



**INSTITUTO POTOSINO DE INVESTIGACIÓN
CIENTÍFICA Y TECNOLÓGICA, A.C.**

POSGRADO EN CIENCIAS APLICADAS

Relaciones hídricas en dos especies forestales simpátricas de un bosque semiárido: potencial hídrico, transpiración, conductancia estomática y eficiencia del uso del agua como indicadores del estado hídrico.

Tesis que presenta

Ulises Rodríguez Robles

Para obtener el grado de

Maestro en Ciencias Aplicadas

en la opción de

Ciencias Ambientales

Director de la Tesis:

Dr. J. Tulio Arredondo Moreno

San Luis Potosí, S.L.P., Noviembre de 2011



Constancia de aprobación de la tesis

La tesis “**Relaciones hídricas en dos especies forestales simpátricas de un bosque semiárido: potencial hídrico, transpiración, conductancia estomática y eficiencia del uso del agua como indicadores del estado hídrico.**” presentada para obtener el Grado de de Maestro en Ciencias Aplicadas en la opción de Ciencias Ambientales fue elaborada por **Ulises Rodríguez Robles** y aprobada el **18 de 10 de 2011** por los suscritos, designados por el Colegio de Profesores de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

Dr. Jose Tulio Arredondo Moreno
(Director)

Dra. Elisabeth Huber-Sannwald
(Asesor)

Dr. Rodrigo Vargas Ramos
(Asesor)



Créditos Institucionales

Esta tesis fue elaborada en el Laboratorio de Ecología y Cambio Global de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., bajo la dirección del Dr. Jose Tulio Arredondo Moreno.

Durante la realización del trabajo el autor recibió una beca académica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (No. de registro **232502**) y del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A. C.

La investigación de esta tesis fue financiada como parte del proyecto SEMARNAT (No. Ref. **108000**) y SEP-CONACyT (No. Ref. **102855**).

*A mis padres: Jesús y Maricela
hermanos: Jonhny, Iván y Alexis
y
a mi prometida: Mary Carmen
gracias por brindarme su apoyo en todo momento*

Agradecimientos

La vida la comparo a una escalera muy larga en la que cada día que pasa intento subir un escalón, cada cierto número de peldaños tomo aliento y siento una gran satisfacción después de haber conseguido superar un peldaño más. En este momento la culminación de un trabajo de dos años en un documento que pretende ser fiel reflejo del mismo es uno de esos momentos de alegría y de reflexión. Es también el momento de mirar hacia delante y cuando, a partir de los fallos que he cometido se intenta mejorar pero, sobre todo, es el momento de agradecer toda la ayuda que he recibido para realizar este pequeño gran ascenso.

Son muchas las personas especiales a las que me gustaría agradecer su amor, amistad, apoyo, ánimo y compañía en las diferentes etapas de mi vida. Algunas están aquí conmigo y otras en mis recuerdos y en el corazón. Sin importar dónde estén o si alguna vez llegan a leer estos agradecimientos, quiero darles las gracias por formar parte de mí, por todo lo que me han brindado y por todas sus bendiciones.

En primer lugar, este paso que doy no hubiera sido posible sin la valiosa ayuda de mi director, J. Tulio Arrendo M. Gracias por haber creído en mí. Gracias a esta tesis he encontrado amigos y he podido comprobar la valía de aquéllos que me rodeaban, primero como persona y después como “jefe”. Su apoyo y confianza en mi trabajo y su capacidad para guiar mis ideas ha sido un aporte invaluable, no solamente en el desarrollo de mi tesis, sino también en la formación como investigador. Le agradezco también el haberme facilitado siempre los medios suficientes para llevar a cabo todas las actividades propuestas durante el desarrollo de esta tesis. *Muchas gracias Dr. Tulio.*

A mis asesores Elisabeth Huber-Sannwald y a Rodrigo Vargas Ramos por sus importantes aportes y participaciones activas en el desarrollo de esta tesis. Pero por encima de todo, su disponibilidad y paciencia que hicieron que nuestras siempre acaloradas discusiones redundaran benéficamente tanto a nivel científico como personal. No cabe duda que sus participaciones han enriquecido el trabajo realizado y, además, ha significado el surgimiento de una bonita amistad. *Gracias Dra. Eli y Dr. Rodrigo.*

No quisiera olvidar a los miembros de la División de Ciencias Ambientales, quienes me recibieron y pusieron a mi disposición todos los medios necesarios en el comienzo de este trabajo, siempre me han prestado su ayuda cuando los he necesitado. *Los valoro.*

Mis padres y hermanos, no me equivoco si digo que son la mejor familia del mundo gracias por todo su esfuerzo, apoyo y confianza que depositaron en mí. Gracias porque siempre han estado a mi lado. Papá y mamá porque gracias a su cariño que siempre me han brindado y la fuerza para irme superando, he llegado a realizar dos de mis más grandes metas en la vida, la culminación de un grado más y el hacerlos sentirse orgullosos de esta persona que tanto los ama. Jonhny, Iván y Alexis, sabiendo que jamás encontraré la forma de agradecerles su constante apoyo, sólo espero que comprendan que mis ideales, esfuerzos y logros han sido también suyos e inspirados en ustedes. *Con todo el amor de mi ser.*

A todos mis amigos pasados y presentes; pasados por ayudarme a crecer y madurar como persona y presentes por estar siempre conmigo apoyándome en todo las circunstancias posibles, sin excluir a ninguno, pero en especial a la *Happy family*: Josué, Marco, Magnolia, Mónica y Lorena; *Roomies*: Laurita, Gris y Marlín; *Chapamigos*: Fátima, Gaby y Karina. *Jaimicos Inn*: Ángeles y Yahann; *Div. Ciencias Ambientales*: Dulcecito, J. Rodas, Felipe Alatraste, Joel Flores, Felipe Chazaro, Janete, Arizbe, Teresita; *Compañeras del prope*: Liliana y Pulina; *Jalisquillos*: Mauro, J. Reyes, Jorge, Juanito, Dahii, Anita, Lety, Luzcesita, Kulibrina, Lore, Pilli, Lupita, Rosalba, Marlen y Rouss; *INECOL*: Karolina y Gaby. *También son parte de esta alegría y los recuerdo con mucho cariño.*

Estos agradecimientos quieren ser, sobre todo, sinceros, por eso gracias a todos aquéllos que de alguna forma han contribuido a que esta tesis sea una realidad.

Quiero terminar estos agradecimientos con quien tuvo la valentía de convertirse en mi prometida. Mary Carmen (MyBonita) es la fuente en la que bebo todos los días, una buena persona y una buena compañera y estoy convencido que una futura esposa ejemplar. Eres la personita que ha sido “culpable” de que esta tesis se haya demorado más de que yo había previsto en un principio, eres la responsable también de que hoy pueda suscribir estas líneas con una alegría que va más allá del orgullo del trabajo finalizado. *Te amo.*

Una taza de café, nuestra cómplice obligada ante el reto de pensar, vivir y de amar, impulso que despierta la inspiración y sostiene el primer golpe de teclado. Como bien dicen por ahí, el trabajo es comenzar... El primer sorbo, aquel que invariablemente convoca nuestros sentidos por su aroma y sabor intenso.

Contenido

	página
Constancia de aprobación de la tesis	ii
Créditos institucionales	iii
Acta de examen	iv
Dedicatorias	v
Agradecimientos	vi
Lista de cuadros	ix
Lista de figuras	xi
Resumen	xiv
Abstract	xv
1. Introducción	1
2. Materiales y Métodos	7
2.1. Sitio de estudio	7
2.2. Especies de estudio	10
2.3. Datos de precipitación	12
2.4. Muestreo de variables hídricas	12
2.4.1. Potencial hídrico en suelo y hoja	13
2.4.2. Fotosíntesis, transpiración, conductancia estomática y del uso de agua en la hoja	14
2.4.3. Estimación del porcentaje de la cobertura foliar	16
2.4.4. Profundidad del suelo	16
2.5. Análisis estadísticos	17
3. Resultados	19
3.1. Análisis de la precipitación	19
3.2. Respuesta del potencial hídrico en suelo y hoja	19
3.3. Trayectoria temporal de la fotosíntesis, transpiración, conductancia estomática y eficiencia del uso de agua en la hoja	29
3.3.1. Tasa fotosintética	29
3.3.2. Tasa de transpiración	31
3.3.3. Conductancia estomática	33
3.3.4. Eficiencia del uso de agua	36
3.3.5. Porcentaje de cobertura foliar	39
4. Discusión	41
4.1. Progresión temporal del potencial hídrico en suelo y hoja	41
4.2. Progresión temporal de la fotosíntesis, transpiración, conductancia estomática y eficiencia del uso de agua en la hoja	44
5. Conclusión	47
5.1. Recomendaciones prácticas	48
5.2. Estudios a futuro	48
6. Referencias	49
7. Anexos	57

Lista de cuadros

	página
Cuadro 1. Estaciones climáticas extraídas a partir de la base de datos CLICOM proveniente de la red de estaciones del Sistema Meteorológico Nacional y Comisión Nacional del Agua (SMN-CNA).	12
Cuadro 2. ANOVA de medidas repetidas para el potencial hídrico en suelo y hoja (Ψ_S y Ψ_H) incluyendo dos especies diferentes de un bosque semiárido del Centro-Norte de México. Efectos de exposición (Norte y Sur), especie (<i>Pinus cembroides</i> y <i>Quercus potosina</i>) y fecha (10-09-10, 17-09-10, 24-09-10, 01-10-10, 08-10-10, 15-10-10, 22-10-10, 29-10-10, 12-11-10, 19-11-10, 26-11-10, 03-12-10, 10-12-10, 17-12-10, 24-12-10, 14-01-11, 28-01-11, 11-02-11, 25-02-11, 11-03-11, 25-03-11, 30-03-11, 15-04-11, 29-04-11, 20-05-11, 10-06-11, 01-07-11 y 08-07-11).	22
Cuadro 3. Coeficiente de regresión y residual de mínimos cuadrados (R^2) de la regresión lineal del potencial hídrico de la hoja (Ψ_H) y potencial hídrico del suelo (Ψ_S).	24
Cuadro 4. Coeficiente de regresión y residual de mínimos cuadrados (R^2) de la regresión lineal del potencial hídrico del suelo (Ψ_S) del Pino y la distancia entre especies por parcela entre los meses de Septiembre de 2010 y Mayo de 2011.	26
Cuadro 5. ANOVA de medidas repetidas para la tasas de asimilación neta de CO ₂ (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) incluyendo dos especies diferentes de un bosque semiárido del Centro-Norte de México. Efectos de exposición (Norte y Sur), especie (<i>Pinus cembroides</i> y <i>Quercus potosina</i>) y fecha (17-01-11, 31-01-11, 16-02-11, 01-03-11, 16-03-11, 30-03-11, 27-04-11).	29
Cuadro 6. Coeficiente de regresión y residual de mínimos cuadrados (R^2) de la regresión lineal de la fotosíntesis máxima (A_{max}) y el potencial hídrico de la hoja (Ψ_H).	31
Cuadro 7. ANOVA de medidas repetidas para la transpiración (E , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) incluyendo dos especies diferentes de un bosque semiárido del Centro-Norte de México. Efectos de exposición (Norte y Sur), especie (<i>Pinus cembroides</i> y <i>Quercus potosina</i>) y fecha (17-01-11, 31-01-11, 16-02-11, 01-03-11, 16-03-11, 30-03-11, 27-04-11).	33

Cuadro 8. ANOVA de medidas repetidas para la conductancia estomática (g_s , mol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹) incluyendo dos especies diferentes de un bosque semiárido del Centro-Norte de México. Efectos de exposición (Norte y Sur), especie (<i>Pinus cembroides</i> y <i>Quercus potosina</i>) y fecha (17-01-11, 31-01-11, 16-02-11, 01-03-11, 16-03-11, 30-03-11, 27-04-11).	33
Cuadro 9. Coeficiente de regresión y residual de mínimos cuadrados (R^2) de la regresión lineal de la conductancia estomática (g_s) y tasa fotosintética (A).	35
Cuadro 10. Coeficiente de regresión y residual de mínimos cuadrados (R^2) de la regresión lineal de la conductancia estomática (g_s) y transpiración (E).	35
Cuadro 11. ANOVA de medidas repetidas para la eficiencia de uso de agua (WUE , μmol CO ₂ mmol H ₂ O) incluyendo dos especies diferentes de un bosque semiárido del Centro-Norte de México. Efectos de exposición (Norte y Sur), especie (<i>Pinus cembroides</i> y <i>Quercus potosina</i>) y fecha (17-01-11, 31-01-11, 16-02-11, 01-03-11, 16-03-11, 30-03-11, 27-04-11).	37
Cuadro 12. Coeficiente de regresión y residual de mínimos cuadrados (R^2) de la regresión polinomial cuadrática de la eficiencia de uso de agua (WUE) y el potencial hídrico de la hoja (Ψ_H).	38
Cuadro 13. Coeficiente de regresión y residual de mínimos cuadrados (R^2) de la regresión lineal de la conductancia estomática (g_s) y potencial hídrico de la hoja (Ψ_H).	46

Lista de figuras

	página
Figura 1. Localización de la Sierra de San Miguelito, SLP, ubicada al Sur-Éste de la Capital de San Luis Potosí.	8
Figura 2. Localización de la microcuenca La Ignominia, Sierra de San Miguelito SLP, en azul se presenta el cauce principal de la microcuenca. Ortofoto digital INEGI datum ITRF92.	9
Figura 3. <i>Pinus cembroides</i> “pino piñonero”. A) Árbol adulto; B) hojas; C) fruto y D) Fuste.	10
Figura 4. <i>Quercus potosina</i> “roble potosino”. A) Árbol adulto; B) hojas; C) fruto; D) fuste.	11
Figura 5. Instrumentos de medición para potenciales hídricos. A) microvoltmetro HR-33; B) psicrómetros de suelo PST-55; C) cámaras C-52 para muestras y D) discos de 0.7 cm.	15
Figura 6. Equipo de medición de intercambio de gases. A) Sistema portátil de fotosíntesis; B) cámara de coníferas y C) dosificador de la concentración de CO ₂ .	15
Figura 7. Cobertura foliar. A) dosel del pino piñonero y B) dosel del encino potosina tomadas el día 17 de Enero de 2011.	16
Figura 8. Precipitación promedio mensual (eje izquierdo) y acumulada (eje derecho) durante un periodo de 45 años, 5 años y durante el periodo de estudio (Septiembre de 2010 – Junio de 2011) en la microcuenca “La Ignominia”.	20
Figura 9. Precipitación histórica anual durante un periodo de 45 años en la microcuenca “La Ignominia”. La línea punteado indica la precipitación promedio anual histórica.	20
Figura 10. Potenciales hídricos de un bosque mixto a diferente exposición y fecha. a) potencial hídrico de la hoja (Ψ_H) y b) potencial hídrico del suelo (Ψ_S) de <i>Pinus cembroides</i> y <i>Quercus potosina</i> entre Septiembre de 2010 y Julio de 2011. Las flechas indican eventos fenológicos y de precipitación. Las barras en verticales son los errores estándar. El símbolo (*) señala que hay diferencia significativa entre especies en la misma exposición por fecha; $P < 0.05$.	23

- Figura 11.** Relación entre potencial hídrico del suelo (Ψ_s) y el potencial hídrico de la hoja (Ψ_H) del *Pinus cembroides* y *Quercus potosina* a diferente exposición. La relación fue descrita por la función lineal $y = a+b(x)$. 24
- Figura 12.** Profundidad del suelo promedio a diferente exposición. Las barras verticales son los errores estándar ($\pm 1EE$). Las letras indican que hay diferencia significativa entre exposición. $P<0.05$. 25
- Figura 13.** Relación lineal entre el potencial hídrico del suelo del *Pinus cembroides* y la distancia entre especies por parcela por exposición entre los meses de Septiembre de 2010 y Diciembre de 2011. Las barras verticales son los errores estándar ($\pm 1SE$). 27
- Figura 14.** Tasa fotosintética (A , media $\pm 1SE$) entre los meses de Enero y Abril de 2011. Las letras distintas en las columnas indican diferencia significativa entre las especies a diferente exposición y fecha. $P<0.05$. 30
- Figura 15.** Relación entre potencial hídrico de la hoja (Ψ_H) y la fotosíntesis máxima (A_{max}) del *Pinus cembroides* y *Quercus potosina* a diferente exposición. La relación fue descrita por la función lineal $y = a+b(x)$. 31
- Figura 16.** Transpiración (E , media $\pm 1SE$) entre los meses de Enero y Abril de 2011. Las letras distintas en las columnas indican diferencia significativa entre las especies a diferente exposición y fecha. $P<0.05$. 32
- Figura 17.** Conductancia estomática (g_s , media $\pm 1ES$) entre los meses de Enero y Abril de 2011. Las letras distintas en las columnas indican diferencia significativa entre las especies a diferente exposición y fecha. $P<0.05$. 34
- Figura 18.** Relación entre la conductancia estomática (g_s) y la tasa fotosintética (A) del *Pino cembroides* y *Quercus potosina* a diferente exposición. La relación fue descrita por la función lineal $y = a+b(x)$. 35
- Figura 19.** Relación entre la transpiración (E) y la conductancia estomática (g_s) del *Pino cembroides* y *Quercus potosina* a diferente exposición. La relación fue descrita por la función lineal $y = a+b(x)$. 36
- Figura 20.** Eficiencia del uso del agua (WUE , media $\pm 1SE$) entre los meses de Enero y Abril de 2011. Las letras distintas en las columnas indican diferencia significativa entre las especies a diferente exposición y fecha. $P<0.05$. 37

- Figura 21.** Relación entre el potencial hídrico de la hoja (Ψ_H) y la eficiencia del uso del agua (WUE) del *Pinus cembroides* y *Quercus potosina* a diferente exposición. La relación fue descrita por una función polinomial cúbica $y = y_0+ax+bx^2+cx^3$. 38
- Figura 22.** Perdida de la cobertura foliar del individuo de la parcela 6 de la especie *Quercus potosina* a diferentes fechas analizadas con el software Gap Light Analyzer v.2. Foto digital del: A) 17-Ene-11; B) 16-Feb-11; C) 16-Mar-11 y D) 27-Abr-11. 39
- Figura 23.** Tasa de fotosíntesis (eje izquierdo) y perdida de cobertura foliar (eje derecho) del *Quercus potosina* a diferente exposición entre los meses de Enero y Abril de 2011. El símbolo (*) señala que hay diferencia significativa entre fechas en la misma exposición ($P<0.05$). 40
- Figura 24.** Relación lineal entre la conductancia estomática y el potencial hídrico de la hoja del *Pinus cembroides* y *Quercus potosina* a diferente exposición. 46

Resumen

Relaciones hídricas en dos especies forestales simpátricas de un bosque semiárido: potencial hídrico, transpiración, conductancia estomática y eficiencia del uso del agua como indicadores del estado hídrico.

PALABRAS CLAVE: *Variables hídricas, pino-encino, ecosistema semiárido, sequía, cambio climático.*

Una tercera parte de la superficie del planeta se considera árida o semiárida, mientras que la mayoría de la superficie restante está sujeta a períodos temporales de déficit hídrico. Para regiones en donde predominan los bosques semiáridos que reciben regímenes de lluvia de verano, sus relaciones hídricas aun no han sido estudiadas suficientemente. En este estudio se determinó el potencial hídrico tanto en la hoja como el suelo (Ψ_H y Ψ_S), la transpiración (E), la conductancia estomática (g_s) y la eficiencia del uso del agua (WUE) en dos especies forestales nativas del Centro-Norte de México, *Pinus cembroides* y *Quercus potosina* a diferente exposición, en un periodo de 9 meses de sequía (Septiembre de 2010 a Junio 2011). En la parte media de la pendiente de la exposición Norte y Sur de la microcuenca se establecieron 10 parcelas por exposición de rodales mixtos de Pino-Encino. El Ψ_S y Ψ_H se midió a intervalos semanales y quincenales de las 11:00 a las 13:00 hrs. El intercambio de gases se midió con un sistema portátil de fotosíntesis LI-6400XT, con frecuencia quincenal, entre las 10:00 y las 17:00 hrs desde Enero hasta Abril de 2011. Se usó un análisis multifactorial de medidas repetidas (ANOVA, $\alpha=0.05$) para comparar las relaciones hídricas. Se realizaron análisis de regresión tipo 1 y polinomial cúbica. La exposición Sur mostró menores Ψ tanto en la hoja ($\Psi_{H PS} -4.25 \pm 0.022$ MPa y $\Psi_{H ES} -1.24 \pm 0.022$ MPa) como en el suelo ($\Psi_{S PS} -3.65 \pm 0.024$ MPa y $\Psi_{S ES} -3.52 \pm 0.024$ MPa) en las dos especies, alcanzándose estos en el mes de Diciembre. A pesar de la sequía intensa, se observó un Ψ muy variable temporalmente en este periodo. En promedio, el Pino-Norte mostró una mayor E (1.40 ± 0.012 mmol H₂O m⁻² s⁻¹) al igual que la g_s (0.8634 ± 0.0134 mol H₂O m⁻² s⁻¹). En la mayoría de las ocasiones los arboles en exposición Sur mostraron el WUE más alto particularmente en el Pino (promedio 13.3000 ± 0.1780 μ mol CO₂ mmol H₂O). El aumento progresivo entre de la A y E estuvieron controladas por la g_s ($R^2= 0.81$ y 0.86). El *Quercus potosina* mostró una estrategia oportunista de maximizar la ganancia de carbono en relación al Ψ_S durante el periodo de disponibilidad de agua, y en términos de déficit hídrico controla la transpiración para mantener una WUE constante. Los resultados indican que la exposición Sur presenta menor humedad debido a la mayor incidencia de la radiación y la baja profundidad del suelo, en donde las especies han reducido su E y g_s , lo cual se ha traducido en una mejor WUE .

Abstract

Water relations of two sympatric tree species in a semi-arid forest ecosystem: water potential, transpiration, stomatal conductance and water use efficiency as indicators of water status.

KEY WORDS: *Water variables, pine-oak forests, semi-arid ecosystem, drought, climate change.*

One-third of the planet's surface is considered arid or semiarid, while most of the remaining area is subject to temporary periods of water deficit. For regions dominated by semiarid forests and with a pattern of summer rainfall, water relations have not been studied sufficiently. This study determined the leaf and soil water potential (Ψ_H and Ψ_S), transpiration (E), stomatal conductance (g_s) and water use efficiency (WUE) in two native tree species in the north central Mexico, *Pinus cembroides* and *Quercus potosina*, in different exposures, during 9 months of drought (September 2010 to June 2011). Ten plots of mixed pine-oak stands were established in the middle section of both the northern and southern exposures of the micro-basin. The Ψ_H and Ψ_S were measured weekly and fortnightly from 11:00 to 13:00 hrs. The gas exchange measurements were performed fortnightly from January to April 2011, between 10:00 and 17:00 hrs, using a portable photosynthesis system LI-6400XT. Multivariate analysis (ANOVA, $\alpha = 0.05$) was used to compare water relations. Type 1 and cubic polynomial regression analyses were performed. In December, the southern exposure showed lower Ψ leaf ($\Psi_{H PS} -4.25 \pm 0.022$ MPa y $\Psi_{H ES} -1.24 \pm 0.022$ MPa) and soil ($\Psi_{S PS} -3.65 \pm 0.024$ MPa y $\Psi_{S ES} -3.52 \pm 0.024$ MPa) in both species. Despite the severe drought, there was a very variable Ψ in this period. On average, Pine-North showed a higher E (1.40 ± 0.012 mmol H₂O m⁻² s⁻¹) as well as the g_s (0.8634 ± 0.0134 mol H₂O m⁻² s⁻¹). In most cases the trees on the Southern exposure showed the highest WUE particularly in the Pine (mean 13.3000 ± 0.1780 μ mol CO₂ mmol H₂O). The progressive increase between the A and E were controlled by the g_s ($R^2 = 0.81$ and 0.86). *Q. potosina* showed an opportunistic strategy to maximize carbon gain in relation to Ψ_S during the period of water availability and to control E and keep a constant WUE during the period of water deficit. The results indicate that the Southern exposure has less moisture due to the increased incidence of radiation and low soil depth, where species have reduced E and g_s , which has resulted in improved WUE .

1. Introducción

Una tercera parte de la superficie del planeta se considera árida o semiárida, mientras que la mayoría de la superficie restante está sujeta a períodos temporales de déficit hídrico (Domingo et al. 1999). De esta manera, el agua constituye el principal factor limitante del crecimiento de las plantas en la tierra, actuando como una fuerza de selección natural en los procesos evolutivos y de distribución de las especies vegetales (Hanson y Hitz 1982). Las especies vegetales así, han respondido al estrés hídrico desarrollando evolutivamente adaptaciones tanto a nivel morfológico como anatómico y celular, lo cual les permite vivir en condiciones de constante estrés hídrico (Warren J. M. et al. 2011).

Los ambientes áridos y semiáridos imponen condiciones limitantes que pueden afectar el crecimiento y desarrollo de las plantas (Zweifel et al. 2007) y que incluyen principalmente a la sequía o estrés hídrico (Cernusak et al. 2008). El estrés por déficit hídrico se produce en las plantas en respuesta a la escasez de agua en el suelo, cuando la tasa de transpiración excede a su disponibilidad y adquisición (Breda et al. 2006), y por el cual pueden experimentar algún grado de estrés por déficit hídrico a lo largo de su desarrollo (Zweifel et al. 2006). En ecosistemas áridos y semiáridos, un déficit de agua puede resultar de la conjunción de varios factores incluyendo; baja precipitación, baja capacidad de retención de agua por el suelo, excesiva salinidad, temperaturas extremas cálidas y de congelación, y una baja presión de vapor en el aire, ya sea de manera individual o en alguna combinación de estos factores (Nilsen and Orcutt 1996).

Entre los mecanismos de respuesta de las plantas al estrés hídrico, se pueden mencionar entre los más importantes; la inhibición del crecimiento, el ajuste osmótico y el cierre estomático con sus consecuentes alteraciones del intercambio gaseoso y eventual inhibición de la fotosíntesis (Warren C. R. et al. 2004). Es por esto, que el conocer cómo actúa y afecta el estrés hídrico a la vegetación, permite comprender el funcionamiento y la evolución de la vegetación de los sistemas semiáridos (Saito et al. 2007, Solari and DeJong 2006).

El estado hídrico de las plantas puede conocerse mediante el monitoreo de variables que describen las relaciones de agua en plantas y que incluyen; el

potencial hídrico en hoja y suelo (ψ_H y ψ_S), contenido volumétrico de agua en suelo (θ), la transpiración (E), la conductancia estomática (g_s), la eficiencia del uso del agua (WUE) entre las principales (Gong et al. 2006, Warren C. R. et al. 2004, Warren J. M. et al. 2011). La difusión, el flujo de masa y la osmosis, son tres mecanismos que gobiernan el transporte de agua de la matriz del suelo a la planta (Zweifel et al. 2007). El movimiento del agua entre dos puntos es posible cuando existe una diferencia en su ψ , así el agua viaja desde las zonas donde el ψ es mayor (menos negativo) hacia las zonas donde este es menor (más negativo). La principal fuerza motora que impulsa al agua en su viaje al dosel es la pérdida por transpiración (E) que ocurre en las hojas, esto causa que las hojas sean los órganos de las plantas que presentan los potenciales hídricos más negativos, cuando la pérdida de agua por E es mayor que la absorción de agua del suelo (Burghardt and Riederer 2003). Al presentarse un estrés hídrico los estomas tienden a cerrar provocando una disminución drástica de la conductancia estomática (Zweifel et al. 2006). La velocidad a la cual se moviliza el agua transpirada de las hojas hacia la atmósfera, a través de las estomas, se le conoce como conductancia estomática (g_s). La pérdida de agua cuando los estomas se abren puede llevar a una disminución del contenido relativo en agua, si el aprovisionamiento de agua por las raíces no compensa las pérdidas a través de las hojas y esto puede afectar directa o indirectamente la fotosíntesis (A) (Siam et al. 2008). El movimiento del agua en estado líquido está determinado por la diferencia del ψ , mientras que al encontrarse en estado gaseoso este movimiento es proporcional al gradiente de concentración de vapor de agua (Breda et al. 2006). Mientras que la eficiencia de uso de agua (WUE , la relación de fotosíntesis y la transpiración) es otra variable asociada al estado hídrico, que depende a la vez de la g_s y la diferencia de presión de vapor entre los espacios intercelulares de la hoja y el aire exterior. Puesto que la temperatura afecta la presión de vapor de agua de la hoja, de ahí que la temperatura tiene también un efecto pronunciado sobre la WUE (Wang et al. 2003, Martin-Benito et al. 2010).

La WUE , puede aumentar durante las primeras etapas del estrés hídrico, ya que el cierre de estomas ejerce más influencia en la inhibición de la E , que en la

disminución de las concentraciones de CO₂ (C_i) en los espacios intercelulares (Burghardt and Riederer 2003). De tal manera, las plantas que son capaces de adquirir más CO₂ por unidad de vapor de agua transpirada ejerciendo un uso más eficiente de ésta, también podrán exhibir mayor resistencia al estrés por sequía (Nilsen y Orcutt 1996). Por otra parte, el cierre de estomas, se considera como un mecanismo para reducir la pérdida de agua en las plantas (Taiz and Zeiger 2006) y puede definir parámetros como; la conductancia o resistencia (su inverso) estomática.

Diferentes factores físicos y bióticos pueden jugar un papel importante en la variabilidad de la disponibilidad de agua y así en el estrés hídrico, los cuales puede variar de pequeña a gran escala (Pellegrino et al. 2006) y que pueden ser causadas por diferencias en; topografía, cobertura y composición vegetal, exposición al sol o al viento y otros factores (Ninyerola et al. 2000, Zhou et al. 2006). Por ejemplo, se ha observado que el ángulo de exposición a radiación solar produce diferencias considerables en los potenciales hídricos entre laderas (i.e. exposición, Ninyerola et al. 2000, Yu and Shen 2010).

Pinus cembroides y *Quercus potosina* son las especies más abundantes del bosque semiárido localizado en Sierra San Miguelito en el centro-Norte de México, en donde ambas están bien adaptadas a ambientes de escasa precipitación y amplias fluctuaciones climáticas (Romero and García 2002, Rzedowski 1978). Típicamente, estas especies se observan tanto en plantales monoespecíficos como mixtos, con esta última composición quizás como una posible condición transicional (Royo et al. 2001). Sin embargo, aun no se ha elucidado bajo qué condiciones ocurre o no la simpatría entre estas dos especies, existiendo evidencias empíricas que sugieren que, cualquier factor que favorece el incremento de la sequía (ej. Erosión del suelo, cambio de uso de suelo, cambio climático), podría eventualmente favorecer el reemplazo del Encino por el Pino (Aranda et al., 2007; Sun et al, 1995).

Los mecanismos involucrados en una posible sustitución de una especie por otra, están relacionados a las diferencias morfológicas y fisiológicas entre *Quercus potosina* y *Pinus cembroides*, las cuales pudieran reflejar diferencias en el nicho

particular que ocupan (Pataki et al. 1998), y su capacidad para adquirir y almacenar agua y resistir la sequía. *Pinus cembroides* por ejemplo, es una especie arbórea perennifolia de hojas aciculadas (Robert 1977), mientras, *Quercus potosina* es una especie arbórea de porte bajo de hoja ancha caducifolia (Cantú y González 2004). Ambas especies difieren en la cantidad y calidad del mantillo que producen, tal que *Quercus potosina* exhibe mayor producción y mejor calidad de mantillo. Estas características del mantillo contribuyen potencialmente a mejorar las condiciones de humedad del substrato para los plántulos de Encino (Perez-Suarez et al 2009). Adicionalmente, las características de la arquitectura del dosel de los plántulos juegan un papel importante en la distribución de la lluvia y así en el estado hídrico de la vegetación. Pérez-Suarez (2009) reportó que las características morfológicas, fenológicas y de productividad de estas especies generaron patrones diferenciales en la redistribución del agua de lluvia en las fracciones del escurrimiento foliar, fustal y superficial. Entre los factores que explican estas alteraciones en los flujos hidrológicos se incluyen diferencias de la apertura del dosel, el diámetro del tronco, la capacidad de retención del agua por el mantillo y el volumen del mantillo.

De igual forma, las diferencias tanto fenológicas como fisiológicas observadas en la *WUE* en el corto y largo plazo, pueden jugar un papel importante determinando el balance hídrico para cada especie y definiendo las estrategias de crecimiento y aprovechamiento (Yang B. et al. 2010, Yang Y. et al. 2011). Por ejemplo, un estudio de especies forestales del mediterráneo mostró que *Pinus halapensis*, planta de lento crecimiento muy tolerante a diversos tipos de estrés, no pareció estar mejor adaptada a la sequía que la especie caducifolia *Quercus faginea*, la cual fue capaz de aprovechar eficientemente los pocos pero predecibles pulsos de humedad del invierno (Blanch et al. 2009). En los estudios que han comparado las estrategias de resistencia a la sequía entre especies caducifolias y perennes de los géneros *Quercus* y *Pinus*, se ha observado que el género *Quercus* mantiene mayores tasas de fotosíntesis y transpiración durante el verano traducándose en una menor *WUE* (Hernandez-Santana et al. 2008), mientras que especies perennifolias del género *Pinus*, reducen el intercambio

gaseoso durante el verano y así, mejoran la *WUE*. Esto significaría que bajo las condiciones limitantes de los bosques semiáridos del Centro de México, *Quercus* podría estar bajo mayores condiciones de estrés y así en desventaja competitiva frente a *Pinus*. Además, se ha documentado que los *Quercus* bajo mayor densidad de flujo fotónico (*PPFD*), mostraron incrementos en la *WUE* a diferencia de los *Quercus* que estaban controlados con una *PPFD* ($1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) menor (Siam et al. 2008).

Desafortunadamente, para regiones en donde predominan los bosques semiáridos que reciben regímenes de lluvia de verano, sus relaciones hídricas aun no han sido estudiadas suficientemente. Con este conocimiento, se podrían tener las herramientas para proyectar la dinámica y composición del bosque bajo escenarios de cambio climático o cambio de uso de suelo. Donde las variables que describen las relaciones hídricas de las plantas como Ψ , *WUE*, *E* y *gs*, pueden ser indicadores de cambios en los procesos del ecosistemas (Zweifel et al. 2009).

Sintetizando y teniendo en cuenta el hábito foliar deciduo, mayor conductividad hidráulica del xilema así como mayores tasas de fotosíntesis y de transpiración por parte de la especie caducifolia, se esperaría que *Quercus potosina* exhiba una *WUE* alta (hipótesis 1). En este sentido, se propone que, la recuperación de los Ψ de *Quercus potosina* después del estiaje, ocurrirá a partir de potenciales menos negativos que los observados en *Pinus cembroides* en virtud de la senescencia de la hoja (hipótesis 2). Además, bajo condiciones de mayor estrés hídrico (ej. exposición Sur) la especie caducifolia no mostrará cambios en las variables del estado hídrico (*WUE*, *E* y *gs*), mientras la especie perennifolia mostrará mayor déficit hídrico en estas variables y un Ψ_H y Ψ_S menor (hipótesis 3), también como resultado de la senescencia de la hoja.

Con todo esto, el objetivo del presente estudio fue el de examinar las variables hídricas de dos especies de bosques semiáridos durante la estación de estiaje y crecimiento, a fin de comprender su capacidad de respuesta a condiciones climáticas inherentemente variables así como a condiciones microclimáticas de exposición. Las variables hídricas incluyeron aquellas que describen las relaciones

de agua en la planta, las cuales se monitorearon periódicamente para examinar su dinámica estacional en ambas especies.

2. Materiales y Métodos

2.1 Sitio de estudio

La Sierra de San Miguelito es un macizo montañoso de aproximadamente 800 km² ubicado al sur y poniente de la ciudad de San Luis Potosí, las coordenadas extremas son: -101° 8' 21.4" y 22° 8' 43.2"; -100° 55' 40.4" y 22° 9' 26.2"; -101° 55' 49" y 22° 14' 4.6"; -101° 1' 52" y 21° 57' 53.5" (Figura 1). El paisaje se caracteriza por una topografía abrupta e irregular dominado por pendientes superiores a 30° (Cardona, 2007), con una vegetación que incluye matorral crasicaule, chaparral y bosque de Pino y Encino como elementos fundamentales (García, 1988). La región recibe influencia del clima seco del altiplano potosino y su altura varía desde los 1900 a los 2870 m.s.n.m. (INEGI, 2002). Las condiciones climáticas son marcadamente semiáridas, determinadas por el régimen bimodal, con lluvias marcadas que van de Junio a Septiembre (verano) y una baja proporción de lluvias invernales de Diciembre a Enero (24 mm), con un periodo de sequía de 6 a 8 meses de duración. La precipitación media anual varía entre los 400 y 600 mm, mientras que la temperatura media anual oscila alrededor de los 20 a los 22°C (INEGI, 2002). La Sierra de San Miguelito presenta un déficit anual de 15.3 millones de m³, lo cual permite valorar su papel en la sustentabilidad de San Luis Potosí y sus alrededores, en donde el agua es el pilar fundamental de la economía regional.

La microcuenca "La Ignominia" en la cual se desarrolló el presente estudio, se ubica en la parte Sur-Este de la Sierra de San Miguelito, las coordenadas extremas son: -101° 8' 0.97" y 22° 11' 25.6"; 101° 7' 7.12" y 22° 10' 41.29"; -101° 7' 29.96" y 22° 11' 10.77"; -101° 7' 45.31" y 22° 10' 55.74" (Figura 2). La Ignominia cuenta con una longitud superficial de 3.44 km. y un área de 120.5 ha., una pendiente media de 24° y un relieve de 120m., en donde las especies de interés se distribuyen de forma heterogénea. El suelo caracteriza por tener una acumulación superficial de hojarasca frescas, hojarasca parcialmente descompuesta y humus relativamente homogéneo. En general, la profundidad de esta capa orgánica es muy variable (0-30 cm.) debido a la abundancia del afloramiento rocoso (Perez-Suarez *et al.* 2009). Geológicamente, en el sitio se

encuentra principalmente la Riolita San Miguelito una roca del periodo Terciario-Oligoceno caracterizada por ser semi-permeable que le permite retener un 12.5% de su peso en agua (observación personal). El bosque se encuentra expuesto en la actualidad a actividades antropogénicas que incluyen; extracción de leña para autoabasto y pastoreo por ganado.

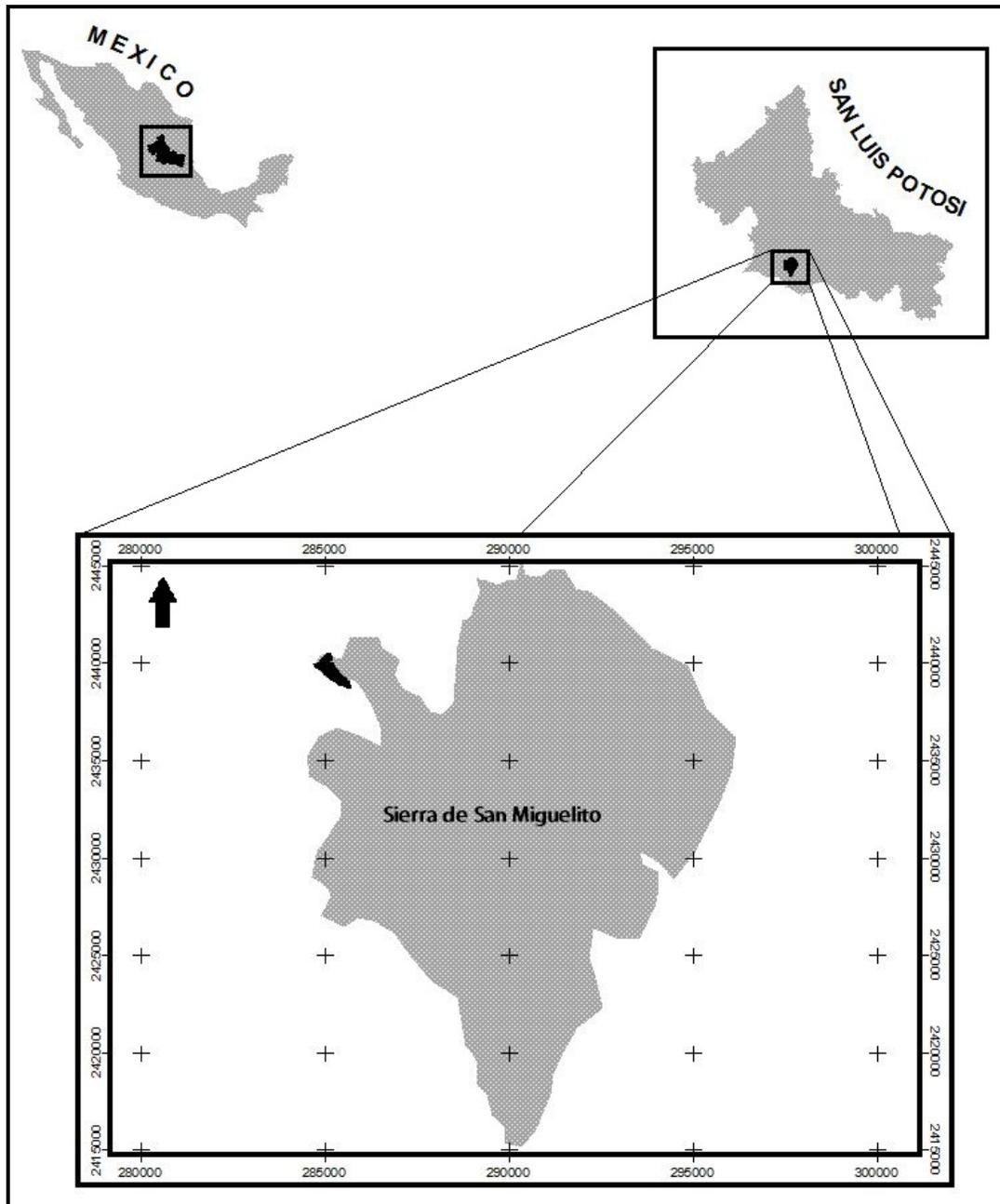


Figura 1. Localización de la Sierra de San Miguelito, SLP, ubicada al Sur-Éste de la Ciudad de San Luis Potosí.

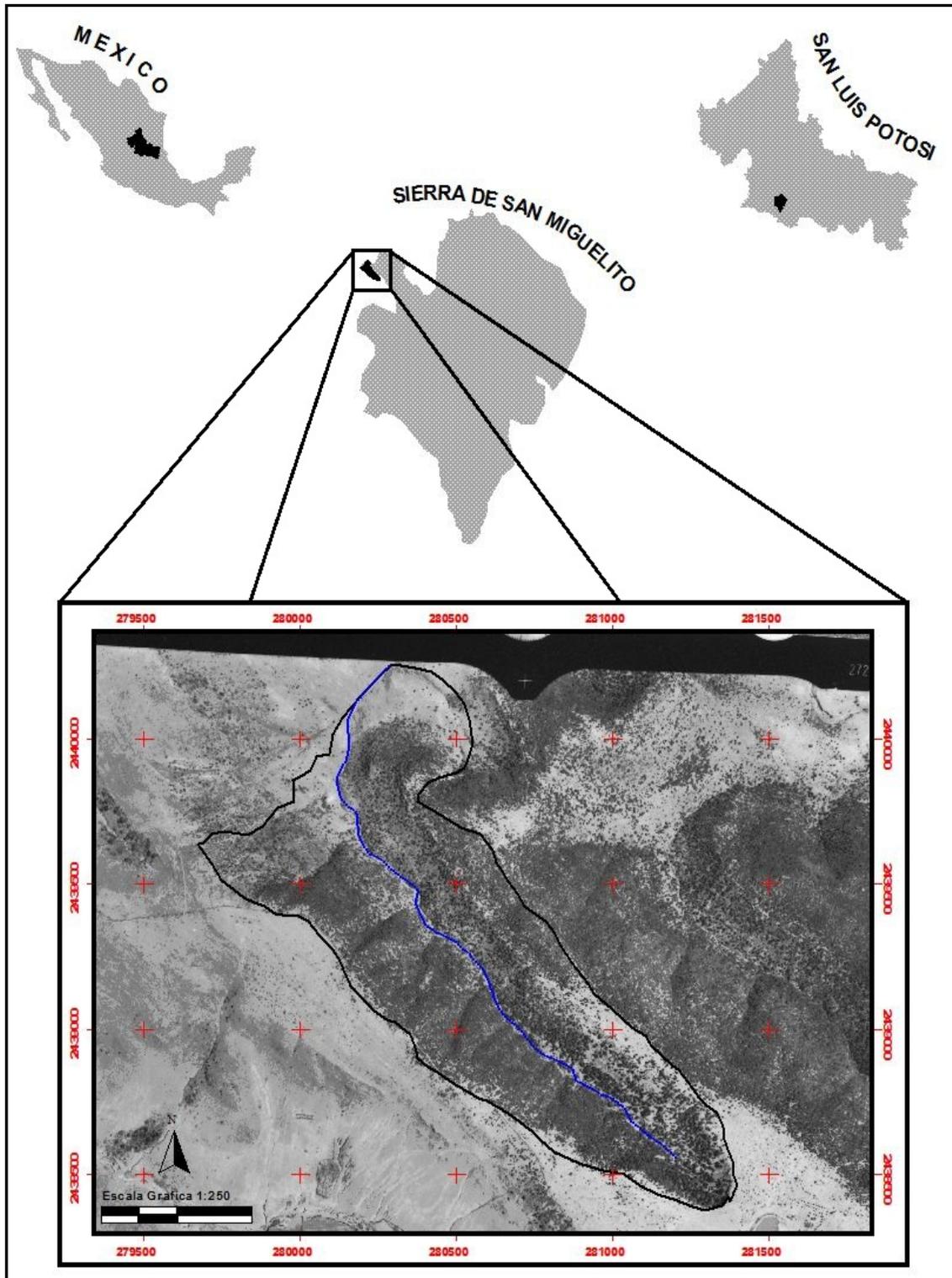


Figura 2. Localización de la microcuenca La Ignominia, Sierra de San Miguelito SLP, en azul se presenta el cauce principal de la microcuenca. Ortofoto digital INEGI datum ITRF92.

2.2 Especies de estudio

Pinus cembroides y *Quercus potosina* son las dos especies dominantes en el sitio de estudio, las cuales son tolerantes a la sequía y presentan metabolismo C_3 (Ferrio et al. 2003).

Pinus cembroides también conocido como “pino piñonero” es una especie arbórea de 5 a 10m, perennifolia de hojas aciculadas arregladas en una copa cónica de varios estratos sobre el suelo (Fig. 3A, B). Es de tronco corto y ramas ascendentes, delgadas y distribución irregular en el tallo (Fig. 3D). Es una especie monoica de lento crecimiento. Los árboles tardan varios años en fructificar por primera vez (Fig. 3C). Florece de Marzo a Abril, los conos abren de Noviembre a Diciembre y la producción de semillas ocurre cada 5 o 6 años. Es una de las especies de Pino de mayor distribución en México, en donde las mayores poblaciones se encuentran en: Chihuahua, Durango, Coahuila, Nuevo León, Hidalgo y Zacatecas, con un alto potencial de adaptación, resistente a heladas, sequías y temperaturas elevadas. Pino presenta anillos de crecimiento anual definidos (Eguiluz 1982).

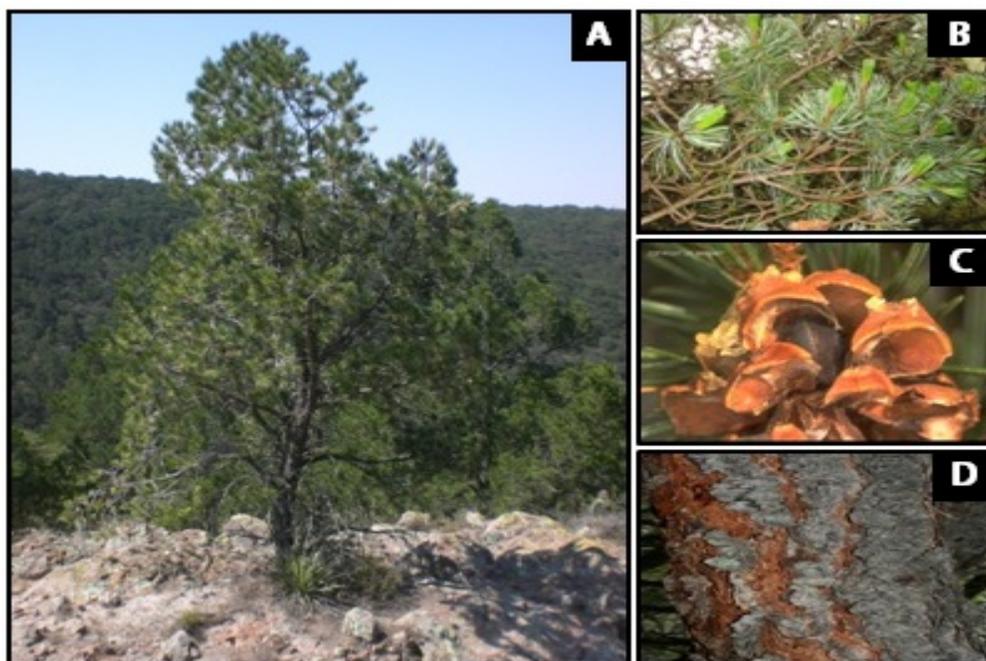


Figura 3. *Pinus cembroides* “pino piñonero”. A) Árbol adulto; B) hojas; C) fruto y D) Fuste.

La semilla o piñón es comestible y representa el producto de mayor explotación económica del piñonero, el tallo y ramas se usan como combustible, y en épocas decembrinas como árbol decorativo.

Quercus potosina es una especie arbórea de porte bajo (3 a 5 m. de altura) de hoja ancha caducifolia con una copa semicircular que exhibe regularmente un solo estrato (Fig. 4A, B). El tallo es irregular y acanalado (Fig. 4D), mientras que las ramillas miden de 2 a 3 mm de diámetro, también acanaladas, pubescentes, con lenticelas prominentes o inconspicuas. El fruto se produce con frecuencia anualmente, solitario o en pares sobre un pedúnculo corto (Fig. 4C) y exhibe una cúpula hemisférica de 15 mm de diámetro con escamas flojas agudas y lanosas. Las bellotas conforman un ovoide de 15 a 18 mm de largo, incluida la mitad en la cúpula. Los anillos de crecimiento están poco marcados (porosidad con tendencia a anular) (McVaugh 1974; De la Cerda 1989). La madera es muy utilizada para la fabricación de toneles y barricas contenedores para añejado del buen vino, la corteza de los encinos jóvenes es utilizada en terapéutica como astringentes, y su tallo y ramas como combustible.

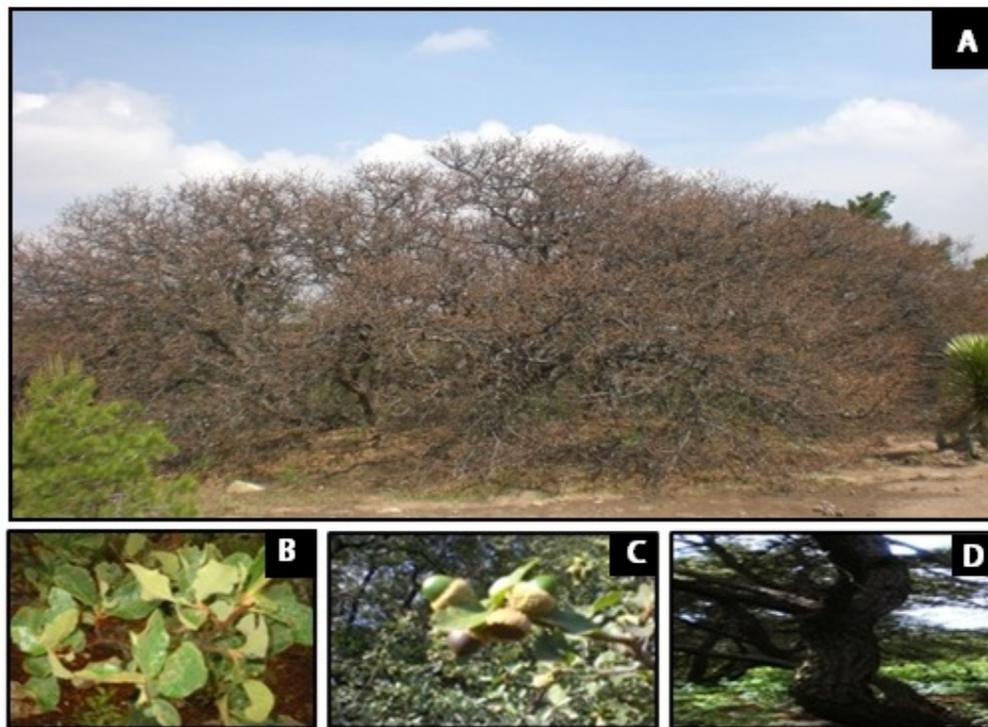


Figura 4. *Quercus potosina* “roble potosino”. A) Árbol adulto; B) hojas; C) fruto; D) fuste.

2.3 Datos de precipitación y análisis

Se contó con 4 pluviómetros distribuidos a lo largo del sitio experimental los cuales tienen 4 años y medio de monitoreo periódico (por evento). Además, se emplearon datos mensuales de precipitación (pp) provenientes de la red de estaciones del Servicio Meteorológico Nacional (SMN) para reconstruir la serie de tiempo en el sitio experimental, extraídos a partir de la base de datos CLICOM que contiene información diaria, en varios casos desde 1960 hasta los años 2009-2010 (Bravo-Cabrera et al. 2010). Las estaciones consideradas como referencia fueron 7 (Cuadro 1), para las cuales se usaron como criterios de selección que tuvieran representatividad de la microcuenca. La calidad de los datos se evaluó mediante un análisis de homogeneidad utilizando la prueba de Alexandersson (Alexandersson 1986) para determinar si existen estaciones con cambios importantes en la media de la serie, que no forme parte de la variabilidad climática interanual. Los promedios generales de precipitación anual y mensual del sitio se obtuvieron a través de isoyetas que fueron estimadas con el software ArcGis 9.3 mediante el método de interpolación-Spline (ajusta la superficie a los valores de entrada usando métodos de polinomios y mínimos cuadrados y es útil cuando se trata de superficies que varían suavemente).

Clave Estación	Nombre	Longitud	Latitud	Altitud	Años
24024	El Peaje	-101.11528	22.09056	2109	47
24078	Santiago	-101.26778	21.87361	2221	50
24100	Villa de Arriaga (DGE)	-101.38444	21.91333	2167	45
24101	Villa de Reyes	-101.93333	21.80389	1820	50
24127	Villa de Arriaga (SMN)	-101.38278	21.90917	2169	48
24128	Pronapade	-100.97472	21.76222	1829	46
24163	Bledos	-101.11583	21.83806	1954	32

Cuadro 1. Estaciones climáticas extraídas a partir de la base de datos CLICOM proveniente de la red de estaciones del Sistema Meteorológico Nacional y Comisión Nacional del Agua (SMN-CNA)

2.4 Muestreo de variables hídricas

En la parte media de la pendiente de la exposición Norte y Sur de la microcuenca La Ignominia, a lo largo de 1.5 km se establecieron 20 parcelas de monitoreo, 10 parcelas por exposición de rodales mixtos de *Pino cembroides* y

Quercus potosina, incluyendo en total 40 individuos. Se seleccionaron individuos con diámetro de fustes similares (30 ± 5 cm). Los monitoreos se realizaron desde Septiembre de 2010 hasta Junio de 2011. Las variables que se monitorearon incluyeron las siguientes; potencial hídrico en planta y suelo, fotosíntesis, transpiración, conductancia estomática, eficiencia de uso de agua instantánea, porcentaje de cobertura foliar y profundidad del suelo.

2.4.1 Potencial hídrico en suelo y hoja

El potencial hídrico en suelo (Ψ_s) y hoja (Ψ_H) de los arboles seleccionados, se midió a intervalos semanales en el periodo de Septiembre a Diciembre de 2010 y posteriormente a intervalos quincenales de Enero a Junio de 2011 durante el periodo diurno de mayor estrés hídrico (de las 11 a las 13 hrs.). Para estas determinaciones se utilizaron técnicas de psicrometría en suelo y planta utilizando un microvoltímetro de punto de rocío HR-33 (Fig. 5A). Para el caso de la medición del Ψ_s , se instalaron psicrómetros de suelo PST-55 (Wescor Inc. EEUU) a 12 cm. de profundidad, a 15-20 cm del fuste de los individuos monitoreados (Fig. 5B). Respecto al Ψ_H , se utilizaron cámaras psicrométricas C-52 (Wescor Inc. EEUU) acopladas al HR-33 (Fig. 5C), de esta manera, entre las 11 y las 13 hrs. se colectaron discos de 0.7cm de diámetro de diferentes hojas adultas, sanas y expuestas al sol (Fig. 5D). Inmediatamente después de la colecta, los discos se colocaron en capsulas de acero inoxidable (Fig. 5D) y fueron selladas con parafilm para su transporte. Posteriormente en el laboratorio de Ecología y Cambio Ambiental Global de la División de Ciencias Ambientales, IPICYT, los discos se colocaron en las cámaras C-52 para medir sus potenciales de agua en tejido, permitiendo una estabilización de 20 minutos ($n= 10$ por especie x exposición x fecha). Previamente se comprobó que el periodo transcurrido entre la colecta y su traslado al laboratorio, no afectaba los potenciales (diferencia de 0.45 ± 0.08 MPa).

2.4.2 Fotosíntesis, transpiración, conductancia estomática y eficiencia del uso de agua en la hoja.

En cada individuo seleccionado se llevo a cabo monitoreos de intercambio de gases. La medición de intercambio de gases se realizaron utilizando un sistema portátil de fotosíntesis LI-6400XT (Licor, Inc; NE, EE.UU) conectado a una cámara de coníferas (6400-05 Conifer Chamber) y acoplado a un dosificador de CO₂ (6400-01 CO₂ Mixer). Se realizaron campañas de monitoreo entre las 10:00 y las 17:00 hrs a partir del mes de Enero y hasta el mes de Abril de 2011 (Fig. 6A, B, C y D) con frecuencia quincenal. Las mediciones se realizaron en condiciones naturales, seleccionando hojas maduras del verano previo totalmente expandidas, tanto de Pino como de Encino y monitoreando 4 individuos por especie x exposición y fecha (n= 4; especie x exposición x fecha). Así, en un lapso de 6 horas se registraron la tasa de asimilación neta de CO₂ (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y de transpiración (E , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), con las cuales se estimaron la eficiencia del uso del agua intrínseca (WUE , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}$), la conductancia estomática (g_s , $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), la concentración intercelular de CO₂ (C_i , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$), la temperatura foliar (T_H °C) y la radiación fotosintéticamente activa ($PPFD$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) incidente en la cámara de intercambio. El periodo de medición se seleccionó a fin de mantener un flujo fotónico mínimo de $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

La cinética de A en respuesta a la C_i se realizó manteniendo constante la temperatura (25°C), así como la humedad relativa ($30 \pm 2\%$) de la cámara de asimilación y variando los niveles de CO₂ en la cámara de 0 hasta $900 \mu\text{mol mol}^{-1}$, (siguiendo el siguiente orden; 800, 0, 100, 200, 300, 400, 500, 600, 700, 900 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$, con intervalos de 3 minutos por nivel). El LI-6400XT, permite controlar la concentración de CO₂ con un aditamento dosificador de este gas (6400-01 CO₂ Mixer); además permite fijar el máximo coeficiente de variación aceptable para cada registro, que en este caso se fijó al 2% (Li Cor, 1999).



Figura 5. Instrumentación para la medición de potenciales hídricos. A) microvoltímetro HR-33; B) psicrómetros de suelo PST-55; C) cámaras C-52 y D) capsulas receptoras de muestras de acero inoxidable de 0.7 cm.



Figura 6. Equipo de medición de intercambio de gases. A) Sistema portátil de fotosíntesis; B) cámara de coníferas y C) dosificador de la concentración de CO₂.

2.4.3 Estimación de la cobertura foliar

En cada parcela se tomaron 4 fotografías del dosel a una altura de 1 metro sobre el nivel del suelo. Las fotos fueron obtenidas con una cámara Nikon Coolpix 885, cada foto fue tomada de modo que la misma estuviera orientada con referencia al norte magnético. Las fotos fueron tomadas evitando la influencia directo del sol, bajo un cielo completamente cubierto (Fig. 7A, B), a fin de optimizar el contraste entre el follaje y el cielo (Roxburgh y Kelly 1995). Para el análisis de las fotos se empleó el software Gap Light Analyzer v.2 (Robinson y McCarthy 1999; Frazer *et al.* 2001).

2.4.4 Profundidad del suelo

Esta variable se determinó realizando una perforación en cada parcela experimental (n=10, por exposición) con un saca núcleos hasta alcanzar el lecho rocoso, posteriormente se midió la profundidad con una cinta métrica.

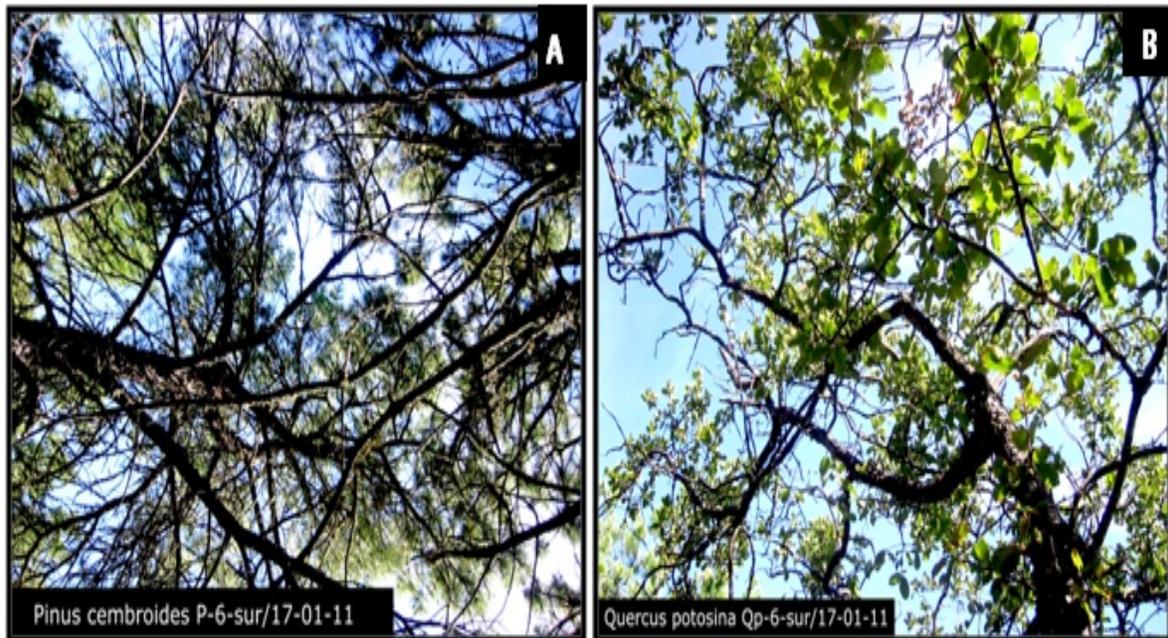


Figura 7. Fotografías de la cobertura foliar. A) dosel del pino piñonero y B) dosel del encino potosina tomadas el día 17 de Enero de 2011.

2.5 Análisis estadísticos

Para el análisis de las relaciones hídricas, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) multifactorial de medidas repetidas, donde los factores incluyeron; la especie con dos niveles (*P. cembroides* y *Q. potosina*), la exposición con dos niveles (Norte y Sur) y el tiempo con 28 niveles (fechas de muestreo), los tratamientos así incluyeron las siguientes combinaciones: Pino Norte (PN), Pino Sur (PS), Encino Norte (EN) y Encino Sur (ES). Las variables de respuesta examinadas incluyeron; el potencial hídrico del suelo (Ψ_s) y el potencial hídrico de la hoja (Ψ_H). Cuando el ANOVA arrojó diferencias significativas entre tratamientos, se realizaron comparaciones de medias utilizando la prueba de rango múltiple de Tukey usando un valor de probabilidad máximo del 5%. Para el análisis de las variables que describen el intercambio de gases, se empleó un ANOVA multifactorial de medidas repetidas, donde los factores fueron la especie con dos niveles (*P. cembroides* y *Q. potosina*), la exposición con dos niveles (Norte y Sur) y el tiempo con 7 niveles (fechas de muestreo). Las variables de respuesta fueron: la fotosíntesis (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), la transpiración (E , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), la eficiencia del uso del agua (WUE , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}$) y la conductancia estomática (g_s , $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Al igual que en las relaciones hídricas se realizaron comparaciones de rango múltiples (Tukey test, $P = 0.05$) entre tratamientos.

La comparación de la profundidad del suelo por exposición se analizó con un ANOVA de una vía seguida por una prueba de Tukey ($P = 0.05$). También se realizó un análisis de regresión de tipo I a fin de examinar la relación entre el potencial hídrico de la hoja (Ψ_H) y el potencial hídrico del suelo (Ψ_s), la relación entre la tasa fotosintética máxima (A_{max}) y potencial hídrico de la hoja (Ψ_H), la relación entre el potencial hídrico de la hoja (Ψ_H) y la conductancia estomática (g_s), la relación entre la tasa fotosintética (A) y la conductancia estomática (g_s), la relación entre la transpiración (E) y la conductancia estomática (g_s), y la relación entre el potencial hídrico del suelo (Ψ_s) del Encino y la distancia entre especies. Además, se aplicaron un análisis de regresión polinomial cúbica para examinar la

relación entre la eficiencia del uso del agua (WUE) y el potencial hídrico de la hoja (Ψ_H).

Previo a los análisis de ANOVA, se evaluaron los supuestos del análisis de varianza con la prueba de normalidad de Shapiro-Wilks en el conjunto de datos y sus factores de variación. Todas las variables se distribuyeron normalmente. Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el sistema SAS v. 9.1.3 para Windows (SAS System, Cary, NC 2002-2003) con un nivel de significancia (α) del 5%. Se utilizó el procedimiento PROC MIXED de SAS para los análisis de varianza multifactorial y de medidas repetidas.

3. Resultados

3.1. Análisis de la precipitación

La precipitación anual media de los últimos 45 años de la microcuenca “La Ignominia” (de acuerdo a las 7 estaciones climatológicas examinadas) es de 380.0 mm/año, la cual se distribuye de forma irregular a nivel temporal. Interanualmente, se distinguen dos épocas climáticas bien diferenciadas, la época de secas que abarca de Noviembre a Mayo (precipitación por debajo del promedio mensual) y época de lluvias de Junio a Octubre. El mes más lluvioso a nivel general de la microcuenca es Julio, seguido por Junio y Septiembre. Las lluvias invernales para estos sistemas son de gran importancia para las especies porque reabastecen la pérdida de humedad en suelo y se manifiestan entre Diciembre y Febrero con un registro de la lámina media de 30 mm (Fig. 8 y 9).

El periodo del experimento coincidió con el último evento de lluvias (10-09-10) de la temporada 2010 y finalizó con el inicio de las lluvias de la temporada 2011. Entre los últimos 3 meses de 2010 y los 5 primeros meses de 2011 la precipitación registrada alcanzó una lamina total de 4.6 mm en la microcuenca de estudio, lo que representa un déficit del 56% con respecto al promedio de los últimos 40 años, ubicándose este ciclo del año como el periodo más seco en los últimos 45 años. En este lapso, los efectos de frentes fríos débiles y la presencia del fenómeno de “La Niña” en el pacífico ecuatorial, mostraron una marcada influencia en el escaso patrón de lluvias para la zona. La presente temporada de estiaje del ciclo otoño-inverno 2010 hasta la primavera 2011, se extendió desde el mes de Octubre hasta Mayo con lo que se sumaron 8 meses de sequia para la zona.

3.2. Respuesta del potencial hídrico en suelo y hoja

Se observaron variaciones significativas ($P < 0.05$) estacionales del potencial hídricos de la hoja (Ψ_H , Fig. 10a) y del suelo (Ψ_S , Fig. 10b) como resultado de la exposición (exposición x fecha, $P < 0.0001$, Cuadro 2) y de la especie forestal (especie x fecha, $P < 0.0001$, Cuadro 2).

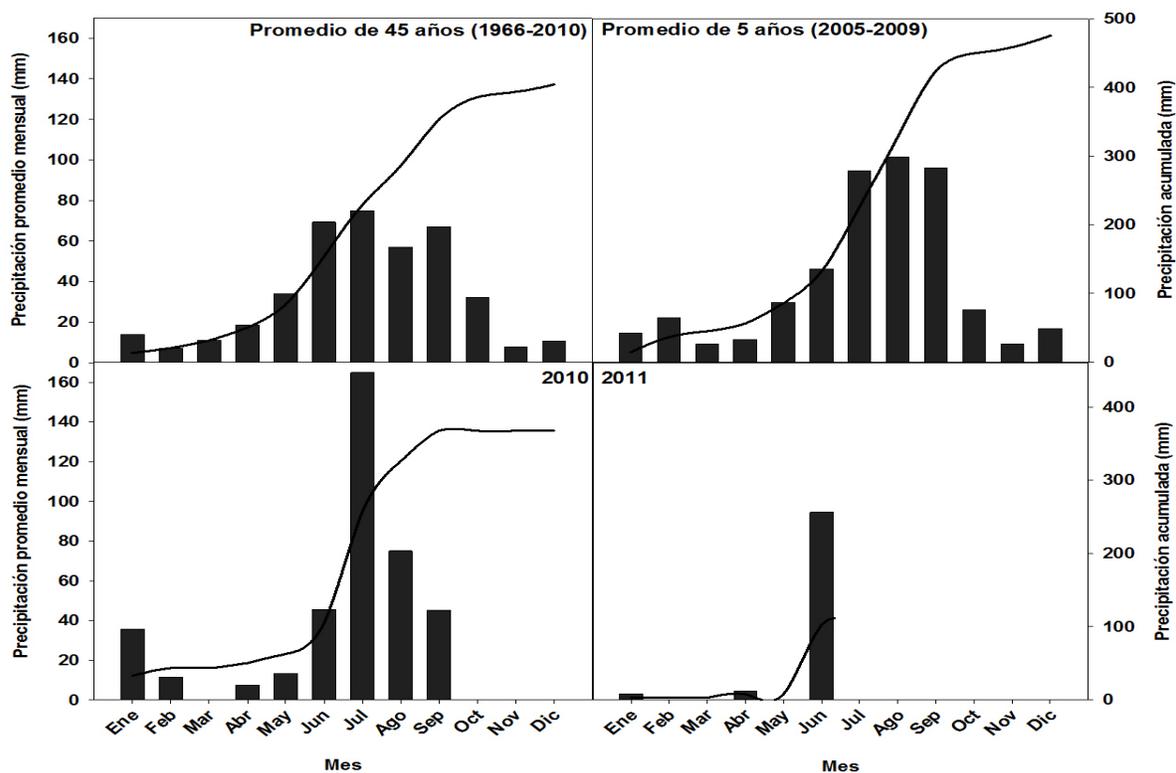


Figura 8. Precipitación promedio mensual (eje izquierdo) y acumulada (eje derecho) durante un periodo de 45 años, 5 años y durante el periodo de estudio (Septiembre de 2010 – Junio de 2011) en la microcuenca “La Ignominia”.

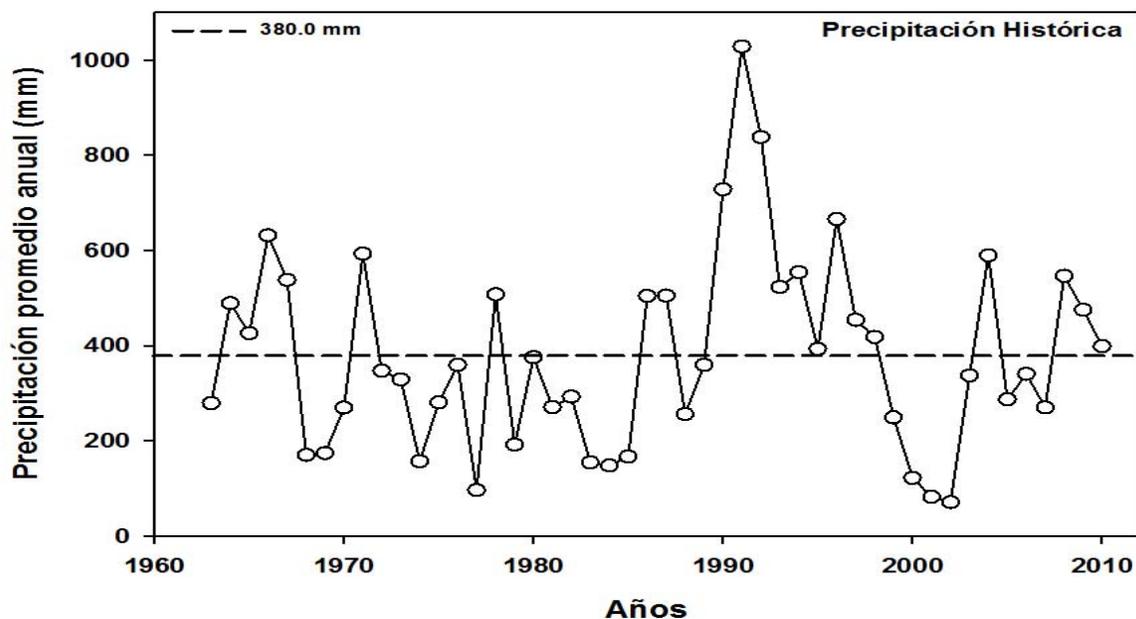


Figura 9. Precipitación histórica anual durante un periodo de 45 años en la microcuenca “La Ignominia”. La línea punteado indica la precipitación promedio anual histórica.

En general, la exposición Sur mostró menores Ψ promedio tanto en la hoja ($\Psi_{HPS} -4.25 \pm 0.022$ MPa y $\Psi_{HES} -1.24 \pm 0.022$ MPa) como en el suelo ($\Psi_{SPS} -3.65 \pm 0.024$ MPa y $\Psi_{SES} -3.52 \pm 0.024$ MPa) en las dos especies, alcanzándose estos en el mes de Diciembre, para mantenerse o recuperarse a partir de esta fecha (Fig. 10).

Las diferencias en Ψ también fueron asociadas a las especies forestales evaluadas y sus variaciones en tiempo (Fig. 10a y b). Así, se observaron menores Ψ en hojas de *Pinus cembroides* en comparación a hojas de *Quercus potosina* ($P < 0.05$). Las diferencias más acentuadas se registraron en árboles de la exposición Norte que en la exposición Sur (promedio de -0.5 vs. -0.3 MPa, respectivamente), y estas se detectaron a finales del mes de Enero 2011 y duraron hasta la primera lluvia importante del año a finales de Junio. En suelo, el Ψ comenzó a divergir significativamente a partir de Diciembre con máximas diferencias observadas en Febrero 2011 con casi 1 MPa más negativo en *Pinus cembroides*, en ambas exposiciones.

El día 10 de Septiembre se registró el último evento de lluvias del 2010 en el sitio de estudio. En esta fecha las 2 especies mostraron el mayor potencial hídrico tanto en la hoja como en el suelo ($\Psi_{HEN} -0.74 \pm 0.106$ MPa, $\Psi_{HPN} -0.62 \pm 0.105$ MPa, $\Psi_{HES} -1.57 \pm 0.106$ MPa y $\Psi_{HPS} -1.34 \pm 0.105$ MPa; $\Psi_{SEN} -0.04 \pm 0.134$ MPa, $\Psi_{SPN} -0.042 \pm 0.114$ MPa, $\Psi_{SES} -0.16 \pm 0.123$ MPa, $\Psi_{SPS} -0.08 \pm 0.114$ MPa). Conforme avanzó el estiaje, el Ψ_H y el Ψ_S disminuyeron a la par, presentando el 22-Oct-10 una caída abrupta de 1.5 ± 0.139 MPa con respecto a la fecha anterior (15-Oct-10). Ambas especies alcanzaron su menor potencial el 03-Dic-10, 10-Dic-10 y 17-Dic-10 (03-Dic-10: $\Psi_{SEN} -3.09 \pm 0.170$ MPa, $\Psi_{SES} -5.59 \pm 0.149$ MPa; 10-Dic-10: $\Psi_{SPN} -3.46 \pm 0.123$ MPa, $\Psi_{SPS} -5.56 \pm 0.096$ MPa; 17-Dic-10: $\Psi_{SEN} -3.81 \pm 0.089$ MPa, $\Psi_{HEN} -3.92 \pm 0.089$ MPa, $\Psi_{HES} -6.01 \pm 0.089$ MPa, $\Psi_{HPN} -6.22 \pm 0.089$ MPa).

A partir de la semana 14 (Ψ_S , 10-Dic-10) y semana 16 (Ψ_H , 24-Dic-10) el encino incrementó sus potenciales hídricos. En contraste el Pino continuó con un Ψ_S estable hasta un mes después (28-Ene-11), y el Ψ_H del Pino también incrementó pero por debajo del Ψ_H del Encino. En los meses de Febrero y Abril

(del 11-Feb-11 al 29-Abr-11) se registró la senescencia de la hoja del Encino, lo cual se tradujo en potenciales hídricos constantes (Ψ_{H-EN} -2.99 ± 0.062 MPa, Ψ_{H-ES} -4.54 ± 0.277 MPa, Ψ_{S-EN} -2.51 ± 0.098 MPa y Ψ_{S-ES} -3.03 ± 0.301 MPa) mientras Pino mostró un incremento en sus Ψ . A partir del 10-Junio-11, fecha en la que se registró la primer lluvia de verano (9 meses después de la primera lectura de Ψ) con un evento de 94.5mm, el Ψ_S y Ψ_H incrementaron casi a Ψ 's cercanos a los del inicio del muestreo (Ψ_{S-EN} -1.28 ± 0.096 , Ψ_{S-PN} -1.17 ± 0.096 , Ψ_{S-ES} -2.05 ± 0.096 , Ψ_{S-PS} -1.80 ± 0.101 , Ψ_{H-EN} -1.71 ± 0.089 , Ψ_{H-PN} -1.57 ± 0.089 , Ψ_{H-ES} -2.71 ± 0.089 , Ψ_{H-PS} -2.55 ± 0.089). A pesar del intenso periodo de estiaje en el sitio sin eventos de precipitación, se observó un Ψ muy variable temporalmente en este periodo. Además, se observó una correlación altamente significativa (Cuadro 3, $P < 0.0001$) entre los potenciales hídricos de suelo y hoja para las dos especies (Fig. 11). El Ψ_S y el Ψ_H se correlacionaron linealmente dentro de cada exposición. Así, las variaciones en el Ψ_S explicaron los cambios observados en Ψ_H ($R^2 = 0.94$ PN, $R^2 = 0.98$ PS, $R^2 = 0.96$ EN y $R^2 = 0.96$ ES), aunque no se detectaron diferencias en las pendientes de las agrupaciones de especie y exposición. La única diferencia se observó en la distribución de las observaciones, en donde los Ψ de la exposición Sur fueron hasta 2 MPa más negativos.

Cuadro 2. ANOVA de medidas repetidas para el potencial hídrico en suelo y hoja (Ψ_S y Ψ_H) incluyendo dos especies forestales de un bosque semiárido del Centro-Norte de México. Las variables de clasificación incluyen; exposición (Norte y Sur), especie (*Pinus cembroides* y *Quercus potosina*) y fecha (10-09-10, 17-09-10, 24-09-10, 01-10-10, 08-10-10, 15-10-10, 22-10-10, 29-10-10, 12-11-10, 19-11-10, 26-11-10, 03-12-10, 10-12-10, 17-12-10, 24-12-10, 14-01-11, 28-01-11, 11-02-11, 25-02-11, 11-03-11, 25-03-11, 30-03-11, 15-04-11, 29-04-11, 20-05-11, 10-06-11, 01-07-11 y 08-07-11).

Efecto	Ψ_S			Ψ_H		
	df	F	P	df	F	P
EXPOSICIÓN	1	3646.77	<.0001	1	4814.94	<.0001
ESPECIE	1	25.85	<.0001	1	2.45	0.1254
FECHA	27	461.22	<.0001	27	480.87	<.0001
EXP x ESP	1	0	0.9697	1	0.61	0.4407
EXP x FECHA	27	43.21	<.0001	27	23.80	<.0001
ESP x FECHA	27	12.18	<.0001	27	5.67	<.0001
ESPxEXPxFECHA	27	0.59	0.9545	27	0.70	0.8750

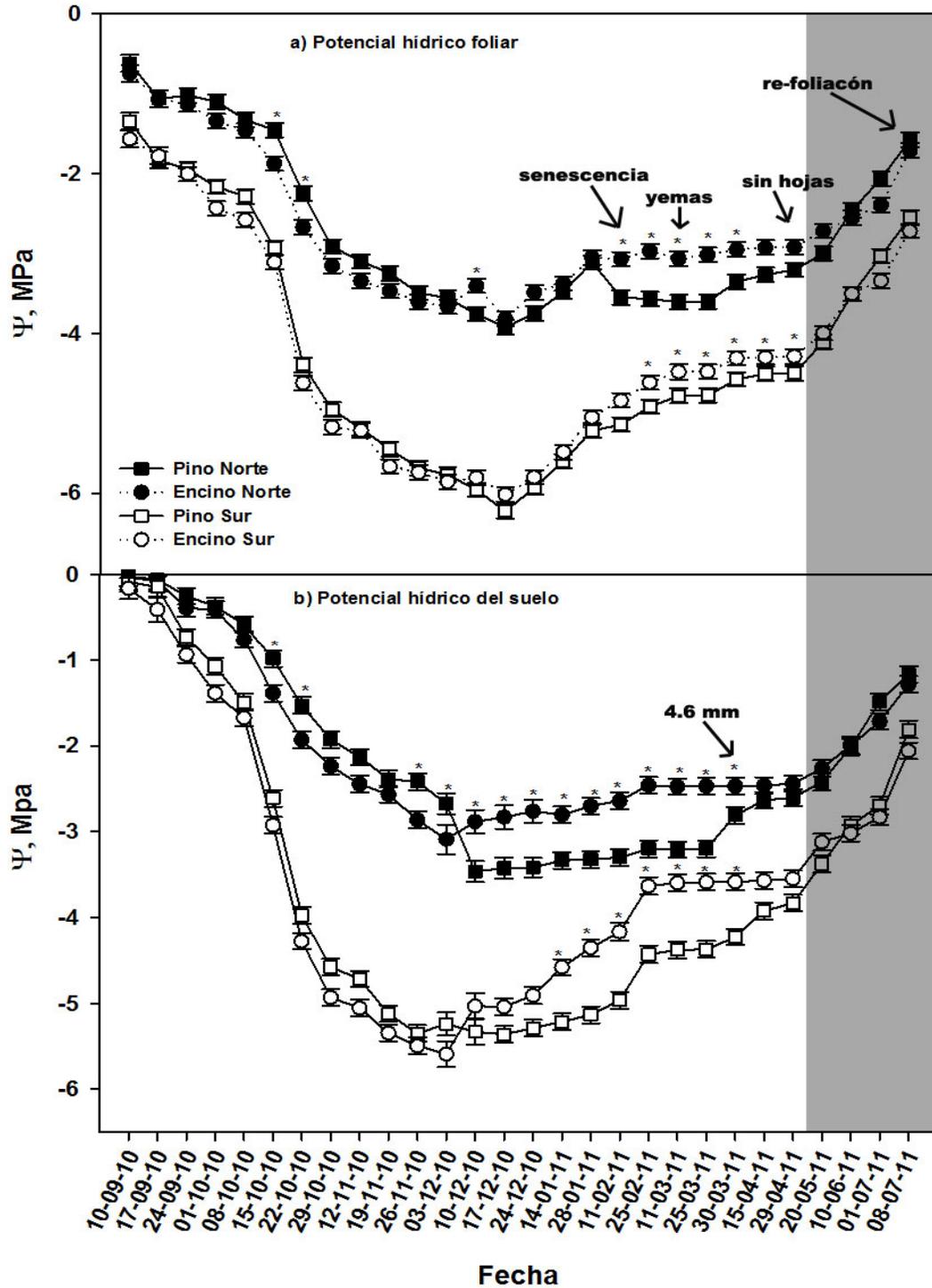


Figura 10. Potenciales hídricos asociados a *Pinus cembroides* y *Quercus potosina* en un bosque semiárido en diferente exposición y fecha. a) Potencial hídrico de la hoja (Ψ_H) y b) potencial hídrico del suelo (Ψ_S) entre Septiembre de 2010 y Julio de 2011. Las flechas indican eventos fenológicos y de precipitación. Las barras se refieren a ± 1 error estándar. El símbolo (*) señala medias de la combinación de tratamientos cuando se registraron diferencias significativas ($P < 0.05$).

Cuadro 3. Coeficiente de correlación y residuales de mínimos cuadrados (R^2) de la regresión lineal del potencial hídrico de la hoja (Ψ_H) y potencial hídrico del suelo (Ψ_S).

Factor	intercepto (y_0) \pm 1SE	pendiente (a) \pm 1SE	R^2	P
Pino-Norte	-0.9012 \pm 0.11539	0.8579 \pm 0.0458	0.94	<.0001
Pino-Sur	-1.2602 \pm 0.1163	0.8284 \pm 0.0277	0.98	<.0001
Encino-Norte	-0.8231 \pm 0.0891	0.9243 \pm 0.0391	0.96	<.0001
Encino-Sur	-1.2921 \pm 0.1335	0.8453 \pm 0.0334	0.96	<.0001

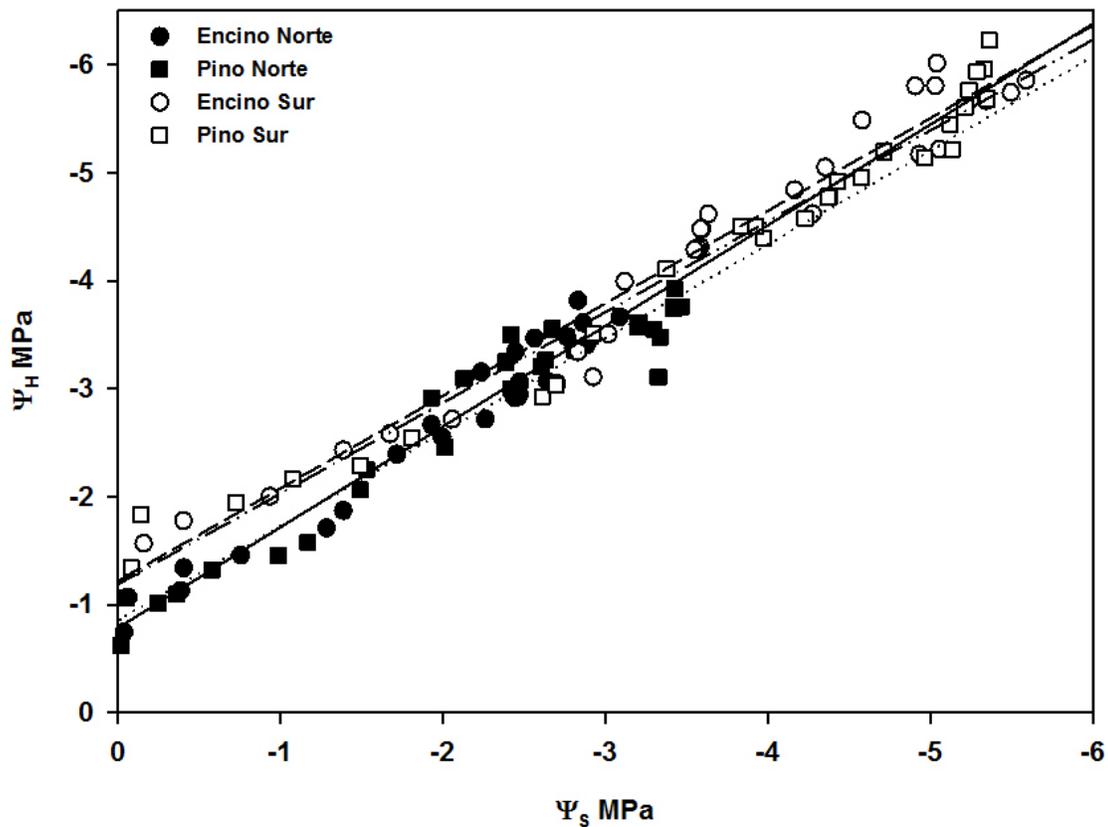


Figura 11. Relación entre potencial hídrico de la hoja (Ψ_H) el potencial hídrico del suelo (Ψ_S) del *Pinus cembroides* y *Quercus potosina* a diferente exposición. La relación fue descrita por la función lineal $y = a + b(x)$.

Para describir la diferencia en las variables de respuesta entre exposiciones se midió la profundidad del suelo en los sitios. Así, se observó que la exposición Norte tuvo una profundidad promedio de 21.4 ± 2.6750 cm que es significativamente mayor que en la exposición Sur donde se registró una profundidad de 15.5 ± 1.7795 cm. (Fig. 11, diferencia de 5.9 cm, $P < .0001$).

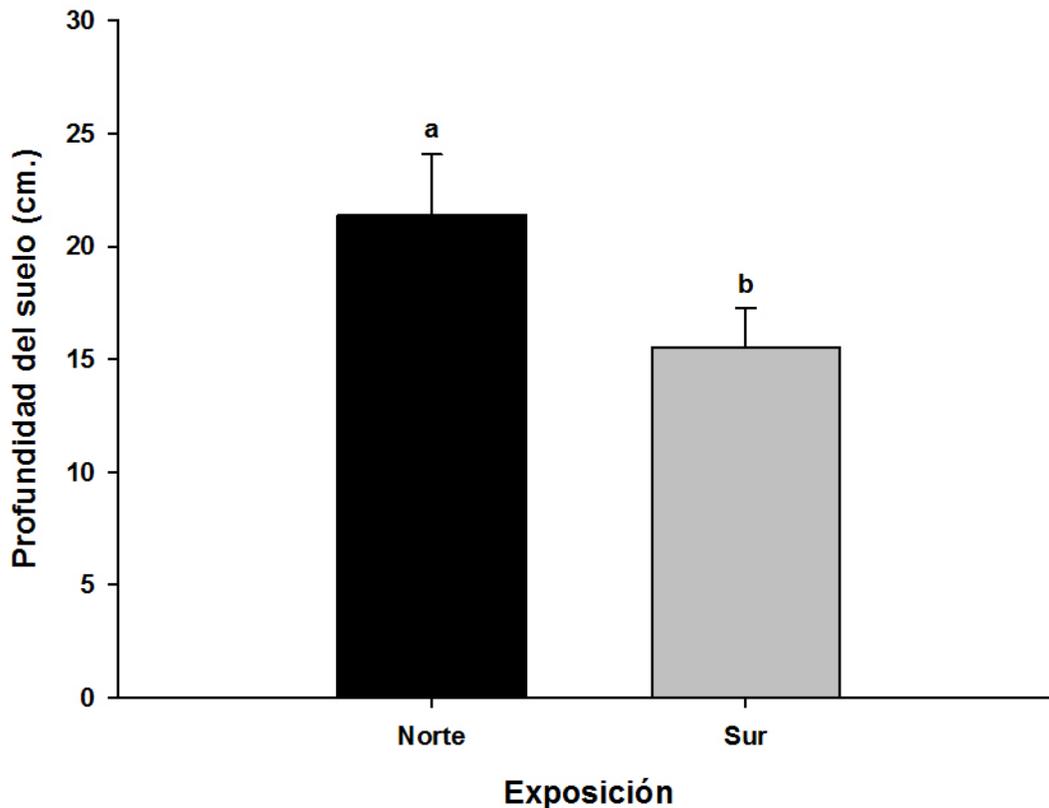


Figura 12. Profundidad promedio del suelo en diferentes exposiciones. Las barras verticales son los errores estándar ($\pm 1SE$). Las literales indican que hay diferencia significativa entre exposición. $P < 0.05$.

La distancia entre las dos especies considerando la totalidad de las parcelas, mostró un efecto observable en el Ψ de Pino, a partir de que se alcanzó el Ψ_S más negativo (Diciembre) y hasta el mes de Mayo, antes de que *Quercus potosina* tirará la hoja por completo (Fig. 13). Así, durante los primeros tres meses de monitoreo (Fig. 13a, b y c, para Septiembre, Octubre y Noviembre 2010, respectivamente), los Ψ_S en Pino no exhibieron una relación significativa con la distancia al Encino monitoreado en ambas exposiciones. Posteriormente, se registró una relación lineal negativa del Ψ_S con la distancia, registrada a partir del mes de Diciembre y hasta el mes de Mayo de 2011 (Fig. 13d a la 13i). En todos los casos, en la medida que el Encino se encontraba más lejano, los Ψ_S del Pino se hicieron más negativos (Cuadro 4, $P < .0001$).

Cuadro 4. Coeficiente de correlación y residuales de mínimos cuadrados (R^2) de la regresión lineal del potencial hídrico del suelo (ψ_s) del Pino y la distancia entre especies por parcela entre los meses de Septiembre de 2010 y Mayo de 2011.

Factor	intercepto (y_0) \pm 1SE	pendiente (a) \pm 1SE	R^2	P
		1. Exposición Norte		
Septiembre	-0.242 \pm 0.0629	0.032 \pm 0.0161	0.33	0.082
Octubre	-1.232 \pm 0.4300	-0.006 \pm 0.1100	0.00	0.957
Noviembre	-2.033 \pm 0.2430	-0.091 \pm 0.0621	0.21	0.181
Diciembre	-2.731 \pm 0.1900	-0.175 \pm 0.0464	0.74	0.013
Enero	-2.949 \pm 0.0515	-0.100 \pm 0.0131	0.88	<0.001
Febrero	-2.513 \pm 0.1290	-0.196 \pm 0.0330	0.82	<0.001
Marzo	-2.532 \pm 0.1000	-0.142 \pm 0.0257	0.79	<0.001
Abril	-1.219 \pm 0.2870	-0.369 \pm 0.0733	0.76	0.001
Mayo	-1.282 \pm 0.2580	-0.300 \pm 0.0659	0.72	0.002
		2. Exposición Sur		
Septiembre	-0.448 \pm 0.3500	-0.000 \pm 0.0702	0.00	0.992
Octubre	-3.630 \pm 0.3560	0.111 \pm 0.0819	0.18	0.212
Noviembre	-5.088 \pm 0.3000	0.006 \pm 0.0069	0.09	0.394
Diciembre	-4.465 \pm 0.1370	-0.201 \pm 0.0316	0.84	<0.001
Enero	-4.211 \pm 0.1490	-0.229 \pm 0.0344	0.85	<0.001
Febrero	-2.948 \pm 0.4110	-0.410 \pm 0.0934	0.73	0.003
Marzo	-3.088 \pm 0.1500	-0.295 \pm 0.0346	0.90	<0.001
Abril	-3.132 \pm 0.1020	-0.178 \pm 0.0236	0.88	<0.001
Mayo	-2.061 \pm 0.2550	-0.298 \pm 0.0567	0.80	0.001

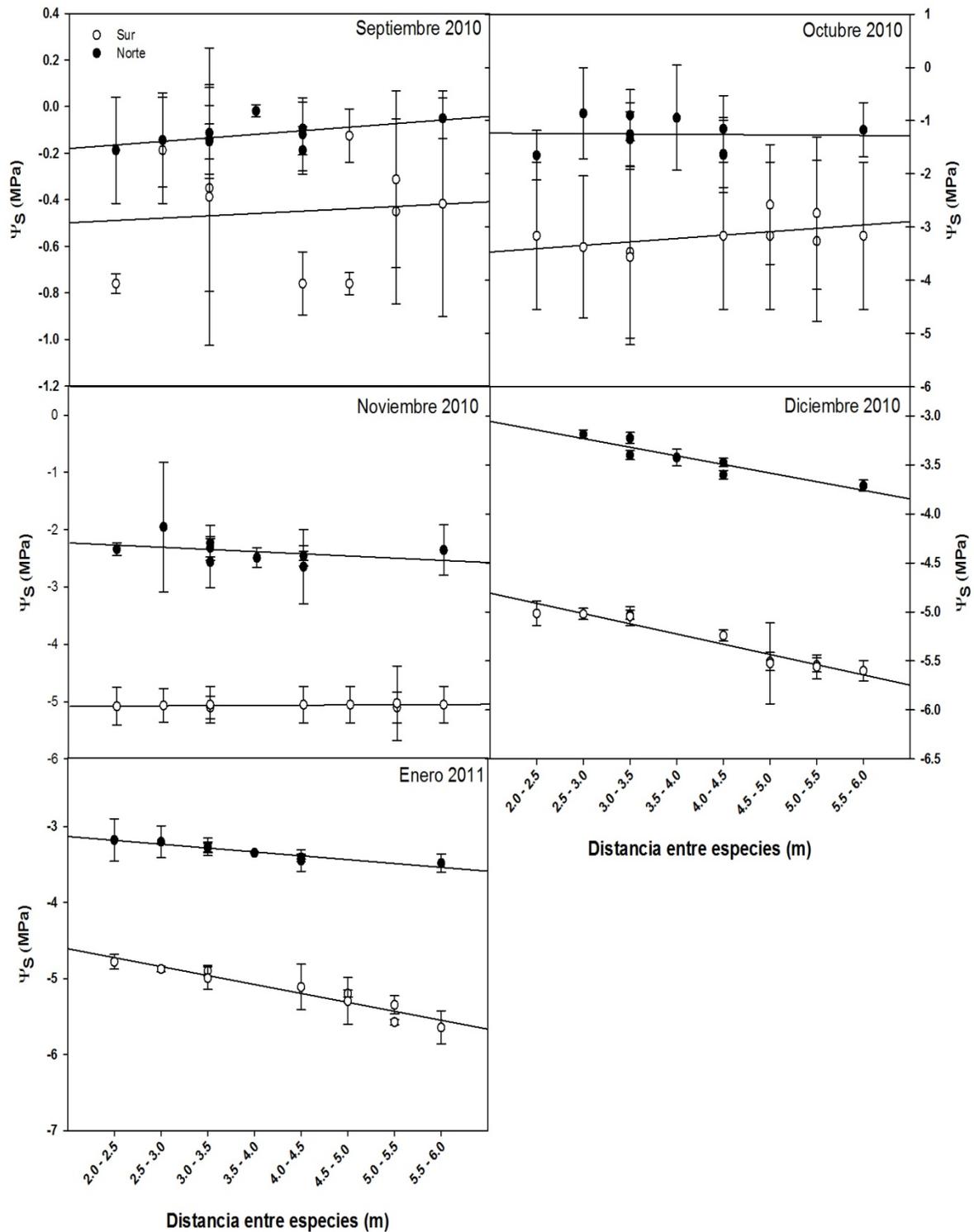
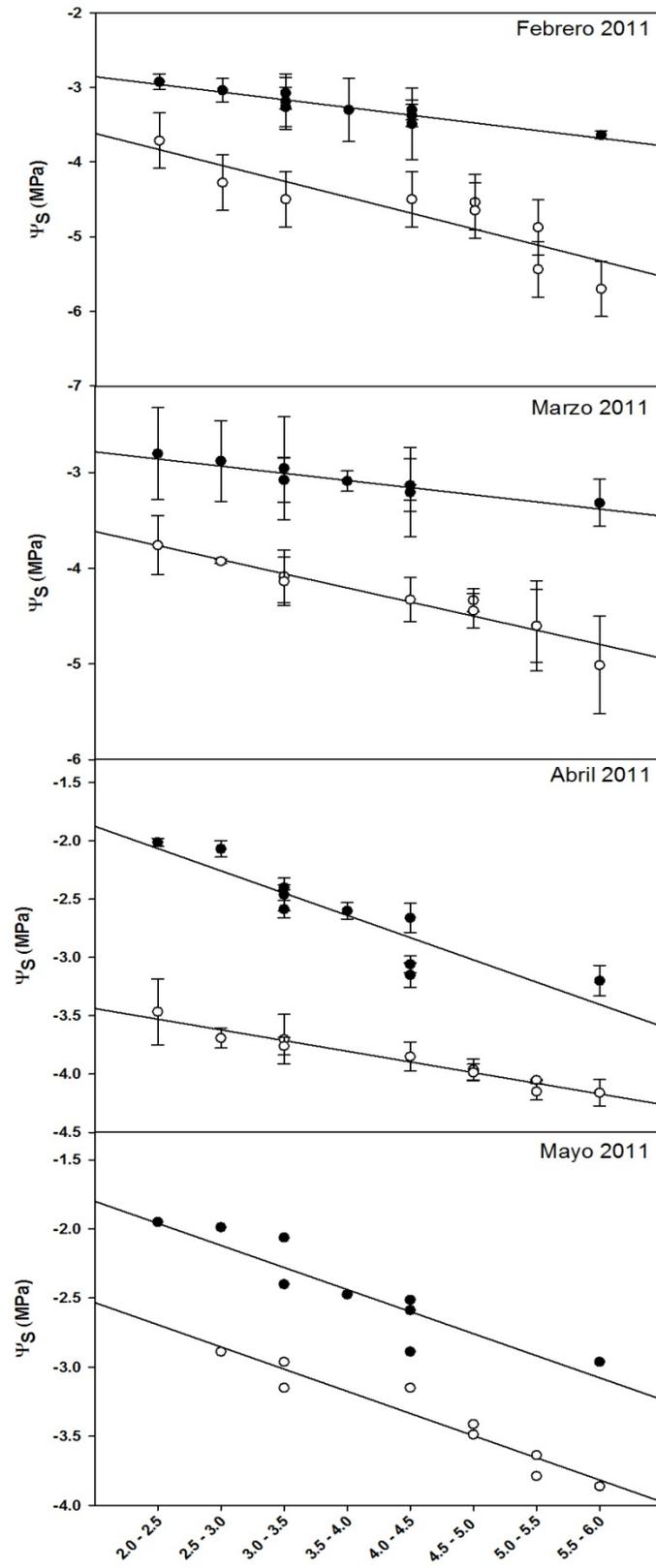


Figura 13. Relación lineal entre el potencial hídrico del suelo del *Pinus cembroides* y la distancia entre especies por parcela por exposición entre los meses de Septiembre de 2010 y Diciembre de 2011. Las barras verticales son los errores estándar (± 1 SE).

Figura 13. Continuación



3.3. Trayectoria temporal de la fotosíntesis, transpiración, conductancia estomática, eficiencia del uso de agua en la hoja.

Los promedios por tratamiento de la tasa fotosintética (A), tasa de transpiración (E), conductancia estomática (g_s), eficiencia de uso del agua instantánea (WUE) en la hoja mostraron variaciones significativas debido a la exposición, especie forestal y periodo de monitoreo (exposición x especie x fecha, $P < 0.05$, Cuadro 6 al Cuadro 9 y Anexo 2).

3.3.1. Tasa fotosintética

La tasa de asimilación neta de CO_2 en general tendió a ser menor en el periodo de Enero-Febrero que durante Marzo-Abril independientemente de la especie y exposición (Fig. 14, $P < 0.0001$, Cuadro 5). En la primera parte del monitoreo la A_{385} (asimilación máxima observada a 385 ppm CO_2) de los árboles en la exposición Norte fue mayor (Norte 11.04 ± 0.053 vs. Sur $10.81 \pm 0.059 \mu mol CO_2 m^{-2} s^{-1}$) mientras que los arboles en la exposición sur, particularmente del Encino, exhibieron mayores tasas en Marzo-Abril ($A_{385-ES-MARZO} 14.42 \pm 0.166 \mu mol CO_2 m^{-2} s^{-1}$ y $A_{385-ES-ABRIL} 15.06 \pm 0.332 \mu mol CO_2 m^{-2} s^{-1}$) Este incremento en A_{max} para el Encino-Sur parece corresponder con el aumento del Ψ_H en las diferentes fechas de muestreo (Fig. 15, $R^2 = 0.91$).

Cuadro 5. ANOVA de medidas repetidas para la tasas de asimilación neta de CO_2 (A , $\mu mol CO_2 m^{-2} s^{-1}$) incluyendo dos especies diferentes de un bosque semiárido del Centro-Norte de México. Efectos de exposición (Norte y Sur), especie (*Pinus cembroides* y *Quercus potosina*) y fecha (17-01-11, 31-01-11, 16-02-11, 01-03-11, 16-03-11, 30-03-11, 27-04-11).

Efecto	df	F	P
EXPOSICIÓN	1	8.91	0.0114
ESPECIE	1	251.83	<.0001
FECHA	6	778.85	<.0001
EXP x ESP	1	183.15	<.0001
EXP x FECHA	6	24.84	<.0001
ESP x FECHA	6	53.73	<.0001
ESP x EXP x FECHA	6	68.94	<.0001

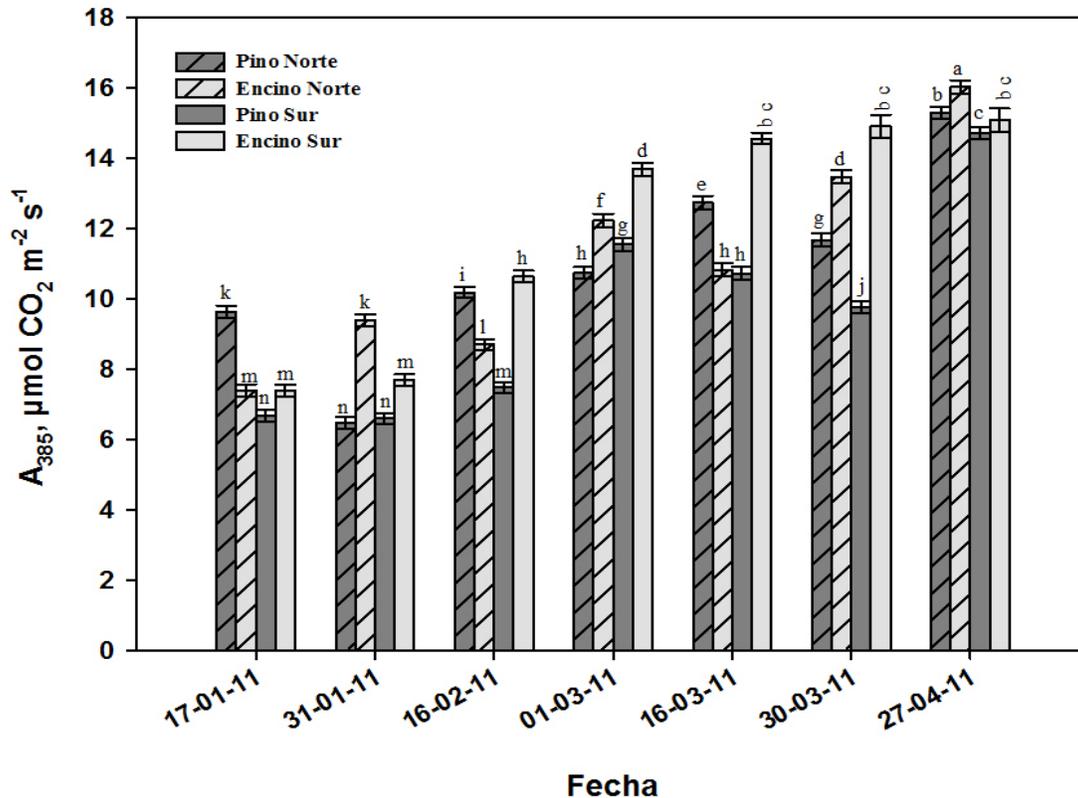


Figura 14. Tasa fotosintética (A , media \pm 1SE) entre los meses de Enero y Abril de 2011. Las letras distintas en las columnas indican diferencia significativa entre las especies a diferente exposición y fecha. $P < 0.05$.

La relación entre A_{max} y ψ_H muestra en particular en el caso de Encino en ambas exposiciones, que conforme disminuye el ψ_H la A_{max} tienden a disminuir a la par. El tratamiento Encino-Norte ($R^2 = 0.71$, $P = 0.0161$) y Encino-Sur ($R^2 = 0.91$, $P = 0.0008$) mostraron una relación significativa (Cuadro 6) diferente de cero. Sin embargo, la tasa de asimilación por unidad de cambio en el ψ_H (pendiente) en el Encino-Sur fue un orden de magnitud mayor que la observada en el lado Norte (Fig. 15, 10.1 vs. 1.6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}/\text{MPa}$, respectivamente para exposición Sur y Norte).

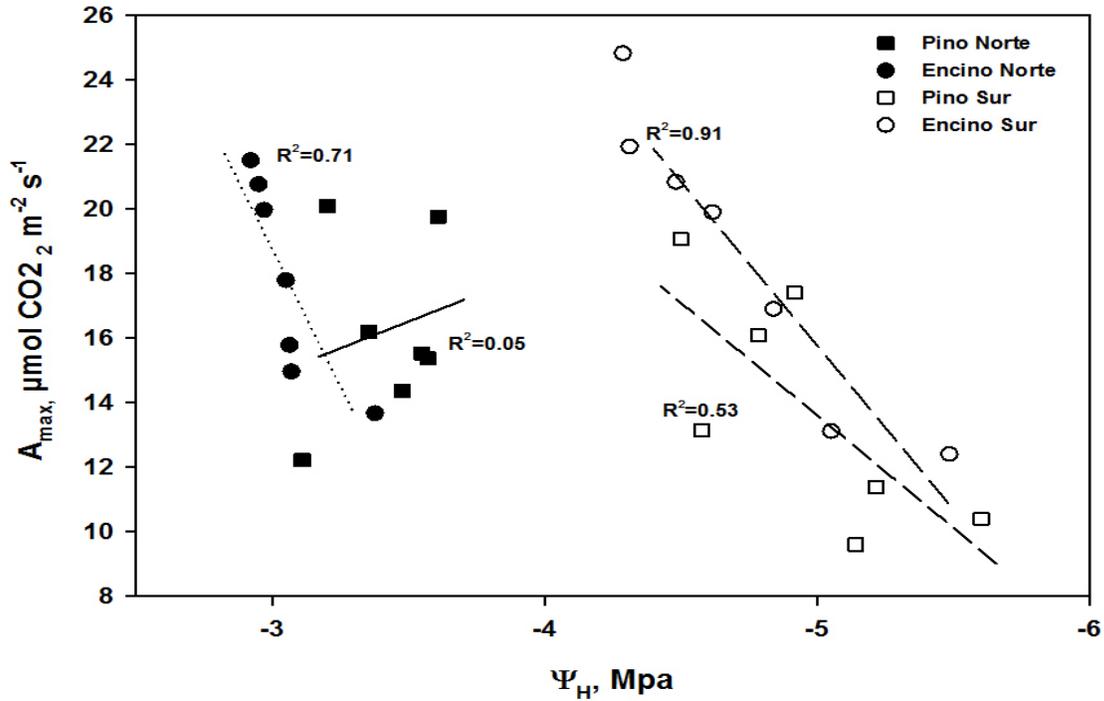


Figura 15. Relación entre la fotosíntesis máxima (A_{max}) y el potencial hídrico de la hoja (Ψ_H) en *Pinus cembroides* y *Quercus potosina* en diferente exposiciones. La relación fue descrita por la función lineal $y = a + b(x)$.

Cuadro 6. Coeficiente de correlación y residuales de mínimos cuadrados (R^2) de la regresión lineal de la fotosíntesis máxima (A_{max}) y el potencial hídrico de la hoja (Ψ_H).

Tratamiento	intercepto (y_0) \pm 1ES	pendiente (a) \pm 1ES	R^2	P
Pino-Norte	4.6349 \pm 21.7895	-3.3057 \pm 6.3808	0.05	0.6265
Pino-Sur	48.4433 \pm 14.3138	6.9684 \pm 2.8769	0.54	0.0600
Encino-Norte	6.9558 \pm 1.4526	1.6937 \pm 0.4745	0.72	0.0161
Encino-Sur	66.4979 \pm 6.7068	10.1467 \pm 1.4143	0.91	0.0008

3.3.2. Tasa de transpiración

Con respecto a la tasa de transpiración (E), se observó un incremento significativo de esta en ambas especies, a medida que avanzó la temporada de estiaje (Cuadro 7, Fig. 16, $P < 0.001$ especie \times exposición \times fecha), sin embargo el patrón ascendente de la E fue más pronunciado en los árboles de exposición Norte, a diferencia de la exposición Sur. Casi en su generalidad, las E más altas se observaron en el Pino de exposición Norte (1.40 ± 0.012 mmol H_2O $m^{-2} s^{-1}$

promedio), mientras el Pino en exposición Sur (promedio $0.74 \pm 0.012 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) mostró en la mayor parte de los monitoreos, las menores tasas de E , incluso más que el Encino Sur (promedio $0.99 \pm 0.015 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Estos resultados muestran que mientras el Pino-Sur aumentó su actividad fotosintética (de 6.59 a $14.71 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) con el avance del estiaje, casi mantuvo su E (de 0.44 a $1.04 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) como estrategia para reducir pérdidas de agua.

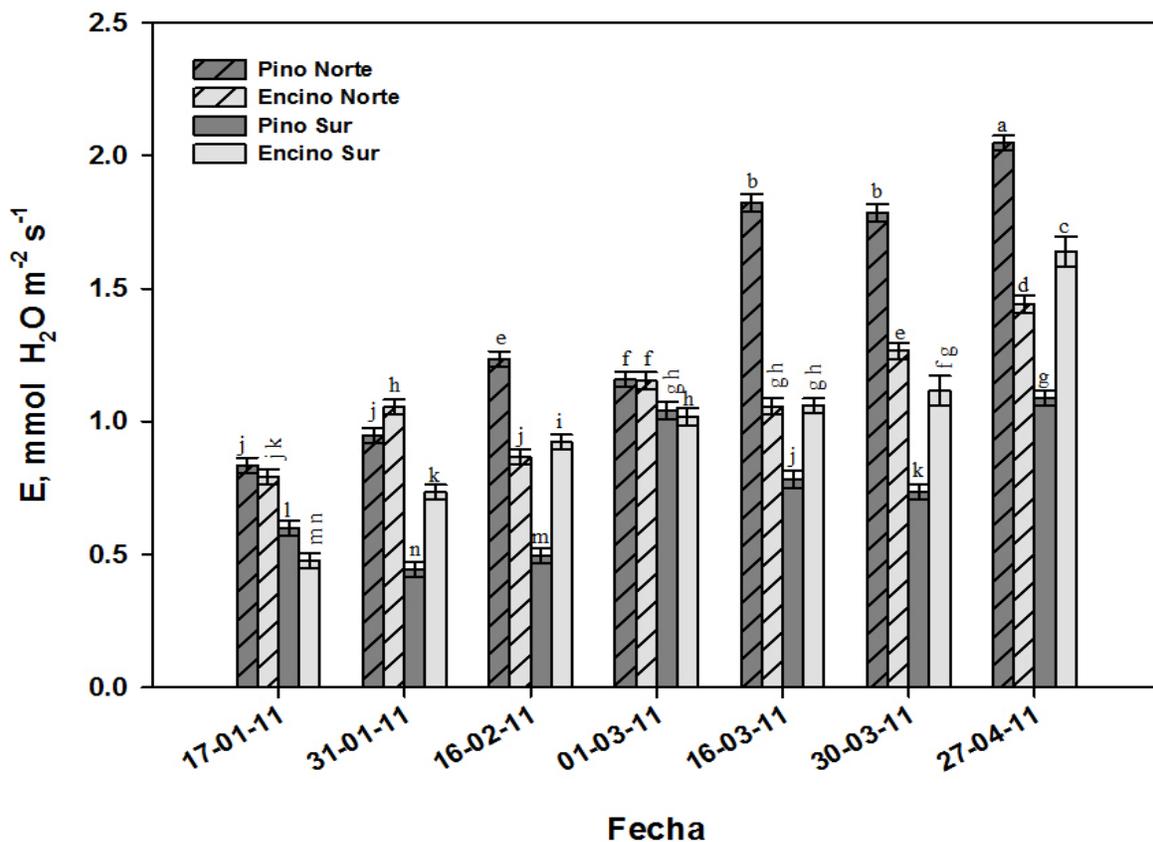


Figura 16. Transpiración (E , media \pm 1SE) entre los meses de Enero y Abril de 2011. Las letras distintas en las columnas indican diferencia significativa entre las especies a diferente exposición y fecha. $P < 0.05$.

Cuadro 7. ANOVA de medidas repetidas para la transpiración (E , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) incluyendo dos especies diferentes de un bosque semiárido del Centro-Norte de México. Efectos de exposición (Norte y Sur), especie (*Pinus cembroides* y *Quercus potosina*) y fecha (17-01-11, 31-01-11, 16-02-11, 01-03-11, 16-03-11, 30-03-11, 27-04-11).

Efecto	df	F	P
EXPOSICIÓN	1	793.95	<.0001
ESPECIE	1	4.96	0.0459
FECHA	6	295.68	<.0001
EXP x ESP	1	446.43	<.0001
EXP x FECHA	6	22.92	<.0001
ESP x FECHA	6	20.74	<.0001
ESP x EXP x FECHA	6	69.61	<.0001

3.3.3. Conductancia estomática

Por otro lado, la conductancia estomática (g_s) presentó una tendencia ascendente con el avance del estiaje (Cuadro 8, $P < 0.001$, Fig. 17) similar al de la E , siendo el Pino-Norte el que mostró en promedio mayor g_s en las 7 fechas ($0.8634 \pm 0.0134 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$). En relación a los individuos de la exposición Sur, en general la g_s fue menor a la de arboles de exposición Norte, además el Encino de exposición Sur (promedio $0.0.6387 \pm 0.070 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) mostró una conductancia al menos el doble de la del Pino (promedio $0.2719 \pm 0.035 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en las 3 últimas fechas.

Cuadro 8. ANOVA de medidas repetidas para la conductancia estomática (g_s , $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) incluyendo dos especies diferentes de un bosque semiárido del Centro-Norte de México. Efectos de exposición (Norte y Sur), especie (*Pinus cembroides* y *Quercus potosina*) y fecha (17-01-11, 31-01-11, 16-02-11, 01-03-11, 16-03-11, 30-03-11, 27-04-11).

Efecto	df	F	P
EXPOSICIÓN	1	846.08	<.0001
ESPECIE	1	20.81	0.0007
FECHA	6	520.60	<.0001
EXP x ESP	1	257.37	<.0001
EXP x FECHA	6	34.47	<.0001
ESP x FECHA	6	17.27	<.0001
ESP x EXP x FECHA	6	24.87	<.0001

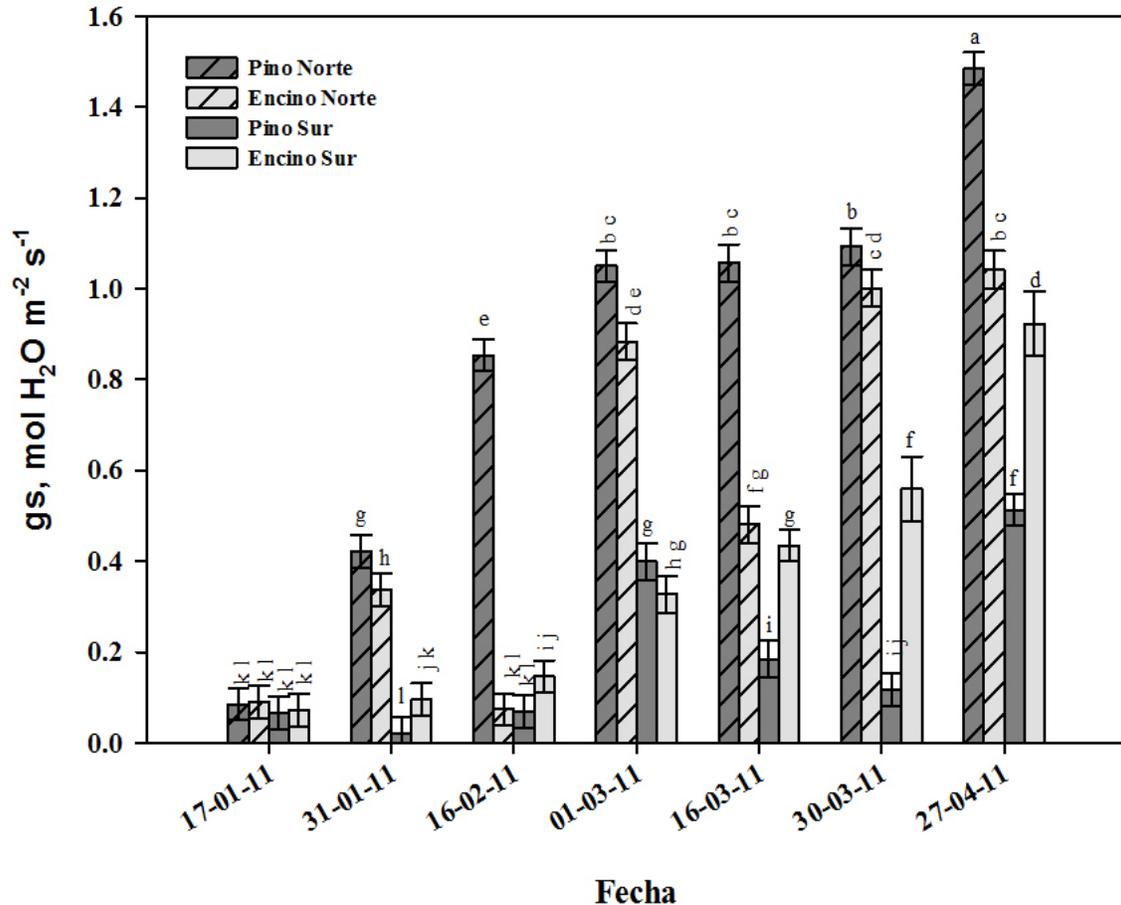


Figura 17. Conductancia estomática (g_s , media \pm 1ES) entre los meses de Enero y Abril de 2011. Las letras distintas en las columnas indican diferencia significativa entre las especies a diferente exposición y fecha. $P < 0.05$.

Se observó una relación positiva significativa entre la tasa fotosintética y la conductancia estomática (Cuadro 9, Fig. 18) con la tasa de intercambio mas eficiente en el Encino-Sur y la más pobre en el Pino-Sur (8.59 y $6.71 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ respectivamente). Mientras que la relación entre la transpiración y la conductancia estomática (Cuadro 10) mostró una relación positiva significativa muy similar en todos los casos, exhibiendo las menores pendientes en ambas especies en la exposición Norte (Fig. 19).

Cuadro 9. Coeficiente de correlación y residuales de mínimos cuadrados (R^2) de la regresión lineal de la tasa fotosintética (A_{385}) y conductancia estomática (g_s).

Tratamiento	intercepto (y_0) \pm 1ES	pendiente (a) \pm 1ES	R^2	P
Pino-Norte	6.889 \pm 1.497	4.710 \pm 1.550	0.65	0.0288
Pino-Sur	6.710 \pm 0.619	14.963 \pm 2.367	0.89	<0.001
Encino-Norte	7.350 \pm 0.691	6.793 \pm 1.018	0.90	<0.001
Encino-Sur	8.598 \pm 1.255	9.273 \pm 2.716	0.70	0.0190

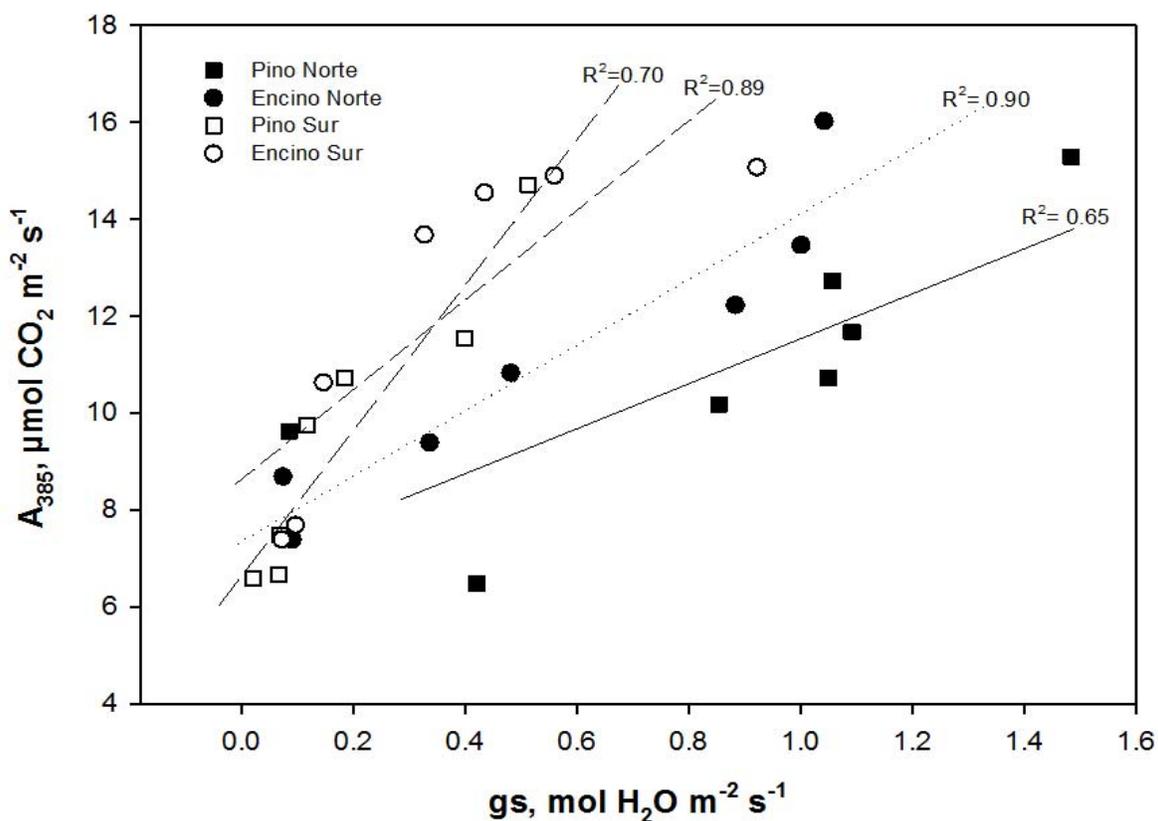


Figura 18. Relación entre la tasa fotosintética (A) y la conductancia estomática (g_s) del *Pinus cembroides* y *Quercus potosina* para diferentes exposiciones. La relación fue descrita por la función lineal $y = a + b(x)$.

Cuadro 10. Coeficiente de correlación y residuales de mínimos cuadrados (R^2) de la regresión lineal de la transpiración (E) y la conductancia estomática (g_s).

Tratamiento	intercepto (y_0) \pm 1ES	pendiente (a) \pm 1ES	R^2	P
Pino-Norte	0.6356 \pm 0.2116	0.8902 \pm 0.2191	0.76	0.0097
Pino-Sur	0.4895 \pm 0.0440	1.2889 \pm 0.1682	0.92	0.0006
Encino-Norte	0.8101 \pm 0.0545	0.5018 \pm 0.0803	0.88	0.0015
Encino-Sur	0.5889 \pm 0.0786	1.1128 \pm 0.1701	0.89	0.0013

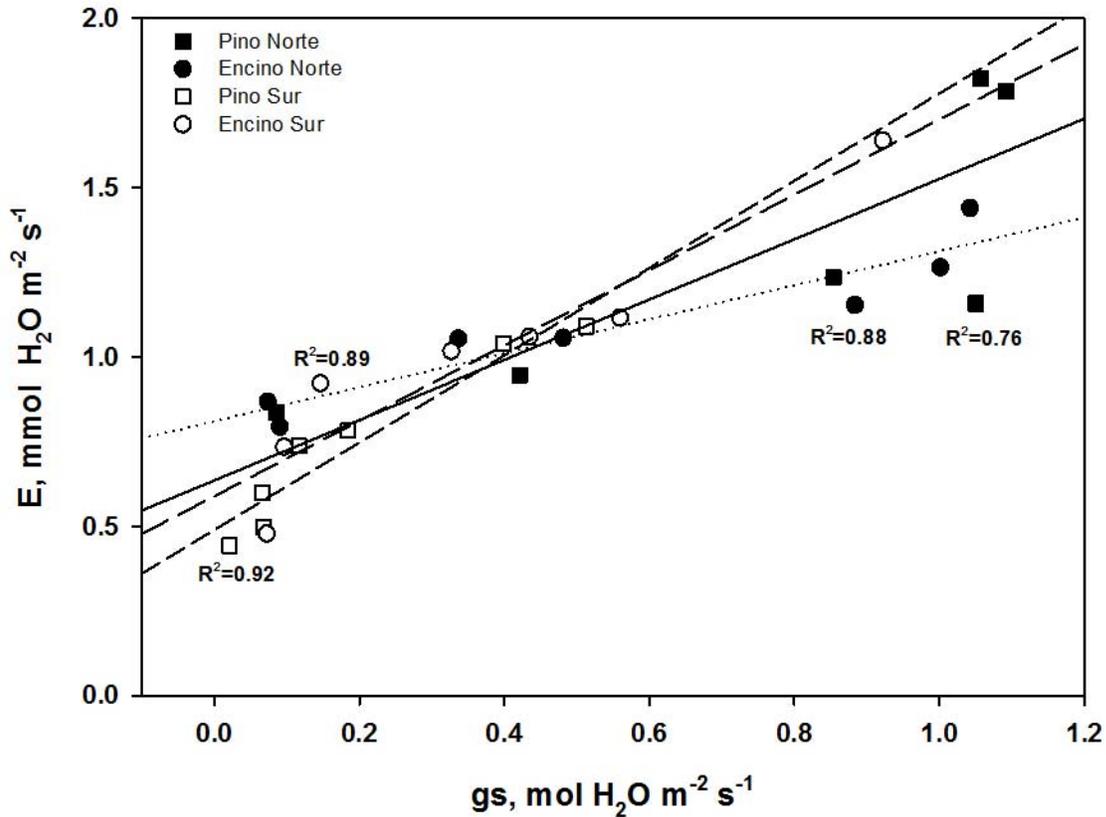


Figura 19. Relación entre transpiración (E) y la conductancia estomática (g_s) del *Pino cembroides* y *Quercus potosina* a diferente exposición. La relación fue descrita por la función lineal $y = a + b(x)$.

3.3.4 Eficiencia del uso de agua

Importantes diferencias se observaron durante el periodo de estiaje, en la relación de A con E , causadas por la especie y exposición (WUE , Cuadro 11, especie x exposición x fecha $P < 0.0001$). En la mayoría de las ocasiones los arboles en exposición Sur mostraron el WUE mas alto particularmente en la exposición Sur (promedio $12.8765 \pm 0.14146 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}$, Fig. 20) en el mes de Enero. Con el avance del estiaje, la WUE tendió a estabilizarse en la mayoría de los casos.

Entre la WUE y ψ_H (Fig. 21), se observó una relación marginal en Encino mostrando una WUE estable hasta alcanzar potenciales de alrededor de -3.8 MPa (Cuadro 12, $P = 0.07$). En el caso de Pino, parece existir mismo patrón excepto que la WUE es menor y que esta alcanza un máximo cuando se alcanzan potenciales de -5 MPa , para caer posteriormente (Cuadro 12, $P = 0.004$, Fig. 21).

Cuadro 11. ANOVA de medidas repetidas para la eficiencia de uso de agua (WUE , $\mu\text{mol CO}_2$ $\text{mmol H}_2\text{O}$) incluyendo dos especies diferentes de un bosque semiárido del Centro-Norte de México. Efectos de exposición (Norte y Sur), especie (*Pinus cembroides* y *Quercus potosina*) y fecha (17-01-11, 31-01-11, 16-02-11, 01-03-11, 16-03-11, 30-03-11, 27-04-11).

Efecto	df	F	P
EXPOSICIÓN	1	371.93	<.0001
ESPECIE	1	8.86	0.0459
FECHA	6	5.01	<.0001
EXP x ESP	1	54.03	<.0001
EXP x FECHA	6	13.65	<.0001
ESP x ECHA	6	13.75	<.0001
ESP x EXP x FECHA	6	45.77	<.0001

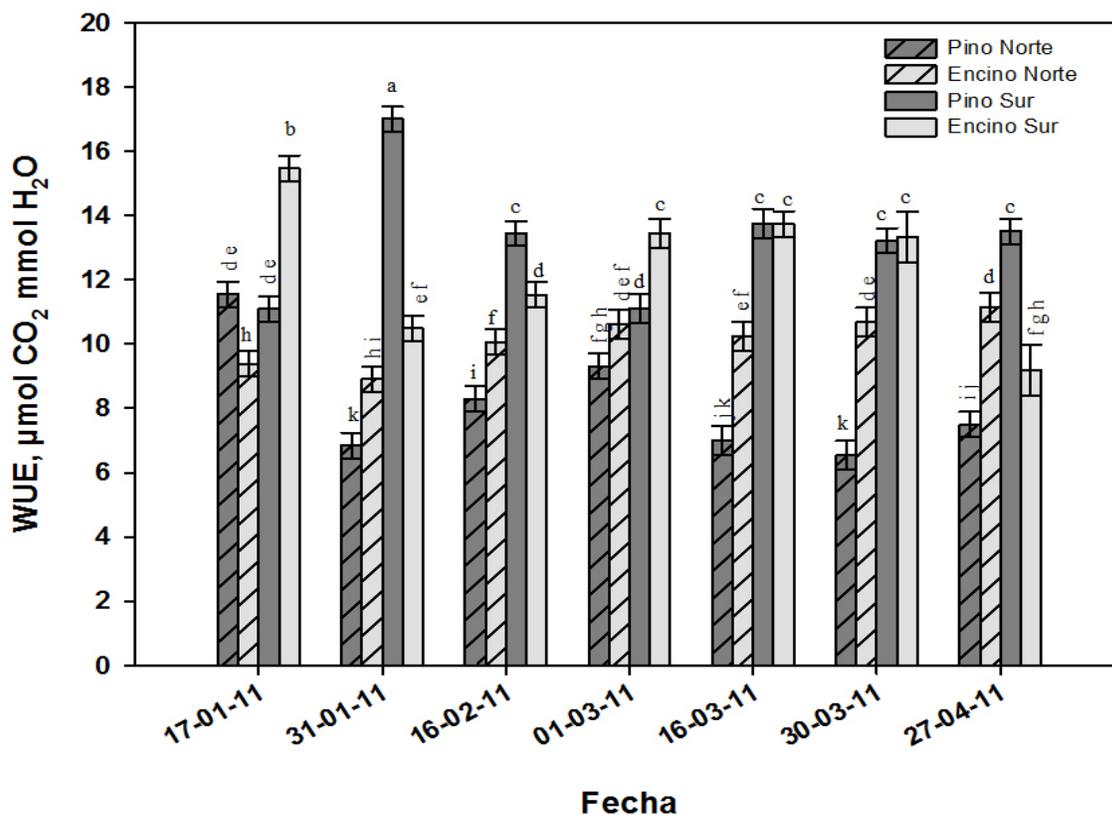


Figura 20. Eficiencia del uso del agua (WUE , media \pm 1SE) entre los meses de Enero y Abril de 2011. Las letras distintas en las columnas indican diferencia significativa entre las especies a diferente exposición y fecha. $P < 0.05$.

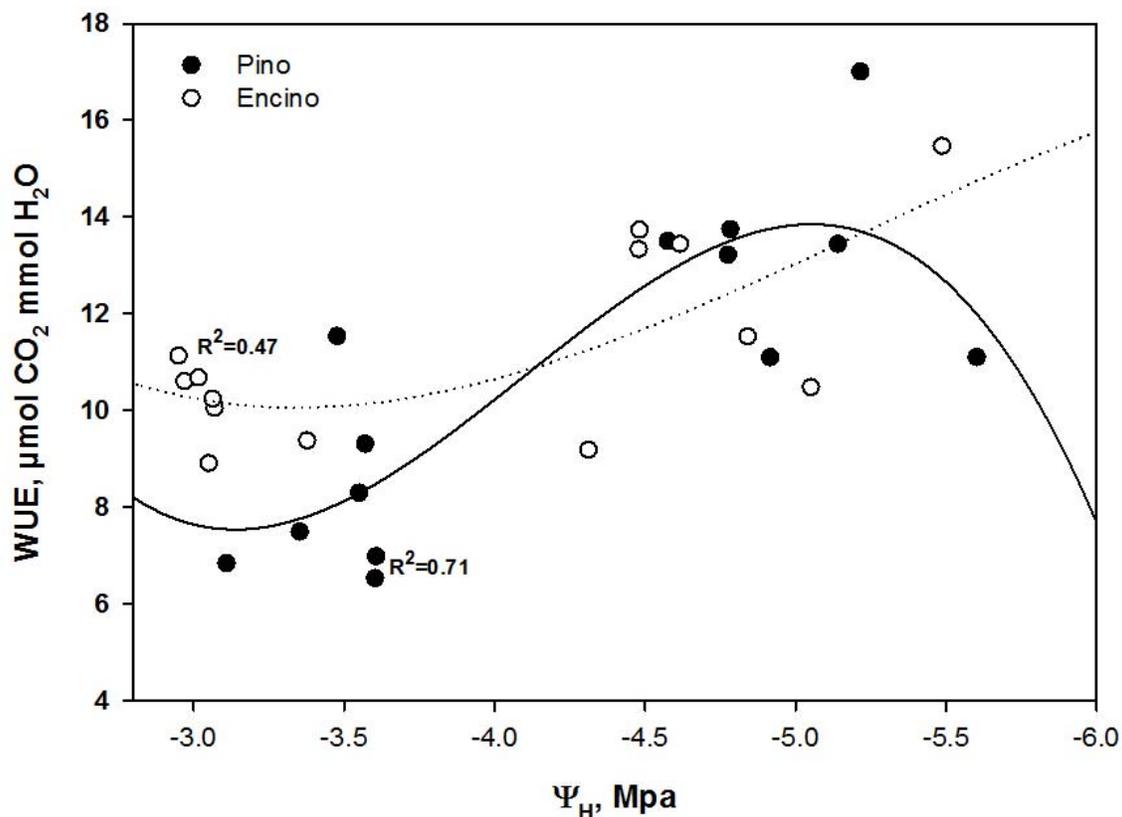


Figura 21. Relación entre la eficiencia del uso de agua (WUE) y el potencial hídrico de la hoja (Ψ_H) para *Pinus cembroides* y *Quercus potosina*. La relación fue descrita por una función polinomial cúbica $y = y_0+ax+bx^2+cx^3$.

Cuadro 12. Coeficientes de correlación y residuales de mínimos cuadrados (R^2) de la regresión polinomial cubica de la eficiencia de uso de agua (WUE) y el potencial hídrico de la hoja (Ψ_H).

Tratamiento	$y_0 \pm 1ES$	$a \pm 1ES$	$b \pm 1ES$	$c \pm 1ES$	R^2	P
Pino	114.03 ± 121.57	85.57 ± 84.79	22.09 ± 19.40	1.79 ± 1.46	0.71	0.0046
Encino	37.57 ± 110.27	19.54 ± 81.37	4.30 ± 19.45	0.27 ± 1.51	0.47	0.0786

En la relación de WUE y g_s (Fig. 21), solo se observó una asociación significativas para Pino ($P=0.0046$).

2.3.5 Estimación del porcentaje de cobertura foliar

El porcentaje de cobertura foliar mostró diferencias significativas ($P < 0.05$) entre 6 fechas y exposiciones, aunque estas diferencias entre exposiciones no fueron detectables promediando las coberturas de todas las evaluaciones ($P > 0.05$). La pérdida del follaje y avance de senescencia en *Quercus potosina* (Fig. 22) no implicó una disminución de la tasa de fotosíntesis a nivel de hoja (Fig. 23) inclusive cuando el individuo ya había perdido hasta el 80% de su follaje.

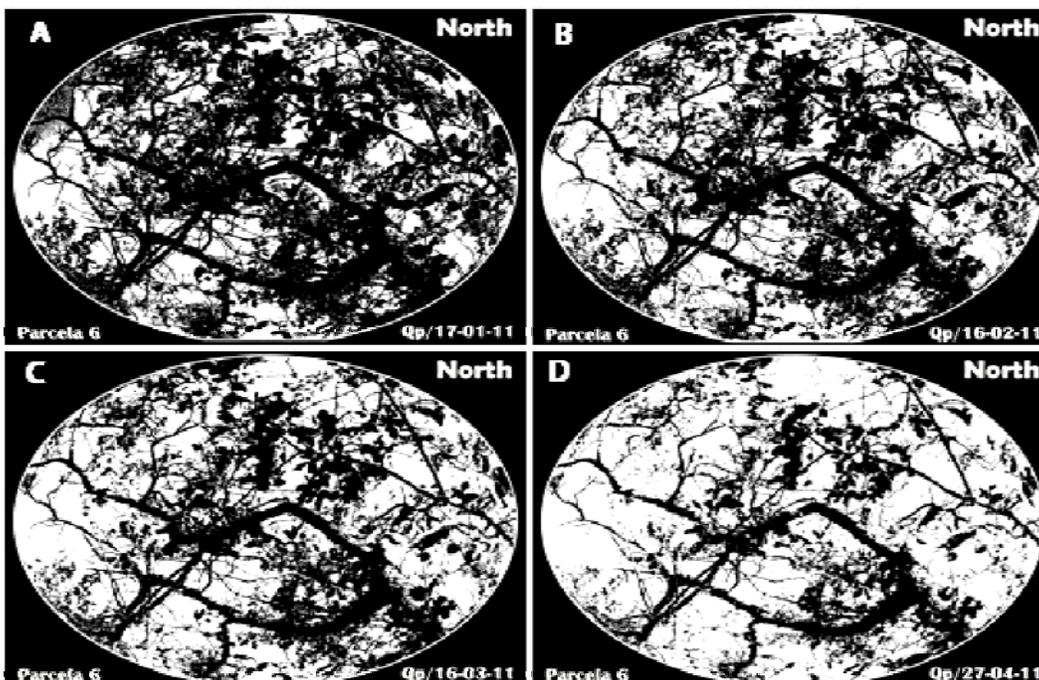


Figura 22. Pérdida de la cobertura foliar de un individuo de *Quercus potosina* en la parcela 6 a diferentes fechas, analizadas con el software Gap Light Analyzer v.2. Foto digital del: A) 17-Ene-11; B) 16-Feb-11; C) 16-Mar-11 y D) 27-Abr-11.

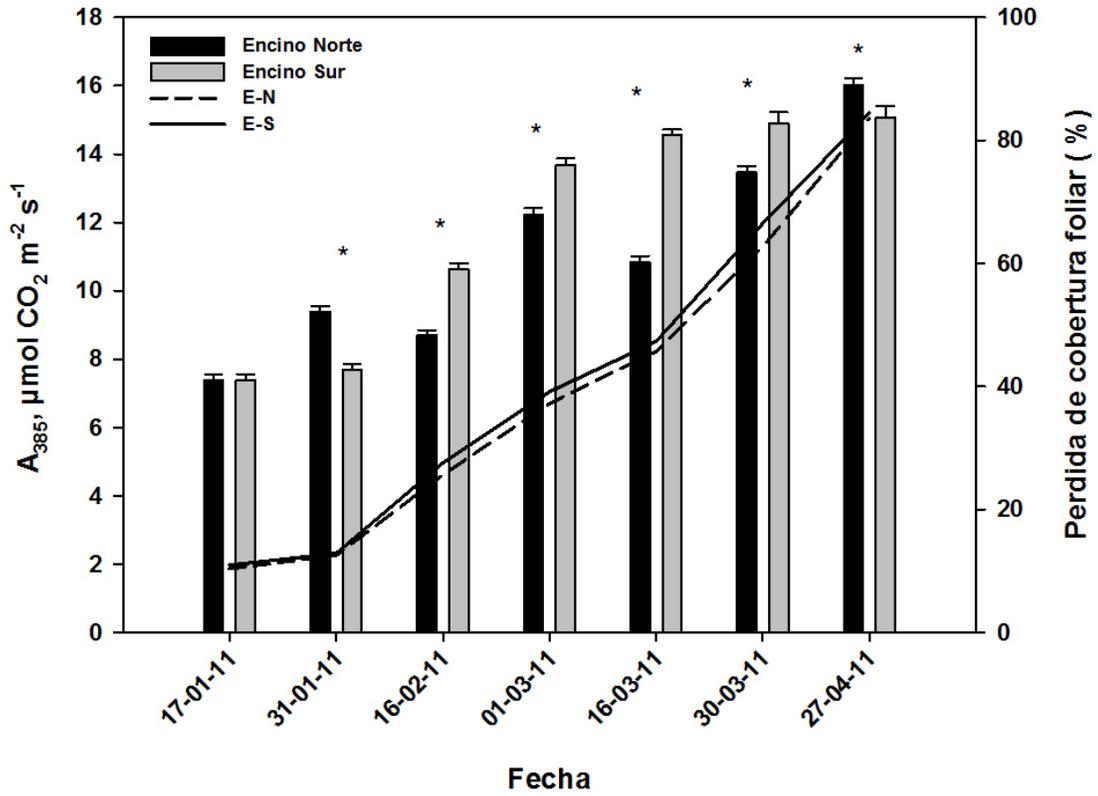


Figura 23. Tasa de fotosíntesis (eje izquierdo) y pérdida de cobertura foliar (eje derecho) del *Quercus potosina* a diferentes exposiciones entre los meses de Enero y Abril de 2011. El “*” señala que existen diferencias significativas entre fechas en la misma exposición ($P < 0.05$).

4. Discusión

Esta investigación mostró que las características morfológicas y ecofisiológicas de las dos especies forestales, en conjunto con la exposición y los factores físicos asociados a esta, juegan un papel muy importante para definir las relaciones hídricas de estas especies en los bosques semiáridos del Centro-Norte de México. Los resultados de este estudio proporcionan evidencia de que *Pinus cembroides* y *Quercus potosina* son capaces de sobrellevar una sequía tan prolongada como la del presente año, gracias a la combinación de mecanismos que incluye plasticidad de rasgos fisiológicos, adquisición de agua de fuentes subterráneas y estrategias de escape de déficits hídricos.

4.1. Progresión temporal del potencial hídrico en suelo y hoja

En general, el Ψ_S y Ψ_H de ambas especies mostraron un patrón de variación sincronizado independientemente de la exposición. Lo más remarcable de la variación estacional del Ψ_S y Ψ_H tiene que ver con la estabilización de potencial hídrico que se alcanzó en el periodo más seco (Enero a Mayo 2011) a pesar de que no se observaron precipitaciones en un periodo de casi 9 meses. La comprensión de estas estrategias es de suma importancia para la selección de especies adecuadas para la reforestación de áreas afectadas por los periodos de estiaje prolongados (Van Wijk et al. 2000).

Tal y como se había previsto en la hipótesis 1, el estado hídrico en lo referente a Ψ_S y Ψ_H *Quercus potosina* tendió a ser ligeramente mayor (menos negativo) que el observado en *Pinus cembroides*, en la medida que avanzó el estiaje (Fig. 10). Esto sucedió, a pesar de que en los primeros 3 meses del estudio los Ψ de las especies mostraron un mismo patrón. Sin embargo, a partir del mes de Diciembre comenzó a marcarse una diferencia significativa, cuando el Ψ tanto en hoja como en suelo en *Quercus potosina* se hizo menos negativo. Posteriormente, con la entrada de la senescencia (11-Feb-11) y el brote de las yemas (11-Mar-11) de la hoja en Encino, mostró una estabilización del Ψ por 3 meses hasta la caída total de la hoja (29-Abr-11). En este periodo fenológico, aparentemente el Pino se vió

beneficiado posiblemente por la baja demanda de agua del suelo por parte del Encino, lo cual se observa en el aumento de su Ψ , el cual alcanzó condiciones similares a las del Encino y a las del inicio del estudio. Estos resultados también apoyan a la hipótesis 2, donde la recuperación de los Ψ de *Quercus potosina* después del estiaje debería ocurrir a partir de Ψ menos negativos en comparación a *Pinus cembroides* como consecuencia de la senescencia de la hoja.

Tanto el Pino como el Encino alcanzaron sus Ψ más negativos durante las dos primeras semanas de Diciembre, tres meses después del último evento de lluvias. Esta tendencia es comparable con los resultados de una cuenca forestal experimental situada al Centro-Oeste del Mediterráneo Español en donde *Quercus pyrenaica* (Ψ_H -2.3 ± 0.3 Mpa y Ψ_S -1.8 ± 0.1 Mpa) y *Pinus halepensis* (Ψ_H -2.3 ± 0.2 Mpa y Ψ_S -1.9 ± 0.1 Mpa) alcanzaron Ψ más bajos en el mes de Diciembre (2006) (Hernandez-Santana et al. 2008), sin embargo los Ψ no fueron tan negativos como en este estudio. De acuerdo a varios reportes, las especies de Encinos americanos y europeos en general, han demostrado ser muy resistentes a la sequía debido a su capacidad de ajuste osmótico en respuesta al estrés hídrico (Bahari et al. 1985, Abrams 1990, Bréda et al. 1993, Aranda et al. 1996, Corcuera et al. 2002).

Entre los mecanismos que pueden explicar la estabilización del potencial hídrico durante el estiaje, se encuentra la distribución y asignación de raíces en reservorios profundos de humedad y mecanismos de levantamiento hídrico (Whitmore y Whalley 2009). De acuerdo a esto, *Quercus potosina* parece distribuir sus raíces verticalmente y aprovechar el agua almacenada en fracturas presentes en el lecho rocoso o de la misma roca porosa del sitio. Por ejemplo, la Riolita San Miguelito puede almacenar hasta 12.5 % de su peso como agua y hacerlo disponible en las capas superiores del suelo a través de levantamiento hidráulico (León y Squeo 2003). *Pinus cembroides* en contraste parece que difiere en la distribución de su sistema radical y quizás en la operación de mecanismos de levantamiento. Esto se deduce de dos hechos, 1) el Ψ_H y Ψ_S asociado a Pino tienden a ser ligeramente más negativos que los observados en Encino, particularmente durante la segunda parte del estiaje (Enero-Mayo, Fig. 10) quizás

indicando limitaciones de exploración vertical por sus raíces, 2) el Pino parece beneficiarse del agua de levantamiento que posiblemente realiza el Encino. Esto se dedujo de la relación negativa observada entre el Ψ_S y la distancia a un árbol de Encino (Fig. 13). Así, a una mayor distancia de un árbol de Encino, el Ψ_S en Pino tiende a ser más negativo, en meses más secos (Diciembre 2010 a Mayo 2011). De esta manera, parece ser que durante el día, las raíces del Encino absorben agua del subsuelo la cual es posiblemente transpirada inmediatamente por las hojas. Durante la noche, la E es mínima y los Ψ del Encino pueden aumentar sobre los Ψ_S , de modo que el agua es depositada cerca de la superficie. Este proceso nocturno es pasivo, conducido por una diferencia de potencial hídrico a favor del suelo (Horton y Hart 1998).

Por otra parte, las fluctuaciones observadas en los Ψ_H fueron muy similares ($R^2 = 0.96$) a las fluctuaciones observadas al Ψ_S ($R^2 = 0.96$, Fig. 12). El potencial hídrico de este al parecer fue resultado directo de la profundidad del suelo de ambas exposiciones (Fig. 11). Esta asociación entre el Ψ_H con el Ψ_S fue confirmada por otros estudios de las relaciones de agua en especies arbustivas (*Havardia pallens*, *Acacia rigidula*, *Eysenhardtia texana*, *Diospyros texana*, *Randia rhagocarpa*, y *Bernardia myricaefolia*), donde inclusive los valores más bajos del potencial hídrico de la planta (<-5 Mpa) se alcanzaron, cuando el contenido de agua en suelo cayó por debajo de 0.15 kg kg^{-1} (González et al. 2004). De igual manera, Zobel et al. (2001) reportó una fuerte correlación entre el Ψ_H y el Ψ_S , en diferentes tipos de bosque en la cordilla del Himalaya durante la estación de lluvias. Esto coincide con la idea de que una planta puede compensar su déficit de agua durante la noche, y es por eso que varios autores consideran que los valores del Ψ de la planta representan un verdadero equilibrio del Ψ_S y del estado hídrico de la planta, de tal suerte que se puede usar el Ψ de las plantas como estimación del Ψ_S (Mitlöhner 1998, González et al. 2004, Gebrekirstos et al. 2006).

4.2. Progresión temporal de la fotosíntesis, transpiración, conductancia estomática y eficiencia del uso de agua

La ruta del agua a través del tallo de la planta hasta los sitios de evaporación en los estomas es de vital importancia para el mantenimiento del balance hídrico de la hoja, dando como resultado también la captura de carbono, que es controlada por la apertura estomática (Nardini and Pitt 1999).

Durante el periodo de sequia, con potenciales hídrico que fluctuaron desde -5.5 Mpa hasta -2.5 Mpa (Fig. 10) la fotosíntesis (A , expresada por unidad de área) fue 11% mayor en *Quercus potosina* que en *Pinus cembroides* con una diferencia de $1.2692 \pm 0.0799 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, mientras que la comparación de exposiciones manifestaron una diferencia de $0.2388 \pm 0.0799 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ siendo la exposición Norte la que exhibió mayor A (Fig. 14). Estos resultados son similares a los reportados en dos especies de la familia Fagaceae, una caducifolia (*Fagus sylvatica*) y la otra perenne (*Quercus robur*) y en donde se observó mayor A en la especie caducifolia, aun y cuando *Quercus robur* presentó mejores condiciones de humedad en suelo, aunque se mantuvieron las mismas condiciones de densidad de flujo fotónico (PPD) y temperatura (Heath et al. 1997). De manera interesante y a pesar de que en el periodo de medición no se registraron eventos de precipitación, la A fue en aumento progresivo (Fig. 14, Pino-Norte de 9.6246 ± 0.1661 a 15.2904 ± 0.1661 ; Encino-Norte de 7.3889 ± 0.1661 a 16.0218 ± 0.1918 ; Pino-Sur de 6.5906 ± 0.1661 a 14.7155 ± 0.1661 y Encino-Sur de 7.3928 ± 0.1661 a $15.0694 \pm 0.3322 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Con el Pino-Norte se observó el mayor incremento de la A ($8.63.29 \pm 0.1661$). De igual manera esta condición fue la que exhibió mayor E siguiendo un patrón temporal similar a la A . Esto parece ser resultado de que el Pino en esta exposición también presentó la mayor g_s y por lo tanto se facilitó la ganancia de CO_2 así como la pérdida de vapor de agua (Schwinning and Ehleringer 2001). Está muy documentado que cuando hay una mayor disponibilidad de agua en suelo, la planta aumenta la conductancia estomática y/o incrementa la transpiración y por lo tanto aumenta la ganancia de carbono.

La relación entre A y g_s (Fig. 18) sugiere que la A podría estar co-limitada por controles estomáticos y mesofilares que limitan la A para optimizar la WUE en condiciones de déficit hídrico. En términos generales, tanto Pino como Encino en la exposición Sur mostraron la mayor WUE , como resultado de su menor Ψ_H y Ψ_S , lo cual llevó a ambas especies a reducir la g_s y por lo tanto a minimizar la E para conservar agua y utilizarla en el proceso de A . Dado que los estomas afectan el flujo de CO_2 en las hojas como también la pérdida de vapor de agua, las reducciones en la g_s para conservar agua inevitablemente significan una disminución de la A para las especies (Zweifel et al. 2007).

En el caso de los árboles en la exposición Norte, ambas especies mostraron una alta capacidad de ajuste de la g_s que exhibió tasas entre 0.1 y $1.5 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a pesar de una reducción del potencial de -3 a -3.8 MPa en el periodo de Enero a Mayo. Por otro lado, a pesar de la caída en el Ψ_H en la exposición Sur, los estomas de ambas especies continuaron parcialmente abiertos (Fig. 24, Cuadro 13), indicando que las hojas mostraron un ajuste osmótico. Este ajuste osmótico permitió el ajuste de la apertura de las estomas y así valores de g_s de entre 0.01 y $0.9 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ante una progresiva declinación del Ψ_H (Warren C. R. et al. 2004). Este mecanismo minimizó los efectos por el estrés hídrico, permitiendo el mantenimiento de la turgencia, la A y E .

En el Encino además existió otro mecanismo para reducir la E , y permitir asimilación de CO_2 , el cual se relacionó a la pérdida gradual de follaje (Fig. 23). Durante el desarrollo de un déficit hídrico, comúnmente la E disminuye en mayor grado que la A , causando un incremento en la WUE . Sin embargo, la WUE de la especie caducifolia en la exposición Norte se mantuvo constante a lo largo del periodo de estiaje con un promedio de $10.14 \pm 0.1861 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol H}_2\text{O}$ el cual coincide con el comportamiento similar en el Ψ_H (Fig. 10) y regulado por la apertura estomática. Aparentemente, los Encinos caducifolios presentan una estrategia "oportunistas", por la cual maximizan las ganancias de carbono con relación a las pérdidas de agua, durante los breves periodos de buena disponibilidad hídrica (e.g. Encino-Norte), mientras que limitaciones hídricas (ej. Encino-Sur) la E se proporciona con la A para mantener constante la WUE . A pesar

de que la exposición Sur presenta su Ψ_H y Ψ_S más negativos, ambas especies tienden a minimizar su g_s y E con el progreso del déficit hídrico, traduciéndose en una alta WUE . Estos resultados no apoyan a la 3ra hipótesis, ya que en condiciones de mayor estrés hídrico (exposición Sur) el *Quercus potosina* mostró cambios en las variables de estado hídrico (E , g_s y WUE), pero a diferencia del *Pinus cembroides*, al *Quercus potosina* le fue más fácil sobrellevar la sequía en condiciones de déficit hídrico debido a sus mecanismos de ajuste y exploración de agua subterránea.

Cuadro 13. Coeficiente de regresión y residual de mínimos cuadrados (R^2) de la regresión lineal del potencial hídrico de la hoja (Ψ_H) y la conductancia estomática (g_s)

Tratamiento	intercepto (y_0) \pm 1ES	pendiente (a) \pm 1ES	R^2	P
Pino-Norte	-3.4066 \pm 0.1787	-0.0041 \pm 0.1851	0.01	0.9831
Pino-Sur	-3.2161 \pm 0.0704	0.2843 \pm 0.1037	0.60	0.0407
Encino-Norte	-5.2146 \pm 0.1885	1.2906 \pm 0.7202	0.39	0.1331
Encino-Sur	-5.1645 \pm 1.2014	1.2014 \pm 0.3401	0.71	0.0167

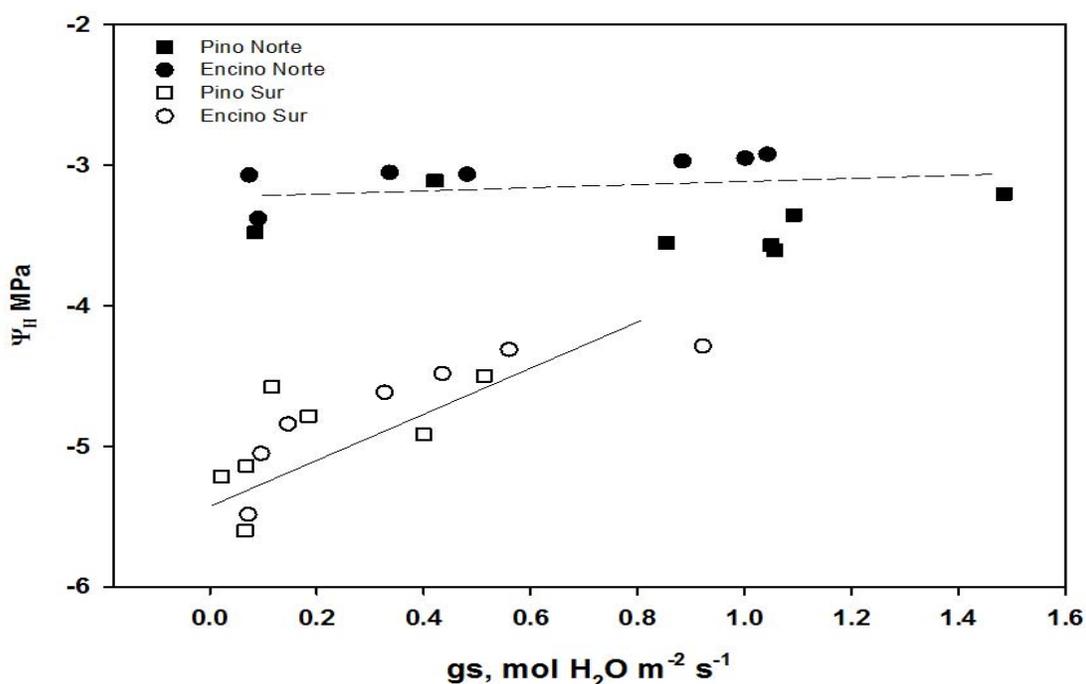


Figura 24. Relación lineal entre el potencial hídrico de la hoja (Ψ_H) y la conductancia estomática (g_s) del *Pinus cembroides* y *Quercus potosina* a diferente exposición. La relación fue descrita por la función lineal $y = a + b(x)$.

5. Conclusión

Con el presente trabajo, se mostró qué diferencias en exposición, especies forestales y pérdida de suelo son factores que influyen directamente en la estabilidad y en la dinámica hídrica de las especies, que pueden dar como resultado cambios en los procesos del ecosistema. El *Quercus potosina* mostró una estrategia oportunista de maximizar la ganancia de carbono en relación al Ψ_S durante el periodo de disponibilidad de agua, y en términos de déficit hídrico controla la transpiración para mantener una WUE constante. La variación de los Ψ_H y Ψ_S a lo largo del periodo de nuestro y su máxima caída ($\sim 5\text{MPa}$) indican que ambas especies presentaron un déficit hídrico, en particular para la exposición Sur. Se observó que ambas especies se adaptan al estrés hídrico aunque poseen muy diferentes estrategias para hacerle frente (e.g. Levantamiento hidráulico y control de g_s como alternativas). Por una parte el Encino parece explorar zonas de almacenamiento de humedad profundas en suelo y fracturas de las rocas para facilitar el ascenso del agua y depositarla cerca de la superficie del suelo. Aparentemente, los resultados del presente estudio sugieren que Pino puede capturar parte de esta humedad del levantamiento que realiza el Encino. Así, se puede decir que el *Quercus potosina* actúa como nodriza, posiblemente aumentando la sobrevivencia de *Pinus cembroides* durante los meses más secos. En cuanto a la exposición, los resultados indican que la exposición Sur presenta menor humedad debido a la mayor incidencia de la radiación y la baja profundidad del suelo, en donde las especies han reducido su E y g_s , lo cual se ha traducido en una menor A y una mejor WUE.

Finalmente, la extracción de leña dirigida hacia el Encino para el autoabasto probablemente ha aumentado la erosión y dispersión de nutrientes bajo los mismos, afectando la supervivencia del Pino y las plantas nativas que están restringidas a esta microcuenca. La misma alteración, por otro lado, pudo haber proveído de sitios favorables para la propagación de especies ahora abundantes en los espacios abiertos como las cactáceas y los agaves. La erosión del suelo y reducción de la cobertura vegetal también han reducido la capacidad del suelo para retener agua y ha aumentado la evaporación, facilitando la invasión de

especies que tienen requerimientos hídricos más bajos, acelerando la reducción de las especies claves en estos sistemas semiáridos.

5.1 Recomendaciones prácticas

Estos resultados permiten realizar las siguientes recomendaciones preliminares, tal que arboles con raíces profundas como el *Quercus potosina* puede ser preferentemente utilizado para reforestación en sitios con perfiles de suelo predominantemente rocosos. Está especie es optima para la reforestación en los sitios xéricos con perfiles de suelo someros. Se recomienda incluir al Encino potosina en programas de reforestación de bosques de Pino-Encino, de su hábitat natural donde el agua es un factor limitante. Estos beneficios necesitan ser evaluados en el contexto de los programas de manejo y restauración ecológica de las zonas áridas y semiáridas.

5.2 Estudios a futuro

Como primera salida, se recomienda realizar estudios de isotopos estables para trazar las fuentes de agua (atmosfera, precipitación, agua en el duramen, suelo y roca) del Encino y Pino en función de la composición isotópica del Hidrogeno y Oxigeno ($\delta^{18}\text{O}/\delta\text{D}$). Como segundo estudio, se recomienda realizar estudios de conductividad hidráulica tanto en el fuste como en las raíces para monitorear el tránsito de agua del suelo hacia la planta. Y finalmente estudios de la estructura y anatomía del sistema radical de las especies.

6. Referencias

- Abrams MD. 1990. Adaptations and responses to drought in *Quercus* species of North America. *Tree Physiology* 7: 227-238. doi:10.1093.
- Alexandersson, H. 1986. A Homogeneity Test to Precipitation Data. *Journal of Climatology* 6. pp 661-675.
- Aranda I, Gil L, Pardos J. 1996. Seasonal water relations of three broadleaved species [*Fagus sylvatica* L., *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. And *Quercus pyrenaica* Willd.] in a mixed stand in the centre of the Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management* 84: 219-229.
- Aranda, I., Pardos, M., Puertolas, J., Jimenez, M.D., and Pardos, J.A., 2007, Water-use efficiency in cork oak (*Quercus suber*) is modified by the interaction of water and light availabilities: *Tree Physiology*, v. 27, p. 671-677.
- Bahari ZA, Pallardy SG, Parker WC. 1985. Photosynthesis, water relations, and drought adaptation in six woody species of oak-hickory forests in central Missouri. *Forest Science* 31: 557-569.
- Baquadano FJ, Valladares F, Castillo FJ. 2008. Phenotypic plasticity blurs ecotypic divergence in the response of *Quercus coccifera* and *Pinus halepensis* to water stress. *European Journal of Forest Research* 127: 495-506.
- Bréda N, Cochard H, Dreyer E, Granier A (1993) Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water stress. *Annals of Forest Science* 50: 571-582. doi: 10.1051/forest:19930606
- Bequet R, Cermak J, Nadezhdina N, De Canniere C, Ceulemans R. 2010. Tree water dynamics non-destructively assessed through sap flow measurements and potential evapotranspiration. *Biologia Plantarum* 54: 366-368.
- Blanch JS, Penuelas J, Sardans J, Llusia J. 2009. Drought, warming and soil fertilization effects on leaf volatile terpene concentrations in *Pinus halepensis* and *Quercus ilex*. *Acta Physiologiae Plantarum* 31: 207-218.

- Bravo Cabrera, J. L. et al. Significance tests for the relationship between "El Niño" phenomenon and precipitation in Mexico. *Geofís. Intl* [online]. 2010, vol.49, n.4, pp. 245-261. ISSN 0016-7169.
- Breda N, Huc R, Granier A, Dreyer E. 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science* 63: 625-644.
- Burghardt M, Riederer M. 2003. Ecophysiological relevance of cuticular transpiration of deciduous and evergreen plants in relation to stomatal closure and leaf water potential. *Journal of Experimental Botany* 54: 1941-1949.
- Cardona, B.A. 2007. Hidrogeoquímica de sistemas de flujo, regional, intermedio y local resultado del marco geológico en la mesa central: reacciones, procesos y contaminación. Tesis doctorado, UNAM, Instituto de Geofísica, México, DF, 238p.
- Cernusak LA, Winter K, Aranda J, Turner BL. 2008. Conifers, angiosperm trees, and lianas: Growth, whole-plant water and nitrogen use efficiency, and stable isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$) of seedlings grown in a tropical environment. *Plant Physiology* 148: 642-659.
- Corcuera L, Camarero JJ, Gil-Pelegrín E. 2002. Functional groups in *Quercus* species derived from the analysis of pressure-volume curves. *Trees* 16: 465-472.
- De la Cerda L., M. 1989. Encinos de Aguascalientes. Universidad Autónoma de Aguascalientes. Aguascalientes, Ags., México. 84 p.
- Domingo F, Villagarcía L, Brenner AJ, Puigdefabregas J. 1999. Evapotranspiration model for semi-arid shrub-lands tested against data from SE Spain. *Agricultural and Forest Meteorology* 95: 67-84.
- Eguiluz T. 1982. Clima y Distribución del género *Pinus* en México. Distrito Federal. México.

- Eviner, V.T. and Chapin III, F.S. 2003. Functional matrix: a conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystem processes. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 455-85.
- Franco AC, Luttge U. 2002. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Oecologia* 131: 356-365.
- Frazer et al., 2001 G.W. Frazer, R.A. Fournier, J.A. Trofymow and R.J. Gall, A comparison of digital and film fisheye photography for analysis of forest canopy structure and gap light transmission, *Agric. For. Meteorol.* **109**, pp. 249–263.
- Gebrekirostos A, Teketay D, Fetene M, Mitlöhner R. 2006. Adaptation of five cooccurring tree and shrub species to water stress and its implication in restoration of degraded lands. *Forest Ecology and Management* 229 (1/3): 259-267. doi: 10.1016/j.foreco.2006.04.029.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía, UNAM, México, D.F. 246p.
- González Rodríguez H, Cantú Silva I, Gómez Meza MV, Ramírez Lozano RG. 2004. Plant water relations of thornscrub shrub species in north-eastern Mexico. *Journal of Arid Environments* 58: 483-503. doi: 10.1016/j.jaridenv.2003.12.001
- Hanson, A.D. y W.D. Hitz. 1982. Metabolic responses of mesophytes to plant water deficits. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33, 163-203.
- Heath J, Kerstiens G, Tyree MT. 1997. Stem hydraulic conductance of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and pedunculate oak (*Quercus robur* L.) grown in elevated CO₂. *Journal of Experimental Botany* 48: 1487-1489.
- Hernandez-Santana V, Martinez-Fernandez J, Moran C, Cano A. 2008. Response of *Quercus pyrenaica* (melojo oak) to soil water deficit: a case study in Spain. *European Journal of Forest Research* 127: 369-378.
- Horton, J.L. y Hart, S. 1998. Hydraulic lift: a potentially important ecosystem process. *Trends in Ecology & Evolution* 13 (6): 232 - 235.

- INEGI. 2002. Síntesis de Información Geográfica del Estado de San Luis Potosí. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México.
- Kloeppel BD, Gower ST, Vogel JG, Reich PB. 2000. Leaf-level resource use for evergreen and deciduous conifers along a resource availability gradient. *Functional Ecology* 14: 281-292.
- Kolb TE, Stone JE. 2000. Differences in leaf gas exchange and water relations among species and tree sizes in an Arizona pine-oak forest. *Tree Physiology* 20: 1-12.
- Krishnan P, Black TA, Grant NJ, Barr AG, Hogg ETH, Jassal RS, Morgenstern K. 2006. Impact of changing soil moisture distribution on net ecosystem productivity of a boreal aspen forest during and following drought. *Agricultural and Forest Meteorology* 139: 208-223.
- Lai CT, Ehleringer JR, Bond BJ, U KTP. 2006. Contributions of evaporation, isotopic non-steady state transpiration and atmospheric mixing on the delta O-18 of water vapour in Pacific Northwest coniferous forests. *Plant Cell and Environment* 29: 77-94.
- León, M.F. y Squeo, F.A. 2003. Levantamiento hidráulico: la raíz del asunto. En *Ecofisiología de Plantas* (ed. Cabrera, H.M.). Ediciones Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, Chile. (En prensa).
- McVaugh, R. 1974. Flora novo-galiciana (*Quercus*). Contributions from the University of Michigan Herbarium, Ann Arbor, Michigan. 12, part. 1(3): 1-93.
- Martin-Benito D, Del Rio M, Heinrich I, Helle G, Canellas I. 2010. Response of climate-growth relationships and water use efficiency to thinning in a *Pinus nigra* afforestation. *Forest Ecology and Management* 259: 967-975.
- Mitlöhner R. 1998. *Planzeninterne Potentiale als Indikatoren für den tropischen Standort*. Shaker Verlag, Aachen.
- Nardini A, Pitt F. 1999. Drought resistance of *Quercus pubescens* as a function of root hydraulic conductance, xylem embolism and hydraulic architecture. *New Phytologist* 143: 485-493.

- Nilsen, E.T. y D.M. Orcutt. 1996. *Physiology of plants under stress. Abiotic factors.* John Wiley and Sons, New York, NY.
- Ninyerola M, Pons X, Roure JM. 2000. A methodological approach of climatological modelling of air temperature and precipitation through GIS techniques. *International Journal of Climatology* 20: 1823-1841.
- Noyola-Medrano, M.C., Ramos-Leal, J.A., Dominguez-Mariani, E., Pineda-Martínez, J.L., López-Loera, H., Carvajal, N. "Factores que dan origen al Minado de acuíferos en ambientes áridos: Caso Valle de San Luis Potosí". *REVISTA MEXICANA DE CIENCIAS GEOLOGICAS.* 2009 ;26(2): 395-410.
- Parent B, Suard B, Serraj R, Tardieu F. 2010. Rice leaf growth and water potential are resilient to evaporative demand and soil water deficit once the effects of root system are neutralized. *Plant Cell and Environment* 33: 1256-1267.
- Pataki DE, Oren R, Katul G, Sigmon J. 1998. Canopy conductance of *Pinus taeda*, *Liquidambar styraciflua* and *Quercus phellos* under varying atmospheric and soil water conditions. *Tree Physiology* 18: 307-315.
- Pellegrino A, Goze E, Lebon E, Wery J. 2006. A model-based diagnosis tool to evaluate the water stress experienced by grapevine in field sites. *European Journal of Agronomy* 25: 49-59.
- Perez-Suarez, M., J. T. Arredondo-Moreno, et al. 2009. Production and quality of senesced and green litterfall in a pine-oak forest in central-northwest Mexico. *Forest Ecology and Management* 258(7): 1307-1315.
- Ragab R, Bromley J. 2010. IHMS-Integrated Hydrological Modelling System. Part 1. Hydrological processes and general structure. *Hydrological Processes* 24: 2663-2680.
- Robert, M.F. 1977. Notas sobre el estudio ecológico y fitogeográfico de los bosques de *Pinus cembroides*, Zucc., en México. *Ciencia Forestal* 10, 49-58.
- Robison and McCarthy, 1999 S.A. Robison and B.C. McCarthy, Potential factors affecting the estimation of light availability using hemispherical

- photography in oak forest understories, *Bull. Torrey Bot. Club* 126, pp. 344–349.
- Romero-Manzanares, A. and García M.E. 2002. Estabilidad y elasticidad de la composición florística de los piñonares de San Luis Potosí, México. *Agrociencia* 36, 243-254.
- Royo A, Gil L, Pardos JA. 2001. Effect of water stress conditioning on morphology, physiology and field performance of *Pinus halepensis* Mill. seedlings. *New Forests* 21: 127-140.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México.
- Safriel UN. 2009. Status of Desertification in the Mediterranean Region. *Water Scarcity, Land Degradation and Desertification in the Mediterranean Region*: 33-73.
- Saito T, Naiola BP, Terashima I. 2007. Conservative decrease in water potential in existing leaves during new leaf expansion in temperate and tropical evergreen *Quercus* species. *Annals of Botany* 100: 1229-1238.
- Schwinning S, Ehleringer JR. 2001. Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. *Journal Of Ecology* 89: 464-480.
- Siam AMJ, Radoglou KM, Noitsakis B, Smiris P. 2008. Physiological and growth responses of three Mediterranean oak species to different water availability regimes. *Journal of Arid Environments* 72: 583-592.
- Solari LI, DeJong TM. 2006. The effect of root pressurization on water relations, shoot growth, and leaf gas exchange of peach (*Prunus persica*) trees on rootstocks with differing growth potential and hydraulic conductance. *Journal of Experimental Botany* 57: 1981-1989.
- Sun et al., 1995 O.J. Sun, G.B. Sweet, D. Whitehead and G.D. Buchan, Physiological responses to water stress and waterlogging in *Nothofagus* species, *Tree Physiol.* 15, pp. 629–638.
- Stout DL, Sala A. 2003. Xylem vulnerability to cavitation in *Pseudotsuga menziesii* and *Pinus ponderosa* from contrasting habitats. *Tree Physiology* 23: 43-50.
- Taiz, L. y E. Zeiger. 2006. *Plant Physiology*. 4th ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

- Van Wijk MT, Dekker SC, Bouten W, Bosveld FC, Kohsiek W, Kramer K, Mohren GMJ. 2000. Modeling daily gas exchange of a Douglas-fir forest: comparison of three stomatal conductance models with and without a soil water stress function. *Tree Physiology* 20: 115-122.
- Voltas J, Chambel M, Prada M, Ferrio J. 2008. Climate-related variability in carbon and oxygen stable isotopes among populations of Aleppo pine grown in common-garden tests. *Trees-Structure and Function* 22: 759-769.
- Wang KY, Kellomaki S, Li CY, Zha TS. 2003. Light and water-use efficiencies of pine shoots exposed to elevated carbon dioxide and temperature. *Annals of Botany* 92: 53-64.
- Warren CR, Livingston NJ, Turpin DH. 2004. Water stress decreases the transfer conductance of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) seedlings. *Tree Physiology* 24: 971-979.
- Warren JM, Potzelsberger E, Wullschlegel SD, Thornton PE, Hasenauer H, Norby RJ. 2011. Ecohydrologic impact of reduced stomatal conductance in forests exposed to elevated CO₂. *Ecohydrology* 4: 196-210.
- Whitmore, A. P. and W. R. Whalley (2009). "Physical effects of soil drying on roots and crop growth." *Journal of Experimental Botany* 60(10): 2845-2857.
- Yang B, Pallardy SG, Meyers TP, Gu LH, Hanson PJ, Wullschlegel SD, Heuer M, Hosman KP, Riggs JS, Sluss DW. 2010. Environmental controls on water use efficiency during severe drought in an Ozark Forest in Missouri, USA. *Global Change Biology* 16: 2252-2271.
- Yang Y, Liu Q, Wang GX. 2011. Physiological behaviors of *Acer mono* under drought and low light. *Russian Journal of Plant Physiology* 58: 531-537.
- Yaseef NR, Yakir D, Rotenberg E, Schiller G, Cohen S. 2010. Ecohydrology of a semi-arid forest: partitioning among water balance components and its implications for predicted precipitation changes. *Ecohydrology* 3: 143-154.
- Yu G, Shen HD. 2010. Lake water changes in response to climate change in northern China: Simulations and uncertainty analysis. *Quaternary International* 212: 44-56.

- Zobel DB, Garkoti SC, Singh SP, Tewari A, Negi CMS. 2001. Patterns of water potential among forest types of the central Himalaya. *Current Science* 80: 774-779.
- Zhou SQ, Chen JM, Peng G, Xue GY. 2006. Effects of heterogeneous vegetation on the surface hydrological cycle. *Advances in Atmospheric Sciences* 23: 391-404.
- Zweifel R, Steppe K, Sterck FJ. 2007. Stomatal regulation by microclimate and tree water relations: interpreting ecophysiological field data with a hydraulic plant model. *Journal of Experimental Botany* 58: 2113-2131.
- Zweifel R, Rigling A, Dobbertin M. 2009. Species-specific stomatal response of trees to drought - a link to vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science* 20: 442-454.
- Zweifel R, Zimmermann L, Zeugin F, Newbery DM. 2006. Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *Journal of Experimental Botany* 57: 1445-1459.

7. Anexo

Anexo 1. Tratamiento (especie · exposición · fecha) del potencial hídrico de la hoja (Ψ_H) y el suelo (Ψ_S). Medidas repetidas (ANOVA).

Tratamiento	Pino-Norte vs. Encino-Norte	Pino-Sur vs. Encino-Sur	Pino-Norte vs. Pino-Sur	Encino-Norte vs. Encino-Sur
a) Potencial hídrico de la hoja				
10-Sep-10	0.1311 ±0.1498	0.2247 ±0.1498	0.7278 ±0.1498*	0.8214 ±0.1498*
17-Sep-10	0.0011 ±0.1480	0.0698 ±0.1485	0.7691 ±0.1482*	0.7004 ±0.1498*
24-Sep-10	0.1131 ±0.1272	0.5895 ±0.1272	0.9272 ±0.1272*	0.8731 ±0.1272*
01-Oct-10	0.2429 ±0.1272	0.2679 ±0.1272	1.0642 ±0.1272*	1.0892 ±0.1272*
08-Oct-10	0.1350 ±0.1272	0.2944 ±0.1272	0.9626 ±0.1272*	1.1221 ±0.1272*
15-Oct-10	0.4175 ±0.1272*	0.1800 ±0.1272	1.4737 ±0.1272*	1.2362 ±0.1272*
22-Oct-10	0.4175 ±0.1272*	0.2250 ±0.1272	2.1450 ±0.1272*	1.9525 ±0.1272*
29-Oct-10	0.2400 ±0.1272	0.2175 ±0.1272	2.0387 ±0.1272*	2.0162 ±0.1272*
12-Nov-10	0.2450 ±0.1272	0.0225 ±0.1272	2.0962 ±0.1272*	1.8737 ±0.1272*
19-Nov-10	0.2200 ±0.1272	0.2175 ±0.1272	2.2012 ±0.1272*	2.1987 ±0.1272*
26-Nov-10	0.1140 ±0.1272	0.0562 ±0.1272	2.1900 ±0.1272*	2.1322 ±0.1272*
03-Dic-10	0.1100 ±0.1272	0.0900 ±0.1272	2.2125 ±0.1272*	2.1925 ±0.1272*
10-Dic-10	0.3550 ±0.1272	0.1545 ±0.1272	2.1995 ±0.1272*	2.4000 ±0.1272*
17-Dic-10	0.1075 ±0.1272	0.2100 ±0.1272	2.3000 ±0.1272*	2.1975 ±0.1272*
24-Dic-10	0.2650 ±0.1272	0.1312 ±0.1272	2.1825 ±0.1272*	2.3162 ±0.1272*
14-Ene-11	0.1000 ±0.1272	0.1162 ±0.1272	2.1250 ±0.1272*	2.1087 ±0.1272*
28-Ene-11	0.0600 ±0.1272	0.1650 ±0.1272	2.1062 ±0.1272*	2.0012 ±0.1272*
11-Feb-11	0.4800 ±0.1272*	0.3000 ±0.1272	1.5912 ±0.1272*	1.7712 ±0.1272*
25-Feb-11	0.6000 ±0.1272*	0.3000 ±0.1272	1.3462 ±0.1272*	1.6465 ±0.1272*
11-Mar-11	0.5437 ±0.1272*	0.3000 ±0.1334	1.1767 ±0.1303*	1.4178 ±0.1303*
25-Mar-11	0.5876 ±0.1272*	0.2964 ±0.1272	1.1720 ±0.1272*	1.4632 ±0.1272*
30-Mar-11	0.4031 ±0.1272*	0.2645 ±0.1272	1.2235 ±0.1272*	1.3621 ±0.1272*
15-Abr-11	0.3417 ±0.1272	0.2042 ±0.1272	1.2376 ±0.1272*	1.3751 ±0.1272*
29-Abr-11	0.2827 ±0.1272	0.2125 ±0.1272	1.2966 ±0.1272*	1.3668 ±0.1272*
20-May-11	0.2813 ±0.1268	0.1125 ±0.1268	1.1062 ±0.1268*	1.2750 ±0.1268*
10-Jun-11	0.0937 ±0.1268	0.0037 ±0.1268	1.0500 ±0.1268*	0.9525 ±0.1268*
01-Jul-11	0.3300 ±0.1268	0.3113 ±0.1268	0.9675 ±0.1268*	0.9487 ±0.1268*
08-Jul-11	0.1312 ±0.1268	0.1688 ±0.1268	0.9712 ±0.1268*	1.0087 ±0.1268*
b) Potencial hídrico del suelo				
10-Sep-10	0.0167 ±0.1788	0.0766 ±0.1703	0.0595 ±0.1640	0.1194 ±0.1846
17-Sep-10	0.0951 ±0.1762	0.2751 ±0.1932	0.0917 ±0.1687	0.3562 ±0.1998
24-Sep-10	0.1398 ±0.1389	0.2100 ±0.1389	0.4817 ±0.1389*	0.5519 ±0.1389*
01-Oct-10	0.0404 ±0.1398	0.3128 ±0.1389	0.7093 ±0.1389*	0.9816 ±0.1389*
08-Oct-10	0.1786 ±0.1389	0.1811 ±0.1389	0.9147 ±0.1389*	0.9172 ±0.1389*
15-Oct-10	0.4023 ±0.1389*	0.3123 ±0.1389	1.6273 ±0.1389*	1.5372 ±0.1389*
22-Oct-10	0.4019 ±0.1389*	0.3000 ±0.1389	2.4458 ±0.1389*	2.3429 ±0.1389*
29-Oct-10	0.3087 ±0.1389	0.3561 ±0.1389	2.6458 ±0.1389*	2.6932 ±0.1389*
12-Nov-10	0.3157 ±0.1389	0.3372 ±0.1389	2.5846 ±0.1389*	2.6061 ±0.1389*
19-Nov-10	0.1773 ±0.1389	0.2229 ±0.1389	2.7333 ±0.1389*	2.7789 ±0.1389*
26-Nov-10	0.4440 ±0.1389*	0.1439 ±0.1389	2.9315 ±0.1389*	2.6310 ±0.1389*
03-Dic-10	0.4128 ±0.2116*	0.3540 ±0.1389	2.5594 ±0.1838*	2.5007 ±0.2288*
10-Dic-10	0.5798 ±0.1865*	0.2998 ±0.2132	1.8610 ±0.1958*	2.1410 ±0.2048*

17-Dic-10	0.5910 ±0.1865*	0.3220 ±0.1389	1.9365 ±0.1597*	2.2056 ±0.1695*
24-Dic-10	0.6555 ±0.1788*	0.3798 ±0.1389*	1.8666 ±0.1597*	2.1442 ±0.1678*
14-Ene-11	0.5326 ±0.1398*	0.6388 ±0.1389*	1.8776 ±0.1389*	1.7764 ±0.1389*
28-Ene-11	0.6233 ±0.1389*	0.7798 ±0.1389*	1.8071 ±0.1389*	1.6506 ±0.1389*
11-Feb-11	0.6600 ±0.1389*	0.7988 ±0.1458*	1.6647 ±0.1424*	1.5258 ±0.1424*
25-Feb-11	0.7417 ±0.1422*	0.7955 ±0.1464*	1.2275 ±0.1459*	1.1737 ±0.1427*
11-Mar-11	0.7350 ±0.1389*	0.7806 ±0.1424*	1.1668 ±0.1424*	1.1212 ±0.1389*
25-Mar-11	0.7319 ±0.1389*	0.7831 ±0.1389*	1.1699 ±0.1389*	1.1187 ±0.1389*
30-Mar-11	0.3411 ±0.1389	0.6433 ±0.1389*	1.4155 ±0.1389*	1.1133 ±0.1389*
15-Abr-11	0.1709 ±0.1389	0.3541 ±0.1389	1.2833 ±0.1389*	1.1051 ±0.1389*
29-Abr-11	0.1639 ±0.1389	0.2821 ±0.1389	1.2273 ±0.1389*	1.1091 ±0.1389*
20-May-11	0.1598 ±0.1365	0.2445 ±0.1400	0.9520 ±0.1400*	0.8573 ±0.1365*
10-Jun-11	0.0187 ±0.1365	0.0927 ±0.1402	0.9122 ±0.1402*	1.0238 ±0.1365*
01-Jul-11	0.2287 ±0.1365	0.1349 ±0.1402	1.2076 ±0.1402*	1.1138 ±0.1365*
08-Jul-11	0.1162 ±0.1365	0.2494 ±0.1400	0.6393 ±0.1400*	0.7725 ±0.1365*

El * señala que hay diferencia significativa entre especies en la misma exposición por fecha;
P<0.05.

Anexo 2. Tratamiento (especie · exposición · fecha) de la tasa fotosintética (A), transpiración (E), conductancia estomática (g_s) y eficiencia del uso del agua (WUE). Medidas repetidas (ANOVA).

Tratamiento	Pino-Norte vs. Encino-Norte	Pino-Sur vs. Encino-Sur	Pino-Norte vs. Pino-Sur	Encino-Norte vs. Encino-Sur
a) Tasa fotosintética				
17-Ene-11	2.2357 ±0.2349*	0.7271 ±0.2349*	2.9589 ±0.2349*	0.0038 ±0.2349
31-Ene-11	2.9155 ±0.2349*	1.0951 ±0.2349*	0.1155 ±0.2349	1.7049 ±0.2349*
16-Feb-11	1.4915 ±0.2349*	3.1637 ±0.2349*	2.7109 ±0.2349*	1.9443 ±0.2349*
01-Mar-11	1.4875 ±0.2534*	2.1303 ±0.2703*	0.8117 ±0.2534*	1.4544 ±0.2703*
16-Mar-11	1.8964 ±0.2709*	3.8355 ±0.2534*	2.0066 ±0.2706*	3.7252 ±0.2537*
30-Mar-11	1.7969 ±0.2709*	5.1563 ±0.3694*	1.9242 ±0.2534*	1.4351 ±0.3816*
27-Abr-11	0.7315 ±0.2537*	0.3539 ±0.3714*	0.5748 ±0.2349*	0.9524 ±0.3836*
b) Tasa transpiratoria				
17-Ene-11	0.4112 ±0.3973*	0.1198 ±0.0397*	0.2367 ±0.3973*	0.3154 ±0.0397*
31-Ene-11	0.1075 ±0.3973*	0.0291 ±0.0397*	0.5041 ±0.0397*	0.3197 ±0.0397*
16-Feb-11	0.3674 ±0.0397*	0.4252 ±0.0397*	0.7377 ±0.0397*	0.0548 ±0.0397*
01-Mar-11	0.0043 ±0.0428	0.0236 ±0.0427	0.1172 ±0.0428*	0.1365 ±0.0457*
16-Mar-11	0.7657 ±0.0458*	0.2765 ±0.0428*	1.0395 ±0.0457*	0.0027 ±0.0429
30-Mar-11	0.5197 ±0.0458*	0.3788 ±0.0625*	1.0469 ±0.0428*	0.1484 ±0.0645*
27-Abr-11	0.6064 ±0.0429*	0.5494 ±0.0628*	0.9566 ±0.0397*	0.1992 ±0.6487*
c) Conductancia estomática				
17-Ene-11	0.0053 ±0.0499	0.0058 ±0.0499	0.0186 ±0.0499	0.0181 ±0.0499
31-Ene-11	0.0843 ±0.0499	0.0753 ±0.0499*	0.4000 ±0.0499*	0.2404 ±0.0499*
16-Feb-11	0.7800 ±0.0499*	0.0783 ±0.0499*	0.7856 ±0.0499*	0.0727 ±0.0499*
01-Mar-11	0.1666 ±0.0539*	0.0725 ±0.0576*	0.6507 ±0.0539*	0.5567 ±0.0576*
16-Mar-11	0.5757 ±0.0576*	0.2499 ±0.0539*	0.8724 ±0.0576*	0.0467 ±0.0539
30-Mar-11	0.0908 ±0.0576*	0.4431 ±0.0789*	0.9757 ±0.0539*	0.4417 ±0.0815*
27-Abr-11	0.4423 ±0.0539*	0.4092 ±0.0789*	0.9719 ±0.0499*	0.1204 ±0.0815*
d) Eficiencia del uso del agua				
17-Ene-11	2.1574 ±0.5555	4.3657 ±0.5555*	0.4386 ±0.5555	6.0845 ±0.5555*
31-Ene-11	2.0662 ±0.5555*	6.5166 ±0.5555*	10.1574 ±0.5555*	1.5747 ±0.5555*
16-Feb-11	1.7545 ±0.5555*	1.9098 ±0.5555*	5.1430 ±0.5555*	1.4787 ±0.5555*
01-Mar-11	1.2911 ±0.5989*	2.3406 ±0.6382*	1.7902 ±0.5988*	2.8397 ±0.6382*
16-Mar-11	3.2555 ±0.6403*	0.0123 ±0.5988	6.7596 ±0.6392*	3.4918 ±0.6000*
30-Mar-11	4.1464 ±0.6404*	0.1158 ±0.8711	6.6821 ±0.5988*	2.6515 ±0.9002*
27-Abr-11	3.6395 ±0.6001*	4.3125 ±0.8782*	6.0063 ±0.5555*	2.3668 ±0.6001*

El * señala que hay diferencia significativa entre especies en la misma exposición por fecha; $P < 0.05$.