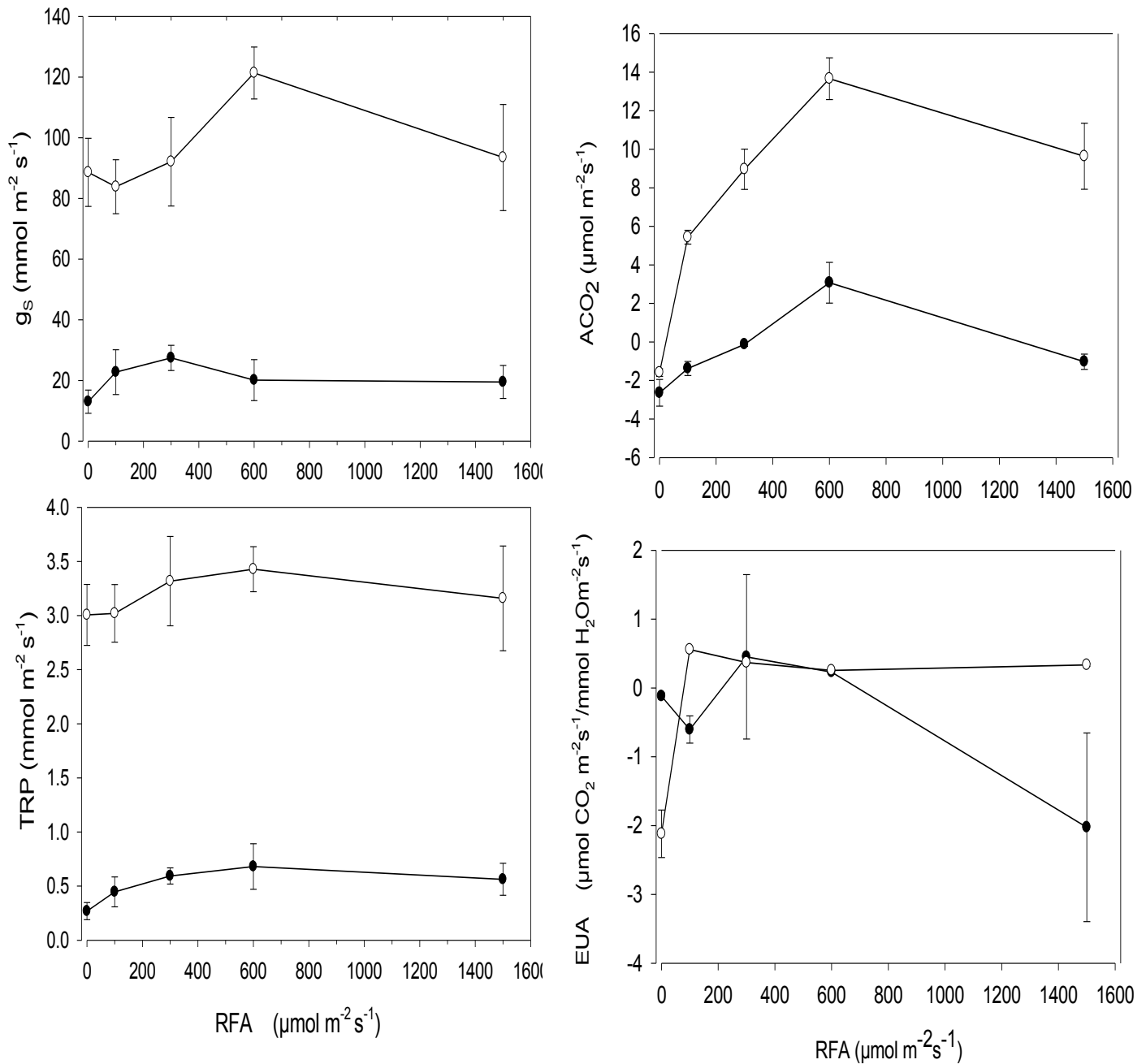
### 6.1.2 Respuesta a la radiación fotosintéticamente activa (RFA)

En las dos especies las variables  $ACO_2$ , TRP,  $g_s$  y EUA se incrementaron con el aumento de RFA hasta  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de forma paulatina, a partir de ahí se redujo la tasa de asimilación de  $CO_2$  para ambos casos sin embargo en *I. wolcottiana*, se presentaron respuestas mayores para todas las variables con respecto a *C. eriostachys* (Figura 11).

Estadísticamente en *I. wolcottiana* todas las respuestas fisiológicas analizadas tuvieron un incremento significativo en comparación con *C. eriostachys*: en respuesta a la  $g_s$ , y a la TRP ( $F_{(1,70)} = 169.17$ ,  $P = 0.0002$ ). La respuesta de la TRP a los cambios de RFA también fueron significativamente mayores en *I. wolcottiana* que en *C. eriostachys* ( $F_{(1,70)} = 294.02$ ,  $P = 0.0001$ )

La figura 8 se observa que la respuesta de la  $ACO_2$ , a los cambios de RFA presentaron diferencias significativas en las especies ( $F_{(1,70)}=229.18$ ,  $P=0.0001$ ). La EUA presentó diferencias significativas en las especies ( $F_{(1,70)}=0.705$   $P = 0.040$ ); y la RFA ( $F_{(4,70)} = 3.03$ ,  $P = 0.02$ ), tanto para *C. eriostachys* como para *I. wolcottiana* ( $F_{(4,70)}=4.32$ ,  $P=0.003$ ).

Con respecto a la EUA, los valores de RFA, reflejaron que *I. wolcottiana* —a  $100 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2} \text{s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ — presentó el valor más alto de EUA con respecto a *C. eriostachys* cuyo valor más alto de EUA fue a  $300 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figura 11).



**Figura 11. Respuesta de la de la conductividad estomática ( $g_s$ ), asimilación de CO<sub>2</sub> ( $ACO_2$ ), transpiración ( $TRP$ ) y la eficiencia en el uso del agua ( $EUA$ ) en función a radiación fotosintéticamente activa ( $RFA$ ) en *I. wolcottiana* (o) y *C. eriostachys* (•) a una temperatura constante (30 ° C) y en condiciones de laboratorio.**

### 6.1.3 Morfología foliar

Ambas especies presentaron estomas sólo en el envés de la hoja (hipostomáticas) (Figura 12). *Caesalpinia eriostachys* presentó una mayor densidad estomática (44.5 estomas /mm<sup>2</sup>), y estomas de menor tamaño (8.3 µm largo), en comparación con *I. wolcottiana* (18.9 estomas /mm<sup>2</sup>), y de tamaño (8.8 µm largo). El porcentaje en el índice estomático fue de 60.1% para *C. eryiostachys* y en *I. wolcottiana* fue de 37.0% Ambas especies presentan estomas pequeños que van de (5 a21 µm) (Rodés y Collazo, 2006).

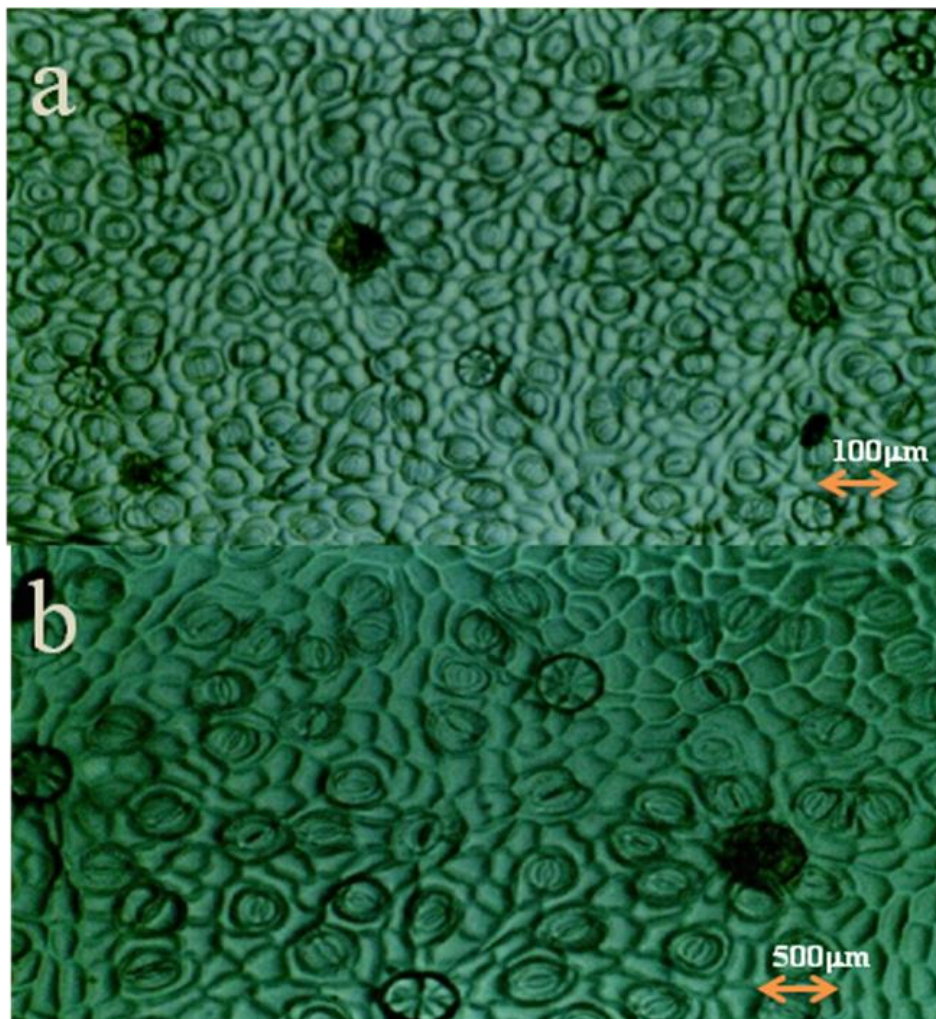


Figura 12. Microfotografía de la superficie de las hojas de *C. eriostachys* (a) e *I. wolcottiana* (b) en condiciones de laboratorio.

## 6.2 Trabajo de Campo

### 6.2.1 Variables microambientales

En la Figura 13 se muestran los valores de la  $T_s$ ,  $T_a$ , DPV y  $R_n$ . Estas variables presentaron diferencias significativas ( $F_{(2,30)} = 98.19$ ,  $P = 0.0001$ ;  $F_{(2,30)} = 15.58$ ,  $P = 0.001$ ), y entre las especies fueron significativas ( $F_{(1,30)} = 55.66$ ,  $P = 0.0001$ ;  $F_{(1,30)} = 8.07$ ,  $P = 0.0080$ ). Por otro lado, las interacciones entre el tiempo y las especies también fueron significativas ( $F_{(2,30)} = 21.199$ ,  $P = 0.0001$ ;  $F_{(2,30)} = 36.6$ ,  $P = 0.0001$ , respectivamente).

En los meses de septiembre y octubre la  $T_s$  tanto para *C. eriostachys* e *I. wolcottiana*, presentaron valores similares  $46.7 \pm 0.5$  y  $40.1 \pm 0.53$  ° C y  $48.6 \pm 0.9$  y  $40.8 \pm 0.21$  ° C respectivamente para meses y especies. En noviembre los valores más altos los presentó *I. wolcottiana* con  $45.9 \pm 0.6$  ° C; mientras que para *C. eriostachys* fue de  $38.9 \pm 0.4$  ° C.

En septiembre la  $T_a$  alcanzó el valor más alto en las inmediaciones de *C. eriostachys* ( $53.6 \pm 0.4$  ° C) y en las inmediaciones de *I. wolcottiana* su valor fue menor, pero no dejó de ser alto ( $49.6 \pm 0.5$  ° C). No obstante, en octubre y noviembre la  $T_a$  en los alrededores de *I. wolcottiana* presentó valores más altos  $54.1 \pm 0.4$  ° C y  $57.7 \pm 0.8$  ° C respectivamente comparado con *C. eriostachys*  $51.9 \pm 0.6$  ° C y  $51.9 \pm 0.9$  ° C.

La  $R_n$  fue diferente a través del tiempo ( $F_{(2,30)} = 421.87$ ,  $P = 0.0001$ ), y entre las especies estudiadas ( $F_{(1,30)} = 0.338$ ,  $P = 0.565$ ); así como la interacciones entre el tiempo y especies: ( $F_{(2,30)} = 1.247$ ,  $P = 0.301$ ). Al paso del tiempo la  $R_n$ , presentó un descenso en sus valores, tanto en *I. wolcottiana* que fue de ( $668.5 \pm 8.04$ ;  $551.1 \pm 7.1$ ;  $476.0 \pm 3.1$   $Wm^{-2}$ ); como para *C. eriostachys* ( $660.3 \pm 5.6$ ;  $557.0 \pm 10.5$ ;  $487.2 \pm 4.63$   $Wm^{-2}$ ).

El DPV fue diferente a través del tiempo ( $F_{(2,30)} = 62.249$ ,  $P \leq 0.0001$ ), y entre especies: ( $F_{(1,30)} = 0.660$ ,  $P = 0.0001$ ); y las interacciones entre ambas no fueron significativas. El DPV en el mes de septiembre en las inmediaciones de *I. wolcottiana* registró el valor más alto ( $7.12 \pm 0.30$  kPa) en comparación con

*C. eriostachys* ( $6.81 \pm 0.11$  kPa). No obstante, en octubre ambas especies presentaron valores similares ( $8.77 \pm 0.48$  y  $8.77 \pm 0.08$  kPa, respectivamente). En noviembre los valores máximos del DPV correspondieron a *C. eriostachys* ( $1.73 \pm 1.82$  kPa), (figura 13).



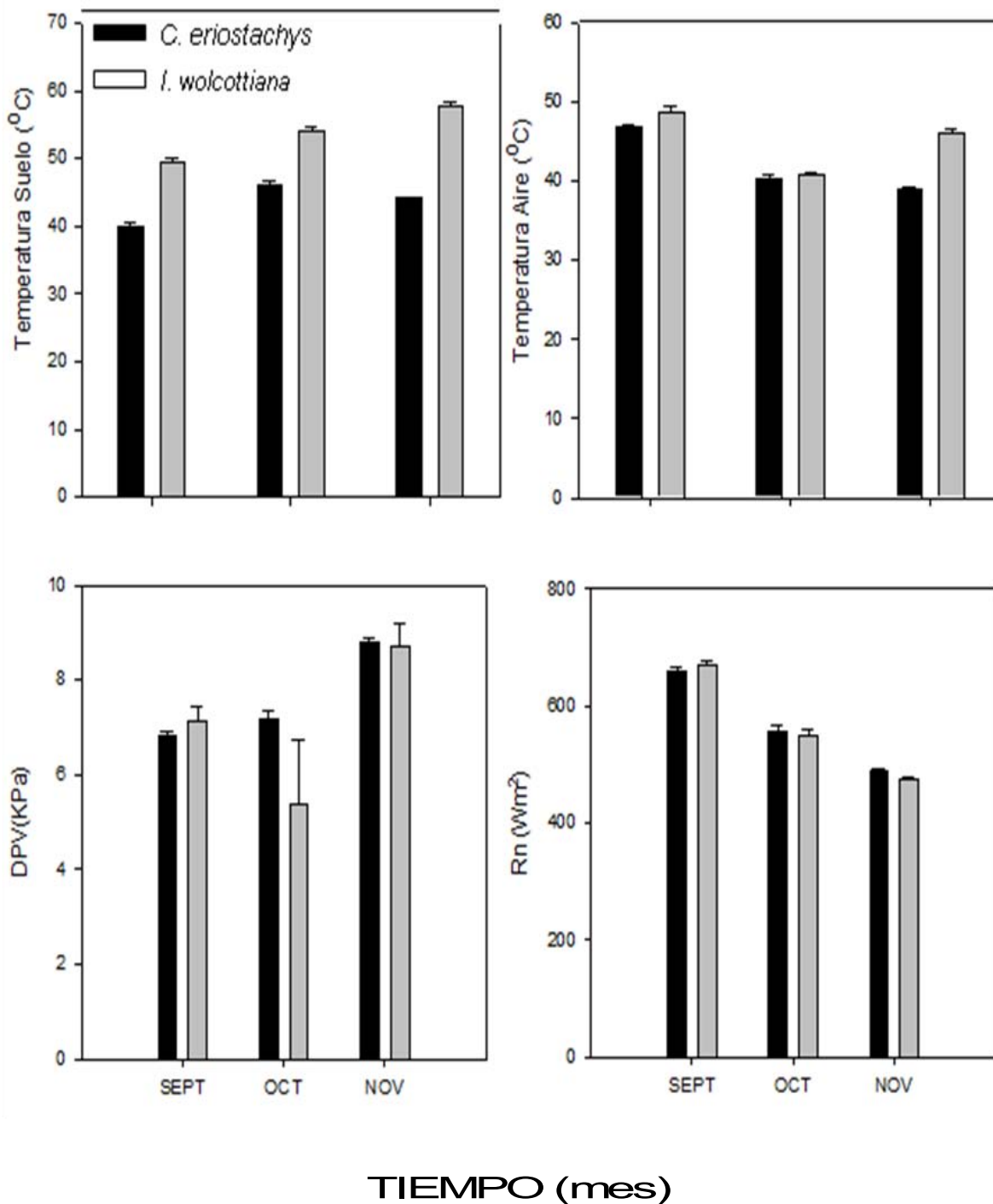
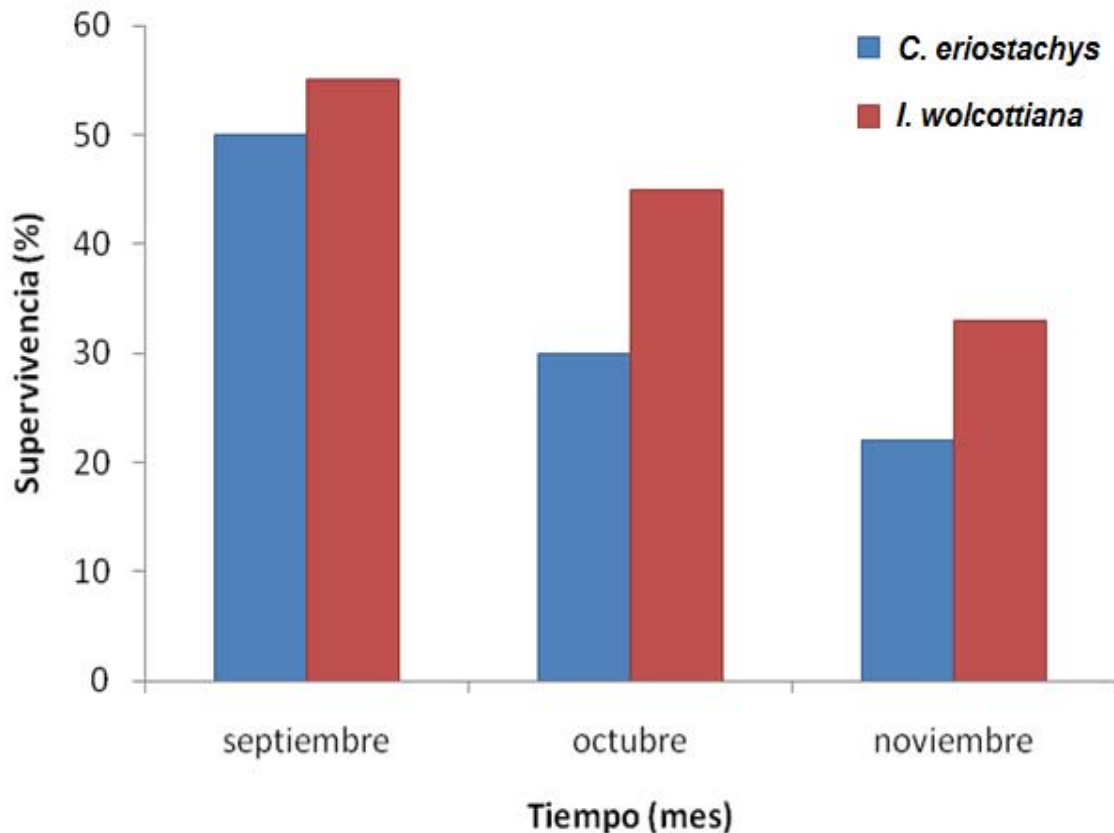


Figura 13. Temperatura del suelo ( $T_s$ ), temperatura del aire ( $T_a$ ), déficit de presión de vapor (DPV), y radiación neta  $R_n$ , en *C. eriostachys* e *I. wolcottiana* de septiembre a noviembre del 2001 en San Mateo, Jalisco.

### 6.2.1 Supervivencia

Se observó que los porcentajes más bajos de supervivencia en el campo los obtuvo *C. eriostachys*. Al inicio del experimento (primer mes) ambas especies presentaron porcentajes de supervivencia alrededor de un 50%, pero durante el transcurso experimental fueron disminuyendo (Figura 14).

Los porcentajes de supervivencia en *I. wolcottiana* y *C. eriostachys* fueron similares en septiembre  $57 \pm 2.10$  y  $50 \pm 6.76\%$ , respectivamente; mientras que en octubre fueron de  $46 \pm 3.2$  y  $30 \pm 2.9\%$ , respectivamente. En noviembre estos porcentajes de supervivencia se redujeron a  $33 \pm 6.3$  y  $23 \pm 2.6\%$  para *I. wolcottiana* y *C. eriostachys* respectivamente.



**Figura 14. Supervivencia de *C. eriostachys* e *I. wolcottiana* a lo largo del periodo de mediciones de septiembre a noviembre del 2001 en San Mateo, Jalisco.**

### 6.2.3 Variables de crecimiento

En la Figura 15 se muestran los valores de la altura, el diámetro a la base del tallo y la cobertura de las dos especies en estudio.

Las dos especies mostraron diferencias significativas en las tres variables de crecimiento a través del tiempo: incremento en altura ( $F_{(2,30)}=5.30$ ;  $P = 0.0107$ ); en el diámetro a la base del tallo ( $F_{(2,30)} = 4.966$ ,  $P = 0.0137$ ), y en la cobertura ( $F_{(2,30)} = 8.88$ ,  $P = 0.0009$ ). También la interacción especie y tiempo fue significativa a excepción de la cobertura: en la altura ( $F_{(1,30)} = 4.69$ ;  $P = 0.038$ ); en el diámetro en la base del tallo ( $F_{(1,30)} = 12.45$ ;  $P = 0.0014$ ); y en la cobertura ( $F_{(1,30)} = 6.04$ ,  $P = 0.0002$ ).

Las interacciones entre los meses y las especies respecto a la altura se presenta ( $F_{(2,30)}= 4.36$ ;  $P = 0.021$ ); diámetro a base del tallo al nivel del suelo ( $F_{(2,30)}=6.862$ ,  $P =0.0035$ ), y en la cobertura ( $F_{(2,30)} = 0.30$ ,  $P = 0.744$ ).

La altura en el mes de septiembre mostró valores similares entre *C. eriostachys* ( $17.8 \pm 0.97$ cm), e *I. wolcottiana* ( $16.6 \pm 1.61$  cm). Sin embargo, en el mes de octubre y noviembre *I. wolcottiana* registró los valores más altos ( $34.9 \pm 1.49$  cm, y  $32.3 \pm 4.73$  cm) respecto a *C. eriostachys* ( $19.1 \pm 0.86$  y  $16.5 \pm 1.41$  cm).

En el diámetro a la base del tallo se presentó que a través del tiempo y por especie en los meses de septiembre, octubre y noviembre *I. wolcottiana* obtuvo los mayores valores ( $0.41 \pm 0.05$  mm,  $0.90 \pm 0.016$ mm y  $0.78 \pm 0.06$ cm), en comparación con *C. eriostachys* ( $0.36 \pm 0.005$  mm,  $0.38 \pm 0.01$ mm y  $0.33 \pm 0.006$  mm), donde fueron menores los porcentajes.

En contraste, *C. eriostachys* presentó los valores más altos de cobertura en los meses de septiembre, octubre y noviembre ( $163.77 \pm 40.8$ ,  $193.0 \pm 1.97$ , y  $152.22 \pm 35.7$  cm<sup>2</sup>, respectivamente), mientras que *I. wolcottiana* presentó los siguientes valores:  $40.12 \pm 2.89$ ,  $175.1 \pm 2.2$ , y  $53.40 \pm 2.5$  cm<sup>2</sup>. (Figura 15).

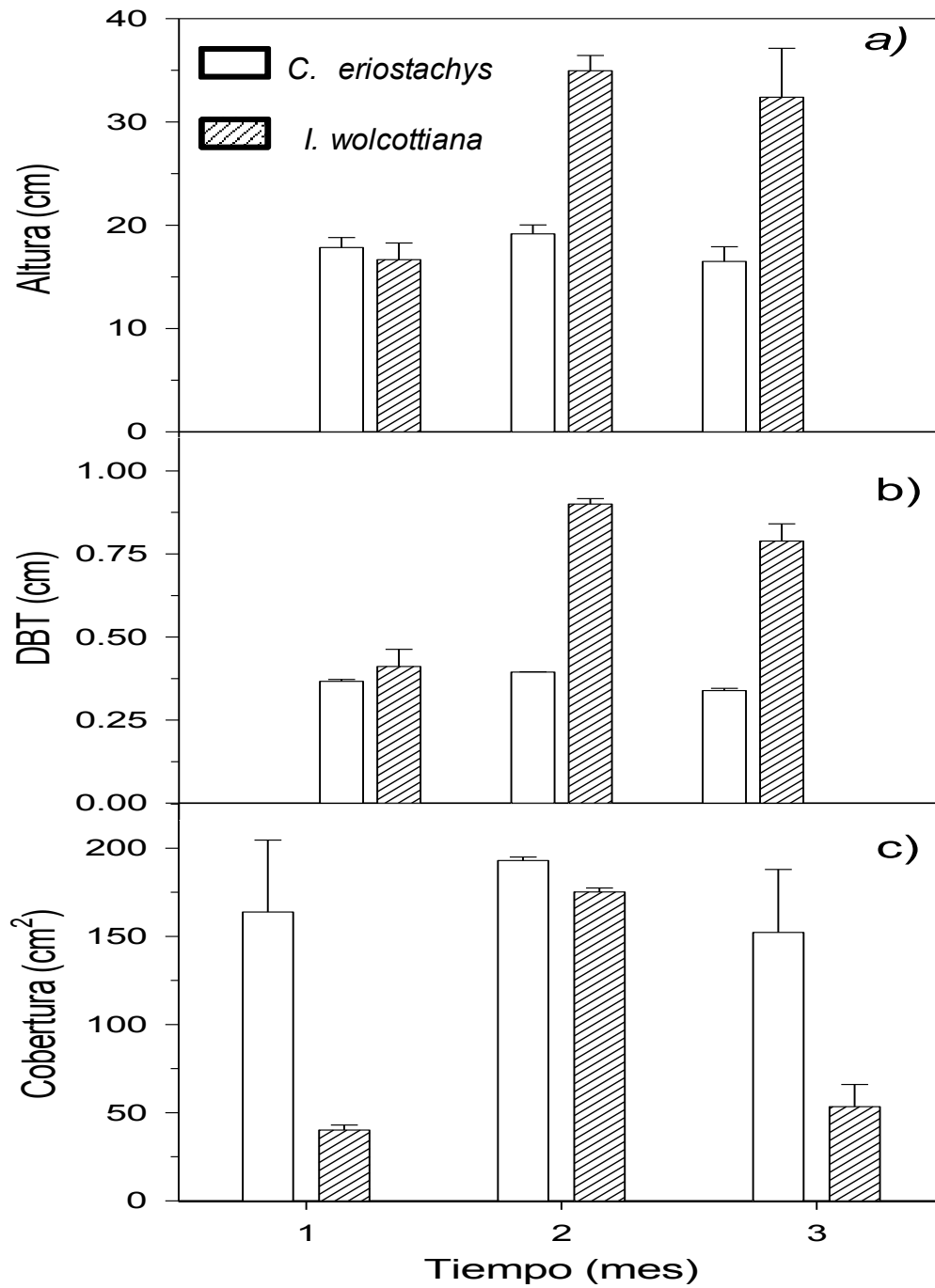


Figura 15. Crecimiento en altura (a), diámetro del tallo (b), y cobertura (c) de las especies *I. wolcottiana* y *C. eriostachys* en 1) septiembre, 2) octubre y 3) noviembre en San Mateo, Jalisco.

#### 6.2.4 Variables fisiológicas

En la figura 16 se muestran las variables de  $g_s$ , TRP,  $ACO_2$  y EUA a través del tiempo (septiembre a noviembre del 2001) en condiciones de campo. La TRP cambió a lo largo del tiempo, registrándose los valores mayores en septiembre, y para *C. eriostachys* ( $F_{(2,30)} = 69.91$ ;  $P=0.0001$ ). Entre especies también se encontraron diferencias significativas comparando sus respuestas ( $F_{(1, 30)} = 19.71$ ;  $P = 0.0001$ ). La interacción entre el tiempo y las especies también fue significativa ( $F_{(2,30)} = 12.62$ ;  $P = 0.0001$ ).

La respuesta de TRP de *C. eriostachys* fue más alta durante las mediciones en campo, registrando los valores más altos en septiembre ( $4.74 \pm 0.41 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), los cuales declinaron en octubre ( $4.23 \pm 0.55 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y noviembre ( $1.95 \pm 0.40 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). *Ipomoea wolcottiana* exhibió valores ligeramente más bajos ( $4.02 \pm 0.24 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ,  $3.52 \pm 0.09 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ); declinando en noviembre, momento en que dejó caer sus hojas, lo que ocasionó finalizar el conteo de hojas en esas fechas.

La  $g_s$ , presentó diferencias significativas en el tiempo, registrándose el valor más alto en el mes de septiembre ( $F_{(2, 30)} = 63.16$ ;  $P = 0.0001$ ).

A diferencia de la TRP, *I. wolcottiana* mostró los valores más altos de  $g_s$  ( $F_{(1,30)} = 308.08$ ;  $P = 0.0001$ ). *Caesalpinia eriostachys* presentó un valor mayor de  $g_s$  que *I. wolcottiana* en los meses de octubre y noviembre. La interacción tiempo-especie fue significativa ( $F_{(2,30)} = 3.27$ ;  $P = 0.005$ ).

Con relación a la respuesta de  $g_s$ , *I. wolcottiana* presentó los valores más altos en septiembre ( $205.55 \pm 32.79 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ); a diferencia de *C.eriostachys* ( $164.33 \pm 2.55 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), que para su caso, registró los valores más altos en octubre y noviembre ( $111.95 \pm 14.72$ ;  $24.10 \pm 2.74 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). *Ipomea wolcottiana* registro valores entre los  $82.40 \pm 15.72 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Para esta especie en el mes de noviembre se detuvo la medición de la  $g_s$  por la caída de sus hojas.

La  $ACO_2$  igualmente registró diferencias a través del tiempo. Los valores más altos se registraron para *C. eriostachys* en el mes de septiembre ( $F_{(2,30)} =$

137.80;  $P = 0.0001$ ) y ( $F_{(1,30)} = 218.154$ ;  $P = 0.0001$ ). No obstante, para ambas especies, el efecto ante la respuesta de la  $ACO_2$  no fue significativa en la interacción tiempo-especie ( $F_{(2,30)} = 0.85$ ;  $P = 0.43$ ).

*Caesalpinia eriostachys* presentó la  $ACO_2$  más alta a través del tiempo ( $35.42 \pm 1.42$ ;  $29.10 \pm 10$ ;  $13.50 \pm 0.78 \mu\text{molm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), siendo casi el doble de la presentada por *I. wolcottiana* ( $19.53 \pm 1.69$ ;  $12.40 \pm 1.53 \mu\text{molm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Para noviembre esta especie perdió sus hojas por lo que no hubo mediciones.

*Caesalpinia eriostachys* fue la especie más eficiente en el uso del agua (EUA), con valores de  $8.27 \pm 1.59 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1} / \text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$  registrado en noviembre, en comparación con *I. wolcottiana* ( $4.94 \pm 0.56 \mu\text{molCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1} / \text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) teniendo diferencias significativas entre las respuestas a EUA ( $F_{(1,30)} = 72.61$ ,  $P = 0.0001$ ). De igual forma se registraron diferencias en la interacción entre el tiempo y las especies ( $F_{(2,30)} = 9.29$ ,  $P=0.0001$ ). La EUA varió a través del tiempo, encontrando valores de EUA más altos en el mes de septiembre ( $F_{(2,30)} = 4.77$ ,  $P = 0.0001$ ). *Caesalpinia eriostachys* presentó los valores más altos en los meses de septiembre, octubre y noviembre ( $7.62 \pm 0.41$ ,  $7.16 \pm 0.51$  y  $8.27 \pm 1.59 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1} / \text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$  respectivamente. (Figura 16).

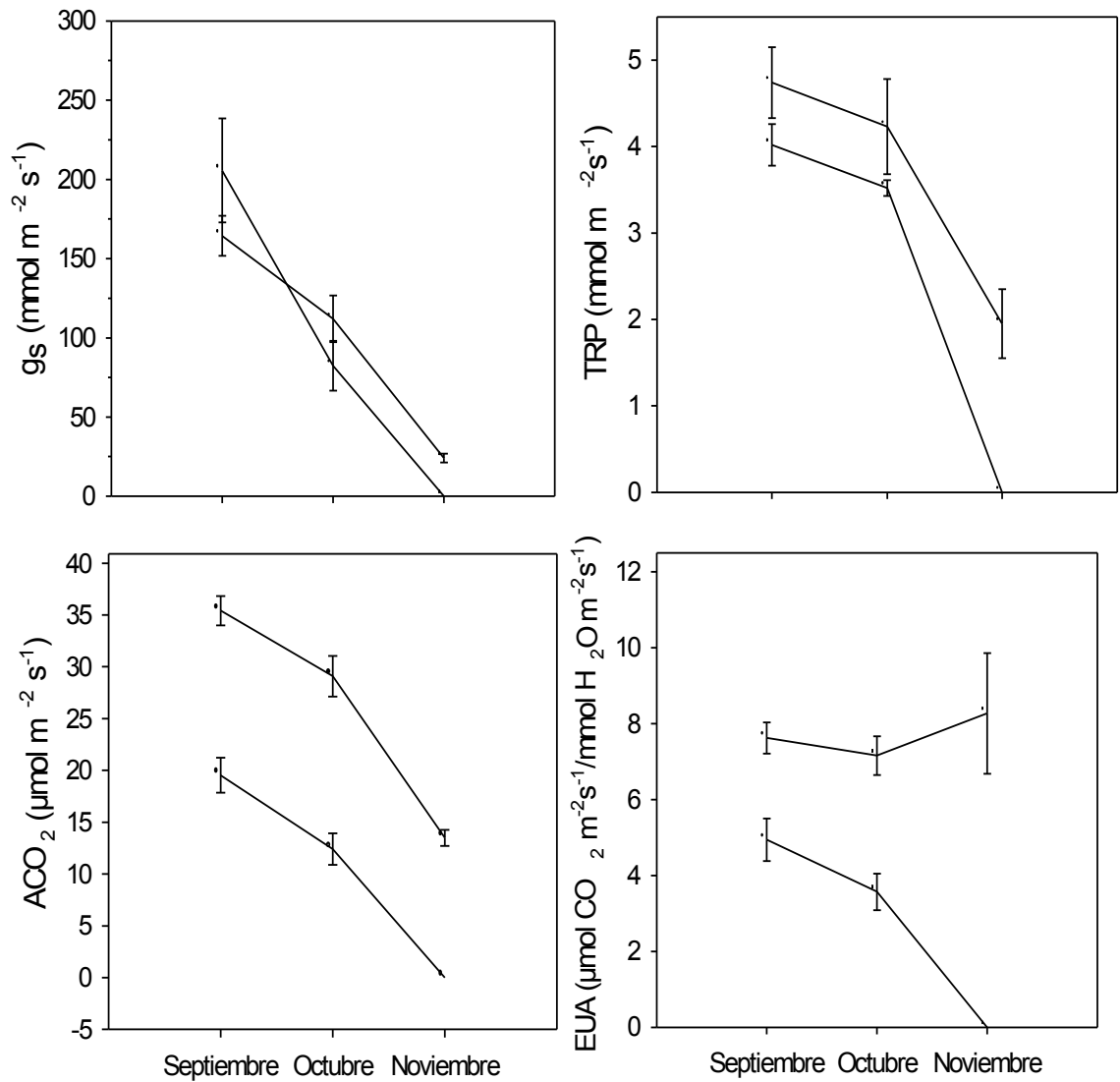


Figura 16. Respuestas fisiológicas en campo (San Mateo, Jalisco) con respecto al comportamiento de la conductancia estomática ( $g_s$ ), transpiración (TRP), asimilación de  $\text{CO}_2$  ( $ACO_2$ ), y eficiencia en el uso del agua (EUA) en *I. wolcottiana* (o) y *C. eriostachys* (•) en los meses de septiembre a noviembre del 2001.

## VII. DISCUSIÓN

### 7.1 Laboratorio

#### 7.1.1 Temperatura

Se registró un incremento en  $ACO_2$ ; esta respuesta es mayor en *C. eriostachys* que en *I. wolcottiana*. Esta respuesta ha sido reportado por otros autores (Taghvaeiana *et al*, 2014), en un estudio realizado con hojas de tabaco bajo condiciones de laboratorio, a una temperatura cercana a los 30 ° C (Taghvaeiana *et al*, 2014), observaron que sus respuestas estomáticas y transpiratorias fueron altas. Además se ha documentado que al aumentar más la temperatura de la hoja —se estimula aún más los mecanismos fisiológicos— sin embargo, después de alcanzar un óptimo se provoca el cierre estomático (Willmer y Fricker 1996).

Tanto *C. eriostachys* como *I. wolcottiana* crecen en zonas tropicales, por lo que fisiológicamente su respuesta funcional está adaptada a esas condiciones ambientales (Taiz y Zeiger, 2010), es decir al hábitat en donde se desarrolla y al nicho en que se establecen, que para el caso de la temperatura, en ambas especies, su respuesta funcional no excede los 30 ° C (Azócar *et al.*, 2000). En el caso donde las temperaturas fueron menores a los 15 ° C, se observó una disminución en los valores de las especies estudiadas. La respuesta de la EUA a la temperatura fue diferente en ambas especies a los 15 °C. Sin embargo, a 20 °C *I. wolcottiana* disminuyó abruptamente y a valores mayores de 20 °C ambas especies presentaron una disminución gradual de EUA.

La relación entre la temperatura con los valores observados de TRP,  $g_s$  y  $ACO_2$  no indica que las especies tengan una respuesta, como la termoinhibición, probablemente debido a que ambas especies se encuentran dentro del intervalo de temperaturas óptimas (15 a 30 ° C) relacionadas con las que pueden encontrar en condiciones naturales.

Se han reportado diferencias entre especies, con respecto a la respuesta ante las condiciones ambientales — tales como la temperatura—para algunas



especies conforme aumenta la temperatura, se mantienen bajos potenciales de agua, disminuyendo la absorción de agua y haciendo eficiente su asimilación (Flores *et al.*, 2012).

En las dos especies estudiadas el incremento de la temperatura estimuló considerablemente la TRP, aumentándola conforme ascendía la temperatura. De acuerdo a Salisbury y Ross (2000) el incremento de la temperatura puede hacer también que los estomas se cierren después de alcanzar un óptimo, por lo que cabría esperar una caída en la curvas de TRP, aunque para este caso, el intervalo de temperaturas manipuladas no provocó dicho efecto. Por tanto, se establece que para este estudio, la apertura estomática está en un intervalo de 15 a 30 °C, la cual es una respuesta indirecta al estrés hídrico o a un aumento en la tasa respiratoria (Barradas y Fanjul, 1985).

### 7.1.2 Radiación fotosintéticamente activa (RFA)

Los resultados de laboratorio indican que la respuesta máxima de  $ACO_2$  en función de la RFA se presentó entre los 100 y los 600  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para ambas especies; sin embargo, *I. wolcottiana* presentó una mayor asimilación, la cual osciló entre los 4 y 12  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Comparativamente, *C. eriostachys* respondió en intervalo entre -2 a 3  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

En función de la RFA a 600  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , se observó que ambas especies presentaron el valor más alto, llegando al punto de saturación lumínica, debido a que están adaptadas a maximizar la captura de radiación lumínica, aumentando la  $ACO_2$ , TRP y  $g_s$ . No obstante, a valores más altos de RFA (1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) la  $ACO_2$  disminuyó drásticamente en ambas especies lo que sugiere un mecanismo de fotoinhibición (Alves, 2002).

De acuerdo con Kramer y Boyer (1995) el patrón de comportamiento en relación al  $ACO_2$  en nuestro estudio, formó una curva de saturación hasta probablemente alcanzar la fotoinhibición tanto para *I. wolcottiana* como para *C. eriostachys*.

Así mismo, Catoni y Gratani (2014) sugieren que las señales provocadas por los cambios en la radiación se transmiten desde el desarrollo estomático de las hojas, el cual difiere entre las hojas jóvenes y maduras.

En este estudio tanto en *I. wolcottiana* como *C. eriostachys* sus valores de TRP y  $g_s$  disminuyeron significativamente a los 1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , lo que de alguna manera nos habla de una fotoinhibición ya que los valores se reducen un 30 y un 75% en ambas especies, respectivamente. Incluso cuando es alta la RFA el valor se torna negativo presentando en lugar de asimilación, respiración.

Es obvio que la inhibición en la  $ACO_2$  tanto para *I. wolcottiana* como *C. eriostachys* es posiblemente causada por un incremento progresivo de radiación que puede afectar a la planta, por un lado dañando el aparato fotosintético y por el otro disminuyendo su crecimiento (Sonal *et al.*, 2014). Por otro lado se ha reportado que las tasas de transpiración de las hojas no actúan de forma independiente en la planta. Se ha visto que una parte del follaje de la

planta puede estar sombreada, mientras que las tasas de transpiración de las hojas no sombreadas pueden llegar a aumentar (Allen y Ort, 2001). Esto sugiere que las tasas de transpiración en hojas agrupadas influyen en la producción cíclica de sistemas hormonales liberadas para llevar a cabo la transpiración y el desarrollo estomático, aunado con las posibles señales hidráulicas que reciba la planta (Marín *et al.*, 2014).

Para *C. eriostachys* la respuesta ante la  $g_s$  se presentó entre los 10 y 30  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , comparativamente con *I. wolcottiana* la cual presentó una respuesta entre los 90 y 120  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . De acuerdo con Raven y Beardall (2014), la  $g_s$  es directamente proporcional a la TRP, en ambas especies. Se ha reportado que los factores ambientales como la temperatura del suelo y del aire junto con la humedad del aire, pueden provocar cambios en la apertura estomática y por lo tanto en la TRP.

En un estudio realizado por Granados y Chávez (2002) se describe que a intensidades de RFA con valores entre 200 y 400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  se produce una apertura máxima de estomas y por otro lado a temperaturas extremas, el aire provoca el cierre estomático (Uliarte *et al.*, 2013).

Al ir aumentando poco a poco los niveles de la RFA en la hoja de 0 a 100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , tanto para *I. wolcottiana* como para *C. eriostachys* su respuesta posiblemente incida directamente sobre las células guarda, e incremente la presión (vapor de agua). Otra posibilidad que se puede presentar es que se dé un posible efecto sobre los estomas al abrirse más y los porcentajes de TRP se eleven conforme aumenta la RFA en la hoja (Galicía, *et al.*, 1999).

En caso contrario cuando la hoja se somete a la oscuridad o a bajas intensidades de radiación (menor a 100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), más del 80% de la radiación puede ser usada en la fotosíntesis durante el intercambio de  $\text{O}_2$  (Daryl *et al.*, 2014). Esta respuesta se debe a que partir de los 425  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  los estomas promueven respuestas más rápidas a este tipo de radiación, regulado por las células guarda, y decrece a partir de los 700  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Larcher, 2005).

Cuando la intensidad de la RFA rebasa los  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , la hoja de la planta está a su máxima capacidad y no permite más la absorción dándose posiblemente la fotoinhibición con un muy probable decremento en la asimilación de  $\text{CO}_2$  y un posible cierre estomático que tendrá como consecuencia la reducción en sus valores (Alves, 2002).

Con respecto a la EUA entre las dos especies, los valores de RFA tienden a disminuir después de los  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de RFA, por lo que se podría decirse que los valores más altos de respuestas fisiológicas para *I. wolcottiana* como para *C. eriostachys* está determinada alrededor de los  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de RFA.

Un estudio realizado con *Senna atomaria* un árbol de tipo caducifolio de la región de Chamela, sus tasas de  $\text{ACO}_2$  y  $g_s$  mostraron variación durante la estación seca ( $22 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y  $400 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y la estación lluviosa ( $1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y  $35 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), debido a la disponibilidad de agua durante una estación y otra y a los cambios en las variables físicas como la RFA, DPV y las temperaturas (Noguera *et al.*, 2002).

A la par y en el mismo estudio se evaluó la EUA con las mismas especies de este estudio, *C. eriostachys* e *I. wolcottiana*, se encontró poca variación entre ambas especies durante la estación seca y de lluvia. Los resultados fueron para *C. eriostachys* fue de  $2.7 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y para *I. wolcottiana*  $2.2 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en la estación seca; y para la estación lluviosa fueron  $4.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en *C. eriostachys* y para *I. wolcottiana* fueron  $3.2 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Noguera *et al.*, 2002). Al comparar dicho estudio con los resultados obtenidos en laboratorio, los valores de la EUA tanto para *C. eriostachys* como *I. wolcottiana* son menores debido a que la estacionalidad y las diferencias microclimáticas en su medio ambiente influye en la supervivencia y la fisiología de las especies.

### 7.1.3 Determinación de la morfología foliar

Con respecto a los caracteres morfológicos de la planta estos están íntimamente relacionados con las condiciones del ambiente, así como las variaciones morfoanatómicas principalmente de la hoja, donde el rango de variación de la anatomía foliar puede indicarnos como se encuentran las especies con respecto a su fisiología y al crecimiento de la planta (Rôcas *et al.*, 2001).

Por otra parte se ha documentado que la ubicación de los estomas se ha utilizado como un carácter de valor diagnóstico (Cañizares *et al.*, 2003). Algunos autores han encontrado que la distribución de los estomas entre especies puede variar (Olivera y Miglioranza, 2014). Mott y Michaelson (1986), describieron que las hojas de *Ambrosia cordifolia*, cuando crecen en altas condiciones de luminosidad, son anfiestomáticas, mientras que son hipostomáticas cuando se desarrollan bajo condiciones de baja luminosidad. Estos estudios nos muestran que los patrones de distribución de los estomas parecen estar influenciados por el ambiente. Con respecto al número de estomas por unidad de área foliar, éstos varían de una especie a otra, debido a las condiciones ambientales que influyen directamente en la cantidad de estomas por unidad de área foliar (Lawson y Blatt, 2014).

En este estudio, *C. eriostachys* e *I. wolcottiana* presentaron estomas sólo en el envés de la hoja. La clasificación para *C. eriostachys* es del tipo anomocítico sin células oclusivas anexas, e *I. wolcottiana* presenta estomas del tipo paracítico o rubiáceo con 2 células anexas, dispuestas paralelamente con respecto a las oclusivas (Esau, 2006).

Con los resultados obtenidos en laboratorio se observó que *C. eriostachys* al presentar mayores valores en DE (44.5 estomas/mm<sup>2</sup>) e IE (60.1%) en comparación con *I. wolcottiana* (18.9 estomas/mm<sup>2</sup>) y (37.0% respectivamente), su respuesta a los valores es mayor tanto en laboratorio como en campo con respecto a la  $g_s$ , TRP y  $ACO_2$  y puede ser un mecanismo que ayude a aumentar la EUA en *C. eriostachys* (Perés *et al.*, 2004).

Por otro lado *I. wolcottiana* al tener una menor cantidad de estomas por  $\text{mm}^2$ , la hoja incrementa la resistencia estomática en la planta y ésta limita el exceso de transpiración y por consiguiente repercute en la EUA que está íntimamente relacionada con el consumo y disponibilidad de agua más que cualquier otro factor ambiental (Cañizares *et al.*, 2003).

En un estudio de Perés *et al.*, 2004 se observó que las hojas de *Annona muricata* L., presentaron un mayor número de estomas en la superficie de las hojas tanto de DE e IE, debido a los niveles de radicación recibida, lo que influye en la cantidad y longitud de los estomas de la hoja.

De acuerdo con Medrano *et al.*, (2007) el tamaño de la hoja influye en la regulación de la temperatura, y por lo tanto, en su balance de agua. Mientras más pequeña sea la hoja, mayor es, proporcionalmente su pérdida de calor y vapor de agua.

## 7.2 Campo

### 7.2.1 Variables microambientales

En cada uno de los microambientes se presentaron variaciones a través del tiempo. En septiembre se presentó un incremento en el DPV,  $T_s$  y  $T_a$ , debido probablemente al aumento en la radiación.

En el área experimental cuando se efectuaron las mediciones de microclimáticas de las 11:00 a las 15:00 h (hora local), se observó que la radiación incide de forma más directa sobre la superficie del suelo y esto en gran parte repercute en el aumento de variables microclimáticas.

Esta variación en el microclima está íntimamente relacionado con la duración del día, la nubosidad y la topografía del terreno (Granados y Chávez, 2002), desde la pendiente del sitio experimental orientado hacia el sur. (Figura 13).

Otros estudios han reportado que en las zonas tropicales la  $R_n$  exhibe valores más altos en la época seca, enero mayo, en rangos de 1200 a 1800  $Wm^{-2}$  a cielo abierto y en días claros; en comparación con los meses húmedos, cuando estos valores —disminuyen (González *et al.*, 2013). Sin embargo, la radiación en ambientes naturales está controlada por la radiación incidente, el coeficiente de reflectancia o albedo, y estos a su vez, están condicionados fuertemente por las estaciones de lluvia, los cambios fenológicos, las temperaturas, y el DPV (Yam-Chin *et al.*, 2014).

Las condiciones microambientales al paso de los meses y de las estación (verano-otoño) difieren tanto en magnitud como en variación y promueven cambios morfológicos y fisiológicos en las especies (Yamori *et al.*, 2010). En ciertos casos, cuando las variaciones ambientales son severas éstas pueden alterar el crecimiento y el establecimiento de las plantas a través de procesos tales como la absorción de agua, fotosíntesis y respiración (Barradas, 2000).

Con respecto a los resultados fisiológicos de TRP,  $g_s$  y  $ACO_2$ , *C. eriotachys* en el mes de septiembre presentó los valores más altos, a excepción de la supervivencia (figura 14), pero en octubre las variables físicas

de Rn, DPV y las temperaturas son mayores (figura 13), en comparación con el mes de septiembre, lo que se ve reflejado en la tasa de crecimiento para ambas especies (figura 15).

Con respecto a la EUA, *C. eriotachys* en el mes de noviembre presenta los valores más altos a diferencia de *I. wolcottiana* (Figura 13) que pierde sus hojas, debido a la disminución en la disponibilidad de agua y lo que causó el cierre estomático y una disminución en los porcentajes de TRP y ACO<sub>2</sub>.

En un estudio realizado con especies arbóreas caducifolias de Yucatán se observó que estas especies están adaptadas para minimizar la pérdida de agua durante periodos de baja disponibilidad y la EUA también es alterada debido a los cambios fisiológicos, como se puede comparar con los resultados de *C. eriotachys* e *I. wolcottiana*. Estas especies son evasoras de agua, y pueden favorecer en un futuro la supervivencia, logrando con el tiempo establecerse (Flores *et al.*, 2012).

En una sucesión secundaria se requiere considerar especies de rápido crecimiento en altura y diámetro a la base del tallo que con el tiempo produzcan un alto número de árboles remanentes que puedan convertirse en "semilleros" y además se requiere de plantas con buena producción de hojarasca (Pineda-García *et al.*, 2012). A la par se requiere de especies capaces de mejorar las condiciones del suelo como las asociadas con organismos fijadores de nitrógeno y que presenten valores altos de supervivencia y tolerancia a la sequía; por lo que *I. wolcottiana* y *C. eriotachys*, son especies factibles a ser elegidas en procesos de restauración en zonas degradadas y en particular en San Mateo, Jalisco.

En un estudio realizado por Vilagrosa *et al.*, (2005) en un sistema de restauración forestal, sugieren que las especies a utilizar estén adaptadas a las condiciones específicas del terreno, aunque no garantiza que el sitio en concreto a restaurar tenga un hábitat adecuado para las especies, especialmente en terrenos degradados y donde las condiciones microambientales son cambiantes, de esta forma se minimizarían los riesgos de inadaptación (Vilagrosa *et al.*, 2005).



### 7.2.2 Supervivencia

Los porcentajes más altos de supervivencia por especie y por mes los presentó *I. wolcottiana*. Ambas especies para sobrevivir dependen directamente de las lluvias. Ante esto, promueven respuestas rápidas (obsérvese que los valores de septiembre presentan los mayores porcentajes de supervivencia). Al pasar el tiempo se registró una disminución en estos valores debido a que el principal recurso del que dependen directamente las plantas es el agua.

En cuestiones de establecimiento y restauración, se observó que en el primer año del trasplante, los porcentajes de supervivencia —fueron de un 50%, debido al impacto producido por el cambio del invernadero al campo, ya que el trasplante implica cambios de microclima (radiación y temperaturas moderadamente altas). Además las especies pueden enfrentar depredación por parte de la fauna existente y ser afectados por flora invasora (pastos), que llegan a competir por espacio, nutrimentos y agua, lo que repercute seriamente en la supervivencia de las plantas (De Groot, 2006).

Comparado con otros estudios bajo condiciones similares, se observa que la supervivencia de las especies está determinada por la intervención de diversos factores: bióticos, abióticos y por factores ambientales, que en conjunto permiten la recuperación y regeneración del sitio a restaurar (Khan *et al.*, 2004).

Conforme pasa el tiempo, se espera que ambas especies se adapten gradualmente al nuevo sitio y con el tiempo las siguientes generaciones logren aumentar su número (sucesión) ante los cambios ambientales dentro del ecosistema: tanto estructural como funcionalmente (Ceballos *et al.*, 2010).

Los resultados de supervivencia señalan que *I. wolcottiana* presentó los valores más altos, debido a el desarrollo y la capacidad que tiene para crecer más rápido, esto está determinado por la genética de la especie, a diferencia de *C. eriostachys* cuya tasa de crecimiento es más lenta, y puede estar asociada a limitaciones ecológicas del ambiente donde se desarrolla (Noguera *et al.*, 2002).

Al ir disminuyendo la disponibilidad de agua en el suelo en el transcurso de los meses en el potrero, tanto *I. wolcottiana* como *C. eriostachys* asignan los recursos disponibles a órganos diversos como raíz, tallo y hojas, de modo que el crecimiento vegetativo se ajusta. En un estudio realizado en el 2006 sobre el efecto de borde en un potrero cercano a la Estación de Biología Chamela con dos especies nativas (Nava-Cruz *et al.*, 2006), se presentó que los cambios que repercuten en las especies reintroducidas a un potrero pueden ocasionar la reducción de las especies y la alteración de los procesos ecosistémicos, además de causar una mayor mortalidad de la flora y fauna cerca del borde, debido a los cambios en muchas de las variables físicas: el déficit de presión de vapor, la temperatura y el contenido de agua en el suelo se modifican más allá de 40 m a partir del borde hacia el interior del bosque, lo que afecta también la fisiología de las plantas (Nava-Cruz *et al.*, 2006).

### 7.2.3 Variables de crecimiento

Las diferencias entre especies se deben probablemente a que cada una responde de forma distinta al ambiente, y están predeterminadas por las condiciones del ambiente y la genética de las especies (Challenger y Soberón 2008).

Se ha reportado que el microclima en condiciones de campo puede favorecer a una especie más que a otra, como es el caso de *I. wolcottiana*, donde sus respuestas fisiológicas fueron mayores en los meses de octubre y noviembre, en comparación con *C. eriostachys* con respuestas más lentas, y más bajas con valores menores en altura y diámetro.

Con respecto a otros estudios (Challenger y Soberón, 2008; Ceballos *et al.*, 2010; Ceccon, 2013), y con base en datos recabados por el World Agroforestry Center (ICRAF), se ha reportado que familias como *Anacardiaceae*, *Caesalpiniaceae*, *Convolvulaceae* y *Mimosaceae* entre otras, son idóneas con fines de reforestación y agroforestería, debido a que son las más adecuadas para cada clima y condición ambiental en particular en la zona del potrero en San Mateo donde se realizó el estudio (Koleff *et al.*, 2012).

Por consiguiente, los resultados que presentaron ambas especies demostraron ser las óptimas para la reforestación con vías a la restauración, debido a que el principal factor limitante que enfrentan es— la regeneración secundaria ante el déficit hídrico y la competencia por espacio y nutrientes con otras especies. Se requiere que estas especies presenten tasas de crecimiento rápido con un mayor índice de biomasa y que alcancen valores máximos de cobertura, altura y diámetro, como es el caso de *I. wolcottiana*, con una óptima producción de materia orgánica —hojarasca—, con el fin de generar suelo fértil y un mayor aporte de nutrientes sin alterar cambios en el medio. Esto permite que las especies resistan condiciones limitantes, como: la baja fertilidad, sequía, suelos compactados, pH alto o bajo, salinidad, entre otros (Manzoni *et al.*, 2013 a).

Se ha reportado que *C. eriostachys* en las etapas de crecimiento, desempeña un papel muy importante en los sistemas agrosilvopastoriles tropicales por su capacidad de fijación de nitrógeno— atmosférico y del suelo (Barajas y Barradas, 2011) — Esto se debe a la morfología de raíces extendidas, lo que permite también captar un mayor volumen de agua (almacenaje por nódulos bacterianos), en la época húmeda (Manzoni *et al.*, 2013 **b**). Esto se ve reflejado en los valores de cobertura, en comparación en *I. wolcottiana* que deja caer sus hojas al disminuir probablemente la cantidad de agua en el suelo y a la baja precipitación que se presentó en el año (figura 2), lo que repercutió en su respuestas fisiológicas de  $g_s$ , TRP y  $ACO_2$ , disminuyen a la par, así como la EUA se vio afectado en sus valores, a diferencia de *C. eriostachys* que mantuvo las hojas, y su respuestas fisiológicas son mayores con respecto a *I. wolcottiana* (Figura 16).

Flores *et al.*, (2012) ha reportado que las especies que son tolerantes al estrés hídrico suelen mostrar elevadas EUA (Miyazawa *et al.*, 2013) como se observa en *C. eriostachys*, a diferencia de las especies que son evasoras como *I. wolcottiana* que presentó una EUA más baja y una reducción en los valores de  $g_s$  así como  $ACO_2$ .

#### 7.2.4 Variables fisiológicas

Las respuestas fisiológicas en campo estuvieron determinadas por las condiciones ambientales (luz, temperatura, concentración de CO<sub>2</sub>, humedad del aire, y disponibilidad de agua en el suelo), aunado al estado fisiológico de la planta (estatus hídrico), como se ha reportado por otros autores (e.g Raven y Beardall, 2014). Estos factores— en conjunto y a través del tiempo, indujeron— diferencias significativas en la TRP, g<sub>s</sub> y ACO<sub>2</sub> y la EUA.

Estas diferencias se deben a cambios en el régimen de lluvias (húmedo a seco). En septiembre se registraron —los porcentajes más altos de TRP, g<sub>s</sub>, y ACO<sub>2</sub> en ambas especies, relacionado con una mayor precipitación, lo que implica una mayor infiltración de agua a través del suelo, promoviendo la absorción de agua por la planta (Balvanera, 2012).

Cuando el aporte de agua cubre la demanda hídrica de la planta, esto se refleja en la apertura estomática —y como consecuencia en un aumento de la g<sub>s</sub> y TRP— donde los estomas permanecen más tiempo abiertos, lo que permite un incremento— en la asimilación de CO<sub>2</sub> (Luttge *et al.*, 2011).

Posteriormente, a medida que avanza la transición entre la época húmeda y seca (octubre-noviembre); el agua del suelo se va restringiendo, y la planta para evitar el estrés hídrico, promueve el cierre parcial de los estomas, con un decremento en g<sub>s</sub> y TRP, disminuyendo al mismo tiempo, la concentración interna de CO<sub>2</sub> en las hojas y en consecuencia una baja en la ACO<sub>2</sub> (Bausch *et al.*, 2011).

En un estudio hecho con poblaciones de *Cedrela odorata* establecidas en sistemas agroforestales se reportaron valores de EUA entre 7.13 y 10 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>/mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, obtenidos en horarios en los que la RFA se mantuvo con valores debajo de los 400 μmolm<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> y la temperatura alrededor de los 30 °C, promoviéndose una baja transpiración con una considerable ACO<sub>2</sub> (Ruiz, *et al.*, 2013)

*Caesalpinia eriostachys* a diferencia de *I. wolcottiana*, mantuvo al retardar la caída de sus hojas (senescencia), debido a que sus procesos

metabólicos posiblemente son más lentos (especie de mediano crecimiento); en contraparte en *I. wolcottiana* (rápido crecimiento) su metabolismo es más continuo, dejó caer las hojas en noviembre (Bausch *et al.*, 2011).

En otro estudio realizado en 2003 —en la misma zona de estudio y en el mismo intervalo de tiempo— se observó que las especies pueden experimentar un decremento en los potenciales hídricos, lo que promueve una baja en sus conductividades estomáticas, favoreciéndose un aumento en los valores de la EUA (Prado, 2003). La eficiencia en el uso del agua en *C. eriostachys* presentó los valores más altos en su fisiología al regular la pérdida de agua bajo condiciones climáticas extremas.

## VIII. CONCLUSIONES

- ✚ Las respuestas fisiológicas de transpiración TRP, conductancia estomática ( $g_s$ ) y asimilación de  $CO_2$  ( $ACO_2$ ), mostraron diferencias tanto en laboratorio como en campo.
- ✚ A una temperatura de 30 °C tanto *C. eriostachys* como *I. wolcottiana* presentaron los valores más altos de TRP,  $g_s$  y  $ACO_2$  en condiciones de laboratorio a diferencia de la EUA
- ✚ En las variables fisiológicas de TRP,  $g_s$   $ACO_2$  y EUA, *C. eriostachys* como *I. wolcottiana* a una RFA de  $600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  en condiciones de laboratorio presentaron los valores más altos, siendo *Ipomea wolcottiana* la que mejor respuesta presenta con un valor de  $12 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  y  $0.5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$
- ✚ En la morfología foliar *Caesalpinia eriostachys* al presentar mayores valores de densidad estomática (DE), índice estomático (IE) y longitud del estoma, puede contribuir a mejorar el balance de agua y a optimizar la EUA en condiciones de campo.
- ✚ En los resultados fisiológicos de TRP,  $g_s$  y  $ACO_2$  en condiciones de campo, *C. eriostachys* en el mes de septiembre presentó los valores más altos a excepción de la supervivencia
- ✚ Las variables de crecimiento: altura, diámetro y cobertura se vieron afectadas por la baja precipitación y el estrés hídrico, lo cual se vio reflejado en los valores de supervivencia tanto en *I. wolcottiana* como en *C. eriostachys*
- ✚ *Caesalpinia eriostachys* en condiciones de campo presentó los valores más altos de EUA, a diferencia de *I. wolcottiana* que dejó caer las hojas (evasora de sequía) disminuyendo los valores de TRP,  $g_s$ , y  $ACO_2$ .

## Recomendaciones

En la primera etapa de restauración se recomienda introducir a *Ipomea wolcottiana* debido a que su tasa de supervivencia y crecimiento presentó los valores más altos, además es una especie pionera con amplia distribución en sitios estacionales secos.

Para la segunda etapa, se recomienda introducir a *Caesalpinia eriostachys* que es una especie de mediano crecimiento y responde más eficazmente a los cambios de temperatura, DVP y Rn; al retardar la caída de las hojas en los meses de sequía y por consiguiente la EUA es más óptima.

Tanto *Caesalpinia eriostachys* como *Ipomea wolcottiana* pueden favorecer la recolonización en poteros permitiendo la formación de microambientes adecuados física y químicamente para el establecimiento de nuevas especies en mira a una sucesión secundaria.



## IX. REFERENCIAS

- Aguilera, C. y R. Martínez.** 1996. *Relaciones Agua, Suelo, Planta, Atmósfera.* Universidad de Chapingo, Estado de México. 256 pp.
- Allen D. J. D. R. Ort.** 2001 *Impacts of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants.* Trends in Plant Science 6: 36-42
- Alves C.A.** 2002. *The phenomenon of photoinhibition of photosynthesis and its importance in reforestation.* The Botanical Review 68(2): 1993-208.
- Ávila-García P., L. Sánchez E.** 2012. *The environmentalism of the rich and the privatization of nature: High-end tourism on the mexican coast.* Lat. Am. Perspect. 39: 51-67
- Azócar, A; F. Rada y C. García-Nuñez.** 2000. *Aspectos ecofisiológicos para la conservación de ecosistemas tropicales contrastantes.* Boletín Sociedad Botánica de México. 65: 89-94.
- Balvanera, P.** 2012. *Los servicios ecosistémicos que ofrecen los bosques tropicales.* Ecosistemas. 21(1-2):136-147
- Barajas Guzmán M. G., y V.L. Barradas.** 2011. *Microclimate and sapling under organic and polyethylene mulch in a tropical dry deciduous forest.* Bol. Soc. Méx. 88: 27-34 pp.
- Barradas, V.L.** 2000. *Modificación del microclima con énfasis en la conservación y la restauración ecológica.* Biol. Soc. Bot. Méx. 65: 83-88.
- Barradas, V.L. y L Fanjul.** 1985. *Equilibrio y evapotranspiración en una selva baja caducifolia de la costa de Jalisco, México.* Biotica: 10 (2). 199-210.
- Bausch, W.C., Trout, T., Buchleiter, G.** 2011. *Evapotranspiration adjustments for deficit-irrigated corn using canopy temperature: a concept.* Irrig. Drain 60, 682–693.
- Bravo-Peña L.C; Matsumoto O.S.D; Castellanos-Villegas A.E y Espejel-Carbajal I.** 2010. *Políticas rurales y pérdida de cobertura vegetal. Elementos para reformular instrumentos de fomento agropecuario relacionados con la apertura de praderas ganaderas en el noroeste de México.* Región y Sociedad, 22, pp. 3–35

- Bradshaw, A.D.** 1987. *Restoration: an acid test for ecology*. En Jordan WR, Gilpin ME, Aber JE. *Restoration ecology. A synthetic approach to ecological research*. Cambridge University Press. Cambridge, England. Pp 23-29.
- Bullock, S.H.** 1986. *Climate of Chamela and trends in South Coast región of México*. Arch. Met. Geoph. Biocl. 36: 267-316.
- Calama R., J. Puértolas, G. Madrigal, M. Pardos.** 2013. *Modeling the environmental response of leaf net photosynthesis in Pinus pinea L. natural regeneration*. Ecological Modelling. Volume 251, 24 February, Pages 9-21
- Cañizares A., Sanabria M. E., Rodríguez Dorian A., y Pedroza Y.** 2003. *Características de los estomas, índice y densidad estomática de las hojas de lima Tahití (Citrus latifolia Tanaka) injertada sobre ocho patrones cítricos*. Agrícola 3 (1): 59-64
- Castellanos, J., V.J. Jaramillo, R.L. Sanford Jr. Y J.B. Kauffman.** 2001. *Flash-and-burn effects on fine root biomass and productivity in tropical dry forest ecosystem in Mexico*. Forest Ecology and Management 148:41-50
- Castillo A., Godínez C, Schroeder N, Galicia C, Pujadas-Botey A, Martínez Hernández L.** 2009. *El bosque tropical seco en riesgo: conflictos entre uso agropecuario, desarrollo turístico y provisión de servicios ecosistémicos en la costa de Jalisco, México*. Interciencia 34: 844-850
- Ceballos G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J.B. Creel y R. Dirzo.** 2010. *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*. Conabio, Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas y Eco Ciencia S.C.
- Catoni R., L. Gratani.** 2014. *Variations in leaf respiration and photosynthesis ratio in response to air temperature and water availability among Mediterranean evergreen species*. Journal of Arid Environments. Volume 102, March Pages 82-88
- Ceccon E.** 2013. *Restauración en bosques tropicales: fundamentos ecológicos, prácticos y sociales*. Ediciones D.D.S y Centro Regional de Investigaciones

Multidisciplinarias UNAM, México y Ediciones Díaz Santos Madrid España.  
289 pp.

**Ceccon, E.** 2010. *Los bosques tropicales estacionalmente secos: ¿una prueba ácida para la restauración? Memorias en extenso del I Congreso Colombiano de Restauración Ecológica y II Simposio Nacional de Experiencias en Restauración.* La Restauración Ecológica en la Práctica. 27 al 31 de julio de 2009. Universidad Nacional de Colombia.

**Challenger A; y J. Soberón.** 2008. *Los ecosistemas terrestres Capital natural de México.* Vol. I: Conocimiento actual de la Biversidad. Conabio, México, pp. 87–108

**Daryl R. Chastain, J. L. Snider, G. D. Collins, C. D. Perry, J. Whitaker, S. A. Byrd.** 2014. *Water deficit in field-grown Gossypium hirsutum primarily limits net photosynthesis by decreasing stomatal conductance, increasing photorespiration, and increasing the ratio of dark respiration to gross photosynthesis.* Journal of Plant Physiology, Volume 171, Issue 17, 1 November, Pages 1576-1585

**De Groot R.** 2006. *Function-analysis and valuation as a tool to assess land use conflicts in planning for sustainable, multi-functional landscapes Landscape and Urban Planning (75): 175- 186.*

<http://www.uvm.edu/giee/research/publications/De%20Groot%20LUP-2006.pdf>

**De Ita- Martínez, C. y V. Barradas.** 1986. *El clima y los patrones de producción agrícola en una selva baja caducifolia de la costa de Jalisco, México.* Biótica 11: 237-245.

**Esau, K.** 2006. *Anatomía Vegetal.* Editorial Omega, Barcelona España 614. pp

**Finegan, B.** 1993. *Procesos dinámicos en bosques naturales tropicales.* Curso de bases ecológicas para la producción sostenible. CATIE, Turiba Costa Rica 25p

**Flores W., L. Estrada-Medina, H.; Jiménez-Osornio, J. J. M.; Pinzón-López, L.** 2012. *Efecto del estrés hídrico sobre el crecimiento y eficiencia del uso del agua en plántulas de tres especies arbóreas caducifolias.* Terra Latinoamericana, vol. 30, núm. 4. Pp. 343-353.

**Fricke M; and C. Wilmer.** 1996. *Stomata.* Springer; Edición: 2nd ed. 392 Pp.

- Galicia L., J. López- Blanco, A.E. Zarco–Arista, V. Filips, F. García- Oliva.** 1999. *The relationship between solar radiation interception and soil water content in a tropical deciduous forest in Mexico.* Catena. Volume 36. Issues 1-2, June. Pp153-164.
- García- Oliva, F. y J.M. Maass.** 1998. *Efecto de la transformación de selva a pradera sobre la dinámica de los nutrientes en un ecosistema tropical estacional en México.* Boletín de la Sociedad Botánica de México. 62:39-40
- González- Salvatierra C., J.L. Andrade, R. Orellana, L.M. Peña-Rodríguez, y C. Reyes-García.** 2013. *Microambiente lumínico y morfología y fisiología foliar de Bromelia karatas (Bromeliaceae) en una selva baja caducifolia de Yucatán, México.* Bot. Soc. vol.91 no.1 México. versión On-line
- Granados L; y Chávez C.** 2002. *Parámetros ambientales que afectan la temperatura del suelo en Tarrialba, Costa Rica y sus consecuencias para la producción de cultivos.* Agronomía Costarricense: 26(1): 63-72.
- Guyot, G., Scoffoni C. Sack, L.** 2013. *Combined impacts of irradiance and dehydration on leaf hydraulic conductance: Insights into vulnerability and stomatal control.* Plant, Cell and Environment. Volume 51, January. Pages 292-304.
- Hetherington A.M., and Fl. Woodward.** 2003. *The role of stomata in sensing and driving environmental change.* Nature 21: 901-908.
- Javis, P.G. and Leverenz, J.W.** 1983. *Productivity temperate, deciduous and evergreen forest.* In Enciclopedia of Plant Physiology. Springer, Berlin. 12: 233-280.
- Jones, H. G.** 2014. *Plants and Microclimate.* Third edition. Cambridge University Press, U.K. 424 pp.
- Khan M.L., Putul Bhuyan y Tripathi R.S.** 2004. *Survival and growth in seedlings of Rudraksh (Elaeocarpus ganitrus) under varied canopy conditions after transplant.* Tropical Ecology 45(2):233-239

- Koleff, P., Urquiza-Haas, T. Contreras, B.** 2012. *Prioridades de conservación de los bosques tropicales en México: reflexiones sobre su estado de conservación y manejo*. Ecosistemas 21(1-2):6-20
- Kramer, P. J. & Boyer, J. S.** 1995. *Water relations of plants and soils*. Academic Press. San Diego. 495 p.
- Lambers Hans, F. Stuart Chapin III y T. L. Pons.** 2008. *Plant Physiological Ecology*. Springer Second Edition. 620 pp.
- Larcher, W.** 2005. *Physiological Plant Ecology*. Pringer-Verlag. S.P.New York. 540pp.
- Lawson, T., Blatt, M.R.** 2014. *Stomatal size, speed and responsive impact on photosynthesis and water use efficiency*. Plants Physiology. 164 (4) pp 1556-1570
- Lloyd F. E.** 2012. *Physiology of stomata*. Hardpress Publishing. 186 Pp
- Lott, E. J.** 2002. *Lista anotada de plantas vasculares de Chamela-Cuixmala*. Pp 99-136. En Historia Natural de Chamela Felipe A. Noguera, J.H. Vega Rivera, A. García Alderete, y Quesada Avendaño M.Q. (eds.) *Instituto de Biología UNAM*, México.
- Lott, E. J., y T.H. Atkinson** 2006. *Mexican and Central American seasonally dry tropical forest. Chamela- Cuixmala, Jalisco, as a focal point for comparison*. Pp 315-342. En *Neotropical savannas and seasonally dry forest; plant diversity, biogeography, and conservation*. R.T. Pennington, G.P. Lewis y J.A. Ratter (eds.) CCR Press, Boca de Raton Florida. Pp 83-97. En *Historia Natural de Chamela*. F. A. Noguera, J.H. Vega Rivera, A. García Alderete, y Quesada Avendaño M.Q. (eds.) Instituto de Biología UNAM, México.
- Luttge U., E. Beck y D. Bartels,** 2011. *Plant desiccation tolerance*. Ed. Springer Berlín Germany 386 pp.
- Marín D., M. Martín, P. H. Serrot, B. Sabater.** 2014. *Thermodynamic balance of photosynthesis and transpiration at increasing CO2 concentrations and rapid light fluctuations*. BioSystems, volume116, february .Pp 21–26.

- Márquez-Guzmán J., M. Collazo-Ortega, M. Martínez-Gordillo, A. Orozco-Segovia y S. Vázquez-Santana.** 2013. *Biología de Angiospermas*. Editorial: Facultad de Ciencias de la UNAM, 602 pp.
- Manzoni S. G; V. Porporato y Katul G.** 2013. *Biological constraints on water transport in the soil-plant-atmosphere system*. Volume 51, January, Pages 292-304. (a)
- Manzoni S. G; V. Porporato y G. Katul, S. Palmroth, R. B. Jackson and A. Porporato.** 2013. *Hydraulic limits on maximum plant transpiration and the emergence of the safety–efficiency trade-off*. *New Phytologist*. Vol.198, Issue 1, page 169-178 April. (b)
- Maass, J.M., Balvanera, P., Castillo, A., Daily, G.C., Mooney, H.A., Ehrlich, P., Quesada, M., Miranda, A. Jaramillo, V.J. Garcia-Oliva, F., Martinez-Yrizar, A., Cotler, H., Lopez-Blanco, J., Perez-Jimenez, A., Burquez, A., Tinoco, C., Ceballos, G., Barraza, L., Ayala, R. and Sarukhan, J.** 2005. *Ecosystem services of tropical dry forests: Insights from long-term ecological and social research on the Pacific Coast of Mexico*. *Ecology and Society*, 10(1)
- Medina, E.** 1995. **Diversity of life-form of higher plants in Neotropical dry forest.** En **S.H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina.** *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 221- 242.
- Medrano, G. H., Bota, J. y Cifre J. Flexas, C.** 2007 “*Eficiencia en el uso del agua por las plantas*”. *Investigaciones Geográficas*. N. 43: 63-84.
- Miyazawa Y., N. Kobayashi, R.G. Mudd, M. Tateishi, T. Lim, N. Mizoue, T. W. Giambelluca, T. Kumagai** 2013. *Leaf and Soil-plant Hydraulic Processes in the Transpiration of Tropical Forest*. *Procedia Enviromental Sience*. Volume 19. Pp 77- 85
- Mott, K. y O. Michaelson.** 1986. *Amphistomy as an adaptation to high light intensity in *Ambrosia cordifolia* (Compositae)*. *Amer. J. Bot.* 78: 76-79.
- Muyi C y W.K. Smith.** 1991. *Photosynthesis, water relations and mortality in *Abies lasiocarpa* seedlings during natural establishment*. *Tree Physiology* 8, 37-46

- Nava- Cruz Y., M. Maass- Moreno, O. Briones- Villareal e I. Méndez –Ramírez.** 2007. *Evaluación del efecto de borde sobre dos especies del bosque tropical caducifolio de Jalisco, México.* Agrocienca. 41: 11-120.
- Niinemets Ü., y T. Keenan.** 2014. *Photosynthetic responses to stress in Mediterranean evergreens: Mechanisms and models.* Environmental and Experimental Botany, Volume 103, July, Pages 24-41
- Noguera F. A., Vega Rivera J., García Alderete A., y Quesada Avendaño M.** 2002. *Historia Natural de Chamela.* Instituto de Biología UNAM. Pp 473-490.
- Oliveira E. C. y É. Miglioranza** 2014. *Densidad y distribución estomática en mandioca *Manihot esculenta* Crantz cultivar IAC 576-70.* Scientia Agropecuaria vol.5 no.3. Universidade Estadual de Londrina UEL. Londrina-PR.
- Orcutt D.M., and Nielsen Erik T.** 2000. *The Physiology of Plants Under Stress: Soil and Biotic Factors.* John Wiley & Sons, Inc., New York. 696 pp.
- Pennington, T y J. Sarukhán** 2005. *Arboles tropicales de México.* 3era edición. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica; México.
- Perés-Martínez J., M. Arizaleta, M. E. Sanabría y L., Brito.** 2004. *Características de los estomas, densidad e índice estomático y su función a la injertación en *Annona muricata* L. y *A. Montana*.* Bioagro. 16 (3): 20132-2018.
- Pineda-García, F., H. Paz y F.C. Meinzer.** 2012. *Drought resistance in early and late secondary and successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood wáter storage and leaf shedding.* Plant Cell Enviroment: Vol-10. 1111/1365-3040.
- Prado Calvillo G.** 2003. *Análisis de la capacidad fotosintética y uso del agua de tres especies arbóreas nativas en un bosque tropical caducifolio con fines de restauración ecológica.* Tesis de Licenciatura Facultad de Ciencias UNAM.
- Raven, J.A., y Beardall J.** 2014. *CO<sub>2</sub> concentrating mechanisms and environmental change.* Aquatic Botany, Volume 118, August, Pages 24-37

- Rôças, G., F.R. Scarano and C.F. Barros.** 2001. *Leaf anatomical variation in Alchornea triplinervia (Spreng.) Mull. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimen.* *Bot. J. Linn. Soc.* 136:231-238.
- Rodés García, Rosa y Collazo Ortega Margarita.** 2006. *Manual de prácticas de fotosíntesis.* Primera edición. Facultad de Ciencias UNAM.
- Ruiz, T., Barradas, V., Melo, V. y A. Ruiz.** 2013. *Water Use and Growth in Three Populations of Red Cedar (Cedrela odorata L.) and Associated Crops in Mexico.* *Journal of Life Sciences*, 7 (12) 12. 1297-1304.
- Rzedowski, J.,** 2006. *Vegetación de México.* 1<sup>ra</sup>. Edición digital., Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad de México. [http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx\\_Co nt.pdf](http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Co nt.pdf)
- Salisbury, F. B. y C. W. Ross.** 2000. *Fisiología de las plantas. Desarrollo de las plantas y fisiología ambiental.* Editorial Paraninfo. Barcelona, España, 415 pp.
- Sanabria, M.E.** 2003. *Efecto de la irradiancia sobre la morfología, la anatomía, el crecimiento y el desarrollo de las estructuras vegetativas de Heliconia lastispatha Bentham cv. Red. Yellw-Gro (Heliconiaceae).* Universidad Centro Occidental "Lisandro Alvarado". TARABANA. Estado de Lara. 72 p.
- Sarukhán, J., P. Koleff, J. Carabias, J. Soberón, R. Dirzo, J. Llorente-Bousquets, G. Halffter, R. González, I. March, A. Mohar, S. Anta, J. de la Masa;** 2009. *Capital Natural de México. Síntesis: conocimiento actual, evaluación y perspectivas de sustentabilidad.* Conabio, México, D. F. p. 100
- Silva, P., Acevedo, E. y Silva, H.** 2000. *Manual de Estudios y Ejercicios Relacionados con el Agua en el Suelo, la Planta y la Atmósfera.* Facultad de Ciencias Agronómicas, Universidad de Chile. Santiago, Chile. 56 pp.
- Sonal M., D. Agrawal, A. Jajoo.** 2014. *Photosynthesis: Response to high temperature stress.* *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, Volume 137, August, Pages 116-126
- Taghvaeiana S., L. C., Kendall C. De Jonge, Thomas J. Trout.** 2014. *Conventional and simplified canopy temperature indices predict water stress in sunflower.* *Agricultural Water Management* 144 69–80pp.



- Taiz L., y E. Zeiger.** 2010. *Plant Physiology*. Fifth Edition. Sinauer. 650 pp.
- Tezara W., Ilsa Coronel, Eleinis Ávila, Jenny de Almeida, Alejandro Ángel, Rosa Urich y Ana Herrera.** 2012. *Control de la fotosíntesis durante el déficit hídrico en especies tropicales*. Memorias del Instituto de Biología Experimental vol. 6:161-164.
- Tezara W., y MD Fernández.**1998. *Seasonal changes in photosynthesis and stomatal conductance of five plant species from semiarid ecosystem*. *Photosynthetica*, 35 (3) pp. 399- 410.
- Toral M., A. Manríquez, R. Navarro-Cedillo, D., Tersí, P. Naulin.** 2010. *Características de los estomas, densidad e índice estomático en secuoya (Sequoia sempervirens) y su variación en índices de plantaciones de Chile*. *Bosque*. 31 (2): 157-164.
- Trejo-Vázquez, I.** 1996. *Características del medio físico de la selva baja caducifolia de México*. Investigaciones geográficas. Boletín del Instituto de Geografía. Número especial 4: 95-110.
- Trejo-Vázquez, I.** 1999. *El clima de la selva caducifolia en México*. Investigaciones geográficas. Boletín del Instituto de Geografía 39: 40-52
- Trejo-Vázquez, I. y R. Dirzo** 2000. *Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico*. *Biological Conservation* 94: 133-142.
- Uliarte M. E., Hans R. Schultz, Ch. Frings, Mélanie Pfister, Carlos A. Parera, Raúl F. del Monte.** 2013. *Seasonal dynamics of CO<sub>2</sub> balance and water consumption of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub>-type cover crops compared to bare soil in a suitability study for their use in vineyards in Germany and Argentina*. *Agricultural and Forest Meteorology*. Volume 181, 15 November. Pages 1-16
- Vilagrosa A., Corina, E., Rubio, R., Trubat, E., Chirino, E; Gil-Peigrín y V. R. Vallejo.** 2005. *El papel de la ecofisiología en la restauración forestal de ecosistemas mediterráneos*. *Invest. Agar. Recur. For.* 14(3), 446-461.

- Wang Y., K. Noguchi y I. Terashima.** 2011. *Photosynthesis-Dependent and -Independent Responses of Stomata to Blue, Red and Green Monochromatic Light: Differences Between the Normally Oriented and Inverted Leaves of Sunflower.* *Plant and Cell Physiology.* 52 (3): 479-489
- Weyers J.D.B., Johanson L.G.** 1985. *Accurate estimation of stomatal aperture from silicone rubber impressions.* *New Phytol.* 101:0-7.
- Willmer, C. y Fricker M.** 1996. *Stomata*, second edition. Chapman and Hall, USA.
- Yamori W., K. Noguchi, K. Hikosoka, I. Terashima.** 2010. Phenotypic plasticity in photosynthetic temperature acclimation among crop species with different cold tolerances. *Plant Physiology* 152. 388-399
- Yam-Chin C., P. Montañez-Escalante, R. Ruenes-Morales.** 2014. *Crecimiento de plantas jóvenes de Cordia dodecandra (Boraginaceae) en tres etapas sucesionales de vegetación en Calotmul, Yucatán.* *Revista Mexicana de Biodiversidad*, Volume 85, Issue 2, Junio, Pp. 589-597