



UADY

POSGRADO
INSTITUCIONAL
EN CIENCIAS
AGROPECUARIAS Y
MANEJO DE RECURSOS
NATURALES TROPICALES

**EFFECTO DEL RIEGO SOBRE LAS VARIABLES
MORFOLÓGICAS Y FISIOLÓGICAS EN *Tabebuia
rosea* Y *Tabebuia chrysantha***

TESIS

PRESENTADA COMO REQUISITO PARA OBTENER EL
GRADO DE

MAESTRA EN CIENCIAS AGROPECUARIAS

POR:

**Licenciada en Agroecología
Karina Isabel Pech Pool**

Director:

Dr. José Carlos Cervera Herrera



Mérida, Yuc., México, noviembre de 2017

POSGRADO INSTITUCIONAL
CIENCIAS AGROPECUARIAS Y MANEJO
DE RECURSOS NATURALES TROPICALES



UADY

POSGRADO
INSTITUCIONAL
EN CIENCIAS
AGROPECUARIAS Y
MANEJO DE RECURSOS
NATURALES TROPICALES

**POSGRADO INSTITUCIONAL EN CIENCIAS AGROPECUARIAS Y
MANEJO DE RECURSOS NATURALES TROPICALES**

**ALUMNA: LICENCIADA EN AGROECOLOGÍA
KARINA ISABEL PECH POOL**

SÍNODO DEL EXAMEN DE TESIS DE GRADO

**DR. HÉCTOR ESTRADA MEDINA
CCBA-UADY**

**DR. ARTURO CAAMAL MALDONADO
CCBA-UADY**

**DRA. PATRICIA MONTAÑEZ ESCALANTE
CCBA-UADY**

**DR. JUAN JOSÉ MARÍA JIMÉNEZ OSORNIO
CCBA-UADY**

**DR. JUAN TUN GARRIDO
CCBA-UADY**

MÉRIDA, YUCATÁN, NOVIEMBRE DEL 2017

DECLARATORIA DE ORIGINALIDAD

“El presente trabajo no ha sido aceptado o empleado para el otorgamiento de título o grado diferente o adicional al actual. La tesis es resultado de las investigaciones del autor, excepto donde se indican las fuentes de información consultadas. El autor otorga su consentimiento a la UADY para la reproducción del documento con el fin del intercambio bibliotecario siempre y cuando se indique la fuente”

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al CONACYT por el otorgamiento de la beca para el financiamiento de mis estudios de maestría.

A mi asesor, Carlos Cervera Herrera por su paciencia, apoyo y entendimiento académica y moralmente durante el proceso de la realización de esta tesis.

A mis tutores, Arturo Caamal y Héctor Estrada por sus comentarios y correcciones.

A mis sínodos, Patricia Montañez, Juan Jiménez y Juan Tun por sus correcciones y recomendaciones para la mejora de este documento.

A mi familia y amigos por los ánimos recibidos durante los años de la maestría.

A mi novio por su apoyo emocional y ánimos recibidos durante toda la etapa en que cursaba la maestría.

RESUMEN

La producción de madera está enfocada principalmente a maderas preciosas como *Cedrela odorata* y *Swietenia macrophylla* (FAO, 2004). Una alternativa son especies como *Tabebuia chrysantha* y *Tabebuia rosea*, originarias de los trópicos y adaptadas a las condiciones de Yucatán, México (Olmstead *et al.*, 2009; Torretta y Cerino, 2013). El propósito del trabajo fue evaluar las respuestas morfológicas, fisiológicas y fotosintéticas de *Tabebuia* bajo 2 diferentes niveles de agua: con riego y déficit de riego. Se utilizó un diseño de bloques al azar con arreglo factorial de 2 x 2. Se implementaron 4 tratamientos (2 especies, 2 de riego). Se midieron características fisiológicas, morfológicas, tasas de crecimiento y curvas de respuesta a la luz. Con los datos obtenidos se realizaron curvas de luz para las variables de fotosíntesis y eficiencia del uso del agua (EUA); cursos diarios de respuesta de fotosíntesis; área foliar específica (SLA); tasas de crecimiento relativo (RGR) y asignación de recursos (CO_2). Curvas de luz: *T. rosea* presentó mayores tasas fotosintéticas que *T. chrysantha* con riego. *T. chrysantha* presentó tasas más altas en la EUA. Cursos diarios: Los valores máximos de fotosíntesis fueron de 11 y $7.9 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para *T. chrysantha* y *T. rosea*, respectivamente. Asignación de recursos: para ambas especies la asignación correspondió aproximadamente 50% de la biomasa total al tallo, 30% para raíz y 20% para hojas. RGR: Los resultados fueron muy similares entre especies en ambos tratamientos de agua. SLA: *T. rosea* tuvo $108.47 \text{ cm}^2/\text{g}^{-1}$ y $110.61 \text{ cm}^2/\text{g}^{-1}$, *T. chrysantha* $295.89 \text{ cm}^2/\text{g}^{-1}$ y $272.26 \text{ cm}^2/\text{g}^{-1}$ para tratamientos sin riego y riego respectivamente.

Palabras clave: *Tabebuia*, agua, luz, crecimiento, fotosíntesis.

SUMMARY

Wood production is mainly focused on precious woods such as *Cedrela odorata* and *Swietenia macrophylla* (FAO, 2004). An alternative for the production of species such as *Tabebuia chrysantha* and *Tabebuia rosea*, originating in the tropics and adapted to the conditions of Yucatan, Mexico (Olmstead *et al.*, 2009; Torretta and Cerino, 2013). The purpose of this work is to evaluate the physiological and morphological responses of *Tabebuia* under low levels of water. A randomized block design with factorial arrangement of 2 x 2 was used. Four treatments (2 species, 2 irrigation). Physiological, morphological, growth rates and light response curves were measured. With the data obtained, light curves were performed for the photosynthesis and water use efficiency variables (EUA); Daily courses of photosynthesis response; Specific leaf area (SLA); Relative growth rates (RGR) and resource allocation (CO₂). *Light curves*: *T. rosea* presents higher photosynthetic rates than *T. chrysantha* with irrigation. *T. chrysantha* has higher rates in the EUA. *Daily courses*: Maximum photosynthesis values are 11 and 7.9 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ for *T. chrysantha* and *T. rosea*, respectively. *Allocation of resources*: for both species the allocation corresponded approximately 50% of the total biomass to the stem, 30% to the root and 20% to the leaves. *RGR*: The results were very similar between species and water treatments. *SLA*: *T. rosea* had 108.47 cm² / g-1 and 110.61 cm² / g-1, *T. chrysantha* 295.89 cm² / g-1 and 272.26 cm² / g-1 for treatments without irrigation and Irrigation respectively.

Keywords: *Tabebuia*, water, light, growth, photosynthesis

ÍNDICE GENERAL

DICTAMEN	
DECLARATORIA DE ORIGINALIDAD	i
AGRADECIMIENTOS	ii
RESUMEN	iii
SUMMARY	iv
1. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
2. REVISIÓN DE LITERATURA	3
2.1. Uso y manejo de <i>Tabebuia rosea</i> y <i>Tabebuia chrysanta</i>	3
2.2. Genero <i>Tabebuia</i>	4
2.3. Productividad	5
2.4. Importancia del agua en los árboles	7
2.5. Fotosíntesis, transpiración y conductancia estomática	8
2.6. Eficiencia del uso del agua	10
2.7. Asignación de recursos en los árboles	11
3. OBJETIVOS E HIPOTESIS	12
3.1. Objetivo general	12
3.2. Objetivos específicos	12
3.3. Hipótesis	12
4. REFERENCIAS	13
5. ARTÍCULO CIENTÍFICO	17

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

La demanda del sector forestal en México por maderas preciosas no se detiene, por lo que su disponibilidad en el bosque y en el mercado ha disminuido, y por tanto, la sustentabilidad de la producción de maderas ha sido cuestionada (Synnott, 2009; Wightman *et al.*, 2011). La producción de madera está enfocada principalmente a maderas preciosas como *Cedrela odorata* (cedro) y *Swietenia macrophylla* (caoba) (FAO, 2004).

En las últimas dos décadas, se han implementado programas de apoyo para la domesticación y el manejo forestal para satisfacer la demanda de maderas preciosas, sin embargo, las estrategias de mediano y largo plazo no proveen alternativas para el uso de otras maderas que constituyan un aporte para el sector forestal. No obstante, en Yucatán, se encuentran especies adaptadas a la región como *Tabebuia*, que proveen de madera y servicios ambientales y podrían constituir un gran aporte para la demanda en la industria maderera (Olmstead *et al.*, 2009; Synnott, 2009; Wightman *et al.*, 2011).

Especies como *Tabebuia rosea* y *Tabebuia chrysantha* presentan una ventaja para ser cultivadas en el estado de Yucatán debido a que se encuentran adaptadas a las condiciones ambientales de las selvas de Yucatán. Sin embargo, la disponibilidad de agua es el factor que más limita el crecimiento de especies vegetales (Nobel, 2004). Por tanto, es importante realizar estudios sobre las respuestas fisiológicas y morfológicas de las plantas ya que a partir de ellos se puede obtener información acerca de los mecanismos de protección o adaptación que permiten a las plantas tolerar y aclimatarse a las condiciones en las que se encuentran (Lambers, *et al.*, 2008; Valladares, *et al.*, 2004).

Tanto en sistemas de cultivos como en sistemas naturales, el agua y la luz son dos factores que covarían e interaccionan, por tanto las respuestas de las plantas a estos factores se ven afectadas, por lo que se espera que la respuesta en el crecimiento

de cada especie varíe bajo los diferentes niveles de agua a pesar de ser especies emparentadas (Baruch y Goldstein, 1999; Nobel, 1994).

Entre los procesos fisiológicos condicionados por el nivel de agua se encuentran: la fotosíntesis, la transpiración, la apertura estomática, la eficiencia del uso del agua (EUA). Junto con estos procesos también se ven afectados los rasgos morfológicos como: el área foliar y el crecimiento en biomasa y la asignación de recursos en las especies vegetales (Baruch y Goldstein, 1999; López, 2009; Valladares, 2001; Yu, *et al.*, 2001).

En virtud de lo anterior, el propósito del presente trabajo es evaluar las respuestas morfológicas y fisiológicas en *Tabebuia rosea* y *Tabebuia chrysantha* a la disponibilidad de agua en condiciones de cultivo. Esta información podría ser utilizada para proponer estrategias de reforestación y el uso sustentable de ambas especies.

2. REVISION DE LITERATURA

2.1. Uso y Manejo de *Tabebuia rosea* y *Tabebuia chrysantha*

Tabebuia rosea y *Tabebuia chrysantha* son árboles pertenecientes a la familia Bignoniaceae que es predominantemente de las regiones tropicales. La familia incluye 82 géneros y 827 especies (Olmstead, *et al.*, 2009), de los cuales varios géneros incluyen especies de importancia forestal y hortícola. Relativamente pocas de las especies que conforman la familia tienen valor económico por la calidad de madera de algunas especies del género *Tabebuia*, tales como: *Tabebuia impetiginosa*, *Tabebuia rosea*, *Tabebuia donell-smithii* y *Tabebuia guayacan* entre otras (Gentry, 1992; Molina, 2012).

Numerosas especies, entre ellas árboles, arbustos, trepadoras y rara vez hierbas, han sido utilizadas por los pueblos indígenas para alimento, madera, medicinal y propósitos rituales (Gentry, 1992). Las especies arbóreas son utilizadas mayormente por su calidad de madera. Se usan para construcción rural, muebles e incluso como cercas vivas en potreros y ornamental por sus flores (Morales *et al.*, 2011).

Tabebuia chrysantha es una especie que da una de las maderas más pesadas y duraderas en América Central y los trópicos. Madera de valor y buena calidad, y muy resistente al “comején” y al agua salada. Se utiliza, también en sistemas silvopastoriles, linderos, como sombra y ornamental, y es excelente para la producción de miel. Se ha encontrado que el extracto de la corteza tiene actividad contra el paludismo (CATIE, 1997; CONAFOR, 2012). La CONAFOR (2012) recomienda el uso de media sombra desde la etapa de semillero hasta la etapa de trasplante al sitio de plantación un poco después de siete meses. Con riegos cada tercer día y en época de lluvias cuando sea necesario.

En cambio, *Tabebuia rosea*, se ha encontrado en abundancia en potreros o en cultivos, creciendo a pleno sol. En la zona de Veracruz abunda ya que muestra una regeneración agresiva y la mayoría de los productores la deja crecer para aprovechar

la madera, ya que es de buena calidad, resistente y fácil de trabajar (Gutiérrez y Dorantes, 2004). Para su aprovechamiento, se utilizan los árboles a la edad de 8 años cuando alcanza 10 m de altura, en otros casos a los 20 años y otros más a los 30 y 40 años de edad, cuando el diámetro del tronco alcanza hasta los 1.50 m.

El potencial silvícola de *Tabebuia rosea* es alto, muy similar a *Tabebuia chrysantha* que es cultivado en Centro y Sudamérica; existen experiencias de asociación de esta especie con cedro rojo, en parcelas pequeñas, así como la de los productores que la “dejan” en su potrero o la plantan en los cercos vivos (Gutiérrez y Dorantes, 2004). Sin embargo, se conocen muy pocos trabajos realizados con estas dos especies en cuanto a su manejo en condiciones de riego, aunque existen estudios sobre modificaciones morfológicas, anatómicas y ecofisiológicas en el crecimiento y desarrollo, causado por riegos normales, inundación o estacionales, en otras especies del género *Tabebuia*, por lo que se requiere analizar aspectos ecofisiológicos y morfológicos así como también realizar pruebas de manejo, podas, aclareos, fertilización, etc., para evaluar el desarrollo, y de especies como *Tabebuia rosea* y *Tabebuia chrysantha*, por lo que se espera que estas especies tengan estrategias que conduzcan a mayor productividad, eficiencia y supervivencia (Davanzo *et al.*, 2002; Gutiérrez y Dorantes, 2004; Hernández *et al.*, 2010; Lambers *et al.*, 2008; McDowell, 2002).

2.2. Género *Tabebuia*

El género *Tabebuia* (Familia: Bignoniaceae, Tribu: Tecomeae) comprende alrededor de 100 especies distribuidas desde el norte de México y las Antillas hasta el norte de Argentina (Gentry, 1992). Comprende árboles o arbustos leñosos. La madera de *Tabebuia* es fácil de trabajar, se pueden clasificar en dos tipos: las moderadamente duras y las medianamente pesadas, de color claro y las durísimas, compactas y muy pesadas, de albura clara y duramen oscuro. De árboles maduros es posible obtener piezas de madera de buena calidad de 12-25 m de largo y de 25- 70 cm en diámetro (Salazar, 1997).

Los requerimientos del género comprenden altitudes de 0 hasta 1,000 msnm; clima cálido húmedo y templado húmedo; temperatura media anual de 22-30°C. Algunas especies están clasificadas del tipo de árboles caducifolios, de tamaño mediano a grande de hasta 25-40 m de altura, la copa de los arboles puede ser cónica o irregular. De hojas compuestas, opuestas. Flores rosadas, amarillas, hasta blancas. Los frutos son una vaina linear dehiscente que contiene 240-300 semillas, verde oscuro cuando está madura (CATIE, 1997; Salazar, 1997).

***Tabebuia rosea* (Maculis)**

Tabebuia rosea (Bertol.) DC, comúnmente conocida como “Maculis”, palo de rosa, rosa morada (México), Hok'ab, Kok'ab (l. maya, Yuc.). Es nativa en México, América Central y el norte de Sur América (Brasil, Colombia, Ecuador, Perú, Venezuela). Crece en una variedad de hábitats, con tendencia a dominar en bosque húmedo bajo, bosque de galería y áreas con inundaciones estacionales. Se encuentra en la vertiente del Golfo desde el sur de Tamaulipas y el norte de Puebla y Veracruz hasta el norte de Chiapas y sur de Campeche; en la vertiente del Pacífico desde Nayarit hasta Chiapas. Altitud: 0 a 850 (1,450) msnm. (Pennington y Sarukhán, 1998; Rzedowski, 1986; Salazar, 1997).

Es un árbol caducifolio, de 15 a 25 m (hasta 30 m) de altura, con un diámetro a la altura del pecho de hasta 1 m. copa estratificada y convexa. Hojas compuestas. En su fase inicial de crecimiento, esta especie presenta una ramificación dicotómica, eventualmente llega a formar un excelente fuste si hay sombra lateral de la misma especie. Al igual que el cedro y la caoba, esta especie fue muy explotada en la Península de Yucatán, por lo que sus existencias son pobres.

Tabebuia chrysantha

Tabebuia chrysantha (Jacq.) Nicholson es una especie comúnmente conocida como maculis amarillo, guayacán (Latinoamérica) ó como ahan-ché, ahouan-ché, x-ahau-ché (maya, Yuc.). Originaria de América tropical desde México a través de Centroamérica hasta Colombia y Venezuela. En México, es abundante en las selvas medianas subcaducifolias y también se presenta en vegetación secundaria. En la vertiente del Golfo se le encuentra en el centro de Veracruz, en Tabasco y en la Península de Yucatán. En la vertiente del Pacífico, desde Sonora hasta Chiapas y en barrancas protegidas de Chihuahua y Zacatecas (Pennington y Sarukhán, 1998; Rzedowski, 1986).

Es un árbol de hasta 20 m de altura y diámetro normal de hasta 60 cm, con el tronco recto, ramas escasas, gruesas y ascendentes, y presenta una copa piramidal. Tolerancia a temperaturas promedio de 18-25°C, precipitaciones media anuales de 900- 3000 mm. Es una de las maderas más duras y pesadas en los trópicos, por lo que es difícil de cepillar y cortar. Tiene la ventaja de ser muy durable y resistente a las termitas y al agua salada. Por ello se utiliza en la construcción de muebles, carrocerías, pisos para uso industrial, artesanías finas, ensambles y mangos para herramientas (Pennington y Sarukhán, 1998; Rzedowski, 1986).

2.3. Productividad

Las especies de árboles tienen particulares niveles de productividad dependiendo de la expresión de su variabilidad genotípica en diferentes ambientes. La productividad se toma como la cantidad de biomasa total por unidad de área y tiempo (López, 2009).

En una población de árboles, la variabilidad genética intrínseca en cada árbol comprende una diversidad fenotípica poblacional. Es por eso, que ciertos individuos

son más productivos que otros, lo cual es de importancia considerar dentro del manejo forestal. A partir de estas diferencias genóticas se pueden seleccionar para tener plantaciones con un mayor grado de productividad. Considerar las demandas de los árboles a condiciones de luz y agua, si son tolerantes a la sombra o sequía, o tolerantes a altas intensidad de luz y riegos (López, 2009).

En árboles tropicales la falta de agua induce al cierre de estomas, lo cual impide el suministro de CO₂ y por tanto, se afecta la fotosíntesis y la transpiración (Lambers, *et al.*, 2008; López, 2009). Además, niveles bajos de luz también limitan la apertura estomática y la fotosíntesis y por lo tanto, el crecimiento de la planta se restringe porque los fotosistemas no se saturan (Lambers, *et al.*, 2008). Niveles intensos de luz (2 000 PAR) pueden presentar estrés en las plantas por la acumulación de energía en exceso. Esto causa daño al aparato fotosintético, particularmente si otros factores no son óptimos (Lambers, *et al.*, 2008; Tezara *et al.*, 2008). Las tasas fisiológicas cambian continuamente debido a las variaciones en las condiciones ambientales que se dan durante el día y a través del año (López, 2009).

2.4. Importancia del agua en los árboles

El agua es indispensable en el proceso fotosintético, como de igual manera es imprescindible para la diferenciación morfológica y fisiológica de las plantas, por lo que su ausencia afecta su crecimiento, productividad y sobrevivencia. La falta de agua en el ambiente induce al cierre de estomas, lo cual impide el suministro de CO₂ y por tanto se afecta la fotosíntesis que es indispensable para el crecimiento de las plantas (López, 2009)

Aunque el agua es la molécula más abundante en el mundo, su disponibilidad es el factor que más restringe fuertemente la producción de plantas a escala global. Su baja disponibilidad limita la productividad de muchos ecosistemas naturales en particular en zonas con climas secos (Lambers, *et al.*, 2008). Además, las pérdidas

de agua en el rendimiento del cultivo debido a su escasez puede superar las pérdidas debidas a factores ambientales combinados (Boyer, 1985).

El agua es importante para la fisiología de las plantas debido a su papel en todos los procesos fisiológicos y debido a las grandes cantidades que se requieren. El contenido relativo de agua típicamente comprende del 70-95% de la biomasa de los tejidos no leñosos como hojas y raíces; la proporción que se encuentra en cada etapa de desarrollo es variable (Lambers, *et al.*, 2008; López, 2009).

El potencial hídrico (ψ) es la energía potencial que posee el agua y es determinante como medida de la fuerza conductora del agua, lo cual provoca cambios de presión y que el agua se mueva dentro de la planta. El movimiento del agua se establece hacia donde hay una mayor carencia, es decir, se moviliza de un mayor a un menor potencial hídrico (López, 2009; Taiz y Zeiger, 2006).

La planta necesita agua disponible para realizar sus funciones vitales. El agua está presente en las macro y micro poros del suelo y adsorbida en sus partículas (Lambers, *et al.*, 2008). La cantidad de agua disponible dependerá de la cantidad de ingresos de agua al suelo y por lo tanto a la planta.

2.5. Fotosíntesis, transpiración y conductancia estomática

La eficiencia fotosintética depende de múltiples factores tanto de la naturaleza genética como ambiental, por ejemplo: variabilidad genotípica y fenotípica; disposición y edad del follaje; superficie fotosintética (área foliar); anatomía de la hoja; luz (calidad, intensidad, duración); temperatura; concentración de CO₂; agua, potencial hídrico y nutrición mineral (López, 2009).

La variabilidad fotosintética en diversas especies es resultado de variaciones en luz, temperatura y disponibilidad de agua, aunque cualquier especie en particular muestra marcadas diferencias bajo condiciones óptimas, específicas para cada especie (Salisbury y Ross, 1994). Cuando la disponibilidad del agua se torna

negativa, de inmediato se retarda la expansión celular, por lo que el crecimiento disminuye. Con solo un poco de estrés hídrico, los estomas comienzan a cerrarse y la captación de CO₂ se restringe. Así la fotosíntesis es limitada por el agua a causa de la expansión celular y la restricción en la captación de CO₂ (López, 2009).

De igual manera, los estomas son sensibles a la humedad atmosférica, se cierran cuando la diferencia entre el contenido de vapor del aire y el de los espacios intercelulares supera un nivel crítico. El potencial hídrico de una hoja también tiene un efecto sobre la apertura y cierre de los estomas. A medida que la disponibilidad del agua se reduce, los estomas se cierran. Este efecto puede sobrepasar los niveles bajos de CO₂ y la luz intensa (Nobel, 2005; Salisbury y Ross, 1994).

Tezara *et al.*, (2008), indican que existe una relación directa entre la fotosíntesis (A) y la conductancia estomática (gs). La apertura de los estomas que conduce a la absorción de CO₂, necesario para la fotosíntesis, resulta en pérdida de agua mediante transpiración. Así, en ambientes áridos y semiáridos, la planta se encuentra en un dilema: si no abre estomas, no hay fotosíntesis ni crecimiento, pero si abre estomas, puede perder toda su agua y morir por desecación (Lambers, *et al.*, 2008).

Cuando se presenta un déficit de agua, la tasa máxima de fotosíntesis de árboles y arbustos tropicales se reduce de 11 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a valores menores a 5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y las tasas de transpiración se reducen de 4 a 0.5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. (Tezara *et al.*, 2008), debido a que la apertura estomática se reduce hasta en un 65%, con valores de gs menores de 0.1 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Sin importar las diferencias genéticas entre especies, el patrón general es que cuando el agua se reduce, los estomas se cierran para restringir la salida de agua, se reduce la tasa fotosintética y por lo tanto, se reduce el crecimiento de las plantas (Tezara *et al.*, 2008; Lambers *et al.*, 2008).

2.6. Eficiencia del uso del agua

Un parámetro útil para relacionar fotosíntesis y transpiración, debido a que ambos flujos son regulados por la apertura estomática, es la eficiencia de uso de agua

(EUA, Nobel 2004) que se define como el total de CO₂ asimilado por fotosíntesis por unidad de agua perdida por transpiración (Nobel, 2004). La eficiencia del uso del agua (EUA) indica el cambio de crecimiento de un cultivo bajo algún ambiente contrastante.

La apertura de los estomas para tomar CO₂ necesario para la fotosíntesis resulta en una inevitable pérdida de agua. Tanto la fotosíntesis como la transpiración dependen de las condiciones ambientales; a causa de la interacción de algunos factores, especialmente las variaciones de radiación y agua, los efectos en la transpiración y la fotosíntesis también se ven reflejados en la EUA (Huber, *et al.* 2004; Nobel, 2004).

Cualquier pérdida de agua pueden potencialmente ser perjudicial para el crecimiento de plantas en regiones áridas, algunos factores que se ven involucrados en la fijación de CO₂ en una manera de incremento de la EUA (Nobel, 2004). A pesar de que la fotosíntesis y la transpiración dependen de las condiciones ambientales, todavía se puede hacer algunas generalizaciones acerca de EUA para los diferentes tipos de plantas.

La EUA se ve afectada durante el día, los rangos de EUA en hojas maduras usualmente van de 1-3 g CO₂ (kg H₂O)⁻¹ para plantas C₃, de 2-5 g CO₂ (kg H₂O)⁻¹ para plantas C₄ y 10-40 g CO₂ (kg H₂O)⁻¹ para plantas CAM (Nobel, 2004). Las plantas C₄ tienen aproximadamente el doble de EUA que las plantas C₃, porque las plantas C₄ tienden a tener menores fases de intercambio de gases (conductancia estomática). A niveles de radiación elevadas, la fotosíntesis en plantas C₄ es más rápida y da por resultado un bajo requerimiento de agua por gramo de materia seca producida por lo que hay una mayor eficiencia del uso del agua (Huber, *et al.* 2004; Nobel, 2004; Salisbury y Ross, 1994).

En general, la misma especie exhibe mayores valores de eficiencia de uso de agua hacia el mediodía, cuando la demanda evaporativa es mayor, durante la estación de menor disponibilidad de agua, o en sitios que son más secos (Lambers *et al.* 2008).

2.7. Asignación de recursos en los árboles

La tasa fotosintética determina la cantidad total de carbono fijado a disposición de la hoja. Sin embargo, la cantidad de carbono fijo disponible para la translocación depende de eventos metabólicos posteriores. La regulación de la distribución de carbono fijado en varias rutas metabólicas se denomina asignación (Taiz y Zeiger, 2006).

La asignación de recursos no solo ocurre en los componentes estructurales de la planta durante el crecimiento, sino que también se puede canalizar parte de los recursos a los componentes de almacenamiento, donde los recursos almacenados estarán disponibles para el crecimiento futuro. Las plantas almacenan carbono y nutrientes, pero existe una amplia variación en la cantidad y el tipo de recursos que se almacenan y donde se almacenan (Lambers, *et al.*, 2008; Taiz y Zeiger, 2006).

Generalmente la asignación de los recursos, dependerá de la finalidad y de las características fisiológicas de la planta. Los haces vasculares de las plantas forman un sistema de “tubos” que pueden dirigir el flujo de fotosintatos a varios lugares, almacenándose en hojas jóvenes, tallos, raíces, u órganos de almacenamiento especializados (Lambers, *et al.*, 2008; Taiz y Zeiger, 2006).

3. OBJETIVOS E HIPOTESIS

3.1. Objetivo general

- Evaluar las respuestas morfológicas, fisiológicas, tasas de crecimiento y curvas de respuesta a la luz de *Tabebuia rosea* y *Tabebuia chrysantha*, bajo condiciones de cultivo, con dos niveles de riego.

3.2. Objetivos específicos

- Estimar las tasas fotosintéticas, de transpiración, conductancia estomática, eficiencia del uso del agua y curvas de luz para plantas de *Tabebuia rosea* y *Tabebuia chrysantha* con riego y déficit de riego.
- Determinar la tasa de crecimiento relativo (RGR por sus siglas en inglés), el área foliar específica (SLA), y la asignación de recursos para plantas de *Tabebuia rosea* y *Tabebuia chrysantha* con riego y déficit de riego.

3.3. Hipótesis

En condiciones de elevada disponibilidad de agua, se presentaran diferencias, en *Tabebuia rosea* y *Tabebuia chrysantha*, en las tasas fotosintéticas, tasas de crecimiento, asignación a tallo y hojas de la planta, área foliar específica y en las curvas de luz.

4. REFERENCIAS

- Baruch, Z., Goldstein, G., 1999. Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO₂ assimilation of native and invasive species in Hawaii. *Oecologia* 121:183-192.
- Boyer, J.S. 1985. Water transport. *Annual Reviews of Plant Physiology*. 36: 473-516.
- CATIE. 1997. *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) Nichol. Nota técnica sobre manejo de semillas forestales. No. 23. CATIE, Costa Rica. 2 p.
- CONABIO, 2009. Catálogo taxonómico de especies de México. 1. In Capital Nat. México. CONABIO, Mexico city.
- CONAFOR, 2012. Informe de Resultados 2004-2009. Inventario Nacional Forestal y de Suelos.
- Davanzo, M., de Sousa, L., Medri, M., Pimenta, J., Bianchini, E., 2002. Photosynthesis, growth and Development of *Tabebuia avellaneda* Lor. Ex Griseb. (Bignoniaceae) in flooded soil. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 45: 375-384.
- DOF, 2014. Programa Nacional Forestal 2014-2018.
- FAO, 2004. State of the World's Forest. Estudio de tendencias y perspectivas del Sector Forestal en América Latina Documento de Trabajo, Informe Nacional México.
- Fernández, M., Tapias, R., 2005. Influencia de la intensidad luminosa sobre la tasa fotosintética de plantas de una savia de pinos españoles. *Sociedad Española de Ciencias Forestales*. 20: 73-78. ISSN: 15775-2410
- Gentry, A.H., 1992. A synopsis of Bignoniaceae ethnobotany and economic botany. *Annals of the Missouri Botanical Garden*: 79, 53-64.
- Gutiérrez Carvajal, L., Dorantes López, J., 2004. Especies forestales de uso tradicional del estado de Veracruz. Potencialidades de especies con uso

tradicional del estado de Veracruz como opción para establecer plantaciones forestales comerciales.

Hernández Gil, R., Rada, F., Silva, R., 2010. Crecimiento y desarrollo en plantas juveniles de Apamate (*Tabebuia rosea*) sometidas a inundación. Merida, Venezuela. Pittieria, 34:113-126.

Huber, A., Trecaman, R., 2004. Eficiencia del uso del agua en plantaciones de Pinus radiata en Chile. BOSQUE 25: 33-43.

Lambers, H., Chapin, F.S., Pons, T.L., 2008. Plant physiological Ecology. 2da edicion. USA. Springer edit.

Lambers, H., Poorter, H., 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for ecological causes and consequences. Advances in Ecological Research 23: 187–261.

López Ríos, G.F. 2009. Ecofisiología de árboles. Segunda edición. Universidad Autónoma de Chapingo, México. ISBN: 978-607-12-0096-9.

McDowell, S.C.L. 2002. Photosynthetic characteristics of invasive and noninvasive species of *Rubus* (Rosaceae). American Journal of Botany: 89, 1431-1438.

Molina-Castillo, P.F., 2012. Comportamiento y manejo de la *Tabebuia rosea* (Bertol) DC en El Zamorano, Honduras. Proyecto especial de graduación del programa de Ingeniería en Desarrollo Socioeconómico y Ambiente, Escuela Agrícola Panamericana, Zamorano, Honduras, 24p.

Morales, J.F.; Jiménez, Q. Bignoniaceae. In: Hammel, B.E.; Grayum, M.H.; Herrera, C.; Zamora, N. (eds.). 2011. Manual de Plantas de Costa Rica. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.

Nobel, P.S., 1994. Remarkable agaves and cacti. Oxford University Press, Inc. ISBN 0-19-508414-4.

- Nobel, P.S., 2004. Physicochemical and environmental plant physiology. 3rd ed. ISBN 0-12-520026-9.
- Olmstead, R.G., Zjhra, M.L., Lohmann, L.G., Grose, S.O., Eckert, A.J., 2009. A molecular phylogeny and classification of Bignoniaceae. *American Journal of Botany*: 96, 1731–1743.
- Pammenter, N. W., Drennan, P. M., Smith, R., 1986. Physiological and anatomical aspects of photosynthesis of two *Agrostis* species at a sub-Antarctic island. *New Phytologist* 102: 143–160.
- Pennington, T.D. y Sarukhán, J. 1998. Arboles tropicales de México. 2^a ed. Universidad Nacional Autónoma de México - Fondo de Cultura Económica. México, D.F. 521 p.
- Rzedowski, J. 1986. Vegetación de México. Limusa, México. 432 p.
- Salazar, R. 1997. *Tabebuia rosea* (Bertol) DC. Nota Técnica sobre Manejo de Semillas Forestales, CATIE, No. 8. 2 pp.
- Salisbury, F.B., Ross, C.W., 1994. Fisiología vegetal. 4ta edición. Grupo Editorial Iberoamericana. ISBN 970-625-024-7.
- Sharkey, T.D., Raschke, K., 1981. Separation and measurement of direct and indirect effects of light on stomata. *Plant Physiology*, 68:33-40.
- Synnott, T.J., 2009. La caoba en la península de Yucatán: ecología y regeneración. Corredor Biológico Mesoamericano México. Serie Conocimientos, No. 7.
- Taiz, L., Zeiger, E., 2006. Fisiología Vegetal. ISBN: 978-84-8021-601-2
- Tezara, W., Pereyra, G., Marín, O., Villalobos, V., Irazábal, S., González, A., Colombo, R., Urich, R., Coronel, I., Herrera, A., 2008. Variación interespecífica en la respuesta fotosintética en diferentes formas de vida en zonas áridas y eficiencia de uso de agua en 32 accesiones de cacao. *Memorias del Instituto de Biología Experimental* 5: 233-236.

Valladares, F., 2001. Luz y evolución vegetal. *Investigación y Ciencia* 303: 73-79.

Valladares, F., Aranda, I., Sánchez-Gómez, D., 2004. La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. En: Valladares, F. (edit). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Pp. 191-227. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. ISBN: 84-8014-552-8.

Wightman, K., Rodríguez, B., Ward, S., Cornelius J., 2011. Domesticación de cedro y caoba en la Península de Yucatán, México. *Experiencias en el mejoramiento del germoplasma forestal. Recursos Naturales y Ambiente*, No. 44: 119-128.

Yu, G.R., Zhuang, J., Yu, Z.L., 2001. An attempt to establish a synthetic model of photosynthesis-transpiration based on stomatal behavior for maize and soybean plants grown in field. *Journal of Plant Physiology* 158, pp. 861-874.

5. ARTICULO CIENTÍFICO

ARTÍCULO

Elaborado de acuerdo a las normas editoriales de la revista InterCiencia

Efecto del riego sobre variables morfológicas, fisiológicas y fotosintéticas en *Tabebuia rosea* y *Tabebuia chrysantha*

Pech, K.¹ y Cervera, J.C.

Universidad Autónoma de Yucatán, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia.

Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Departamento de Ecología

Tropical. Carretera Mérida-Xmatkuil km. 15.5. Mérida, Yucatán, México. Email:

1karina.pech@outlook.com Tel/fax: +52 (999) 9 42 32 06

Resumen

La producción de madera está enfocada principalmente a maderas preciosas como *Cedrela odorata* y *Swietenia macrophylla* (FAO, 2004). Una alternativa para producción son especies como *Tabebuia chrysantha* y *Tabebuia rosea*, originarias de los trópicos y adaptadas a las condiciones de Yucatán, México (Olmstead et al., 2009; Torretta y Cerino, 2013). El propósito del trabajo es evaluar las respuestas fisiológicas, morfológicas y curvas de respuesta a la luz de *Tabebuia rosea* y *Tabebuia chrysantha* bajo 2 diferentes niveles de agua. Se utilizó un diseño de bloques al azar con arreglo factorial de 2 x 2. Se implementaron cuatro tratamientos (2 especies: *Tabebuia rosea* y *Tabebuia chrysantha*; 2 de riego: riego c/2 días y déficit de riego hasta presencia de estrés). Con los datos obtenidos se realizaron curvas de luz para las variables de fotosíntesis y eficiencia del uso del agua (EUA); cursos diarios de respuesta de fotosíntesis; área foliar específica (SLA); tasas de crecimiento relativo (RGR) y asignación de recursos (CO₂). Curvas de luz: *T. rosea* presenta mayores tasas fotosintéticas que *T. chrysantha* con riego. *T. chrysantha* presenta tasas más altas en la EUA. Cursos diarios: Los valores máximos de fotosíntesis son de 11 y 7.9 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para *T. chrysantha* y *T. rosea*,

respectivamente. Asignación de recursos: para ambas especies la asignación correspondió aproximadamente 50% de la biomasa total al tallo, 30% para raíz y 20% para hojas. *RGR*: Los resultados fueron muy similares entre especies en ambos tratamientos de agua. *SLA*: *T. rosea* tuvo 108.47 cm²/g⁻¹ y 110.61 cm²/g⁻¹, *T. chrysantha* 295.89 cm²/g⁻¹ y 272.26 cm²/g⁻¹ para tratamientos sin riego y riego respectivamente.

Palabras clave: *Tabebuia*, agua, luz, crecimiento, fotosíntesis

Introducción

El sector forestal en México es un área poco estudiada y explotada, sin embargo, es un recurso económico importante, ya que de él se extraen diferentes productos que participan como materias primas o como productos finales. Del total de la superficie territorial de México, el 70% se encuentra dedicada a distintos usos forestales (CONAFOR, 2012; DOF, 2014). La producción maderable en las regiones tropicales continúa enfocada a la producción de maderas preciosas como el cedro *Cedrela odorata* y la caoba *Swietenia macrophylla* (FAO, 2004).

Una alternativa de uso y manejo de recursos forestales es la producción de servicios ambientales. Algunas especies de importancia, que proveen estas características (madera y servicios ambientales), son los árboles que constituyen grandes aportes para la industria maderera. Entre ellos los del género *Tabebuia* que pertenecen a la familia Bignoniaceae originaria de las regiones tropicales y subtropicales del mundo, principalmente de México y Sudamérica (Olmstead *et al.*, 2009; Torretta y Cerino, 2013). Especies como *Tabebuia rosea* y *Tabebuia chrysantha* presentan una ventaja para cultivarlas en el estado de Yucatán debido a que se adaptan a las condiciones ambientales de las selvas de Yucatán y con poca disponibilidad de recursos (Baruch y Goldstein, 1999; Nobel, 1994).

Estudios sobre las respuestas vegetales bajo diferentes condiciones de agua son importantes en ecofisiología, ya que a partir de estos se puede extraer información

acerca de los mecanismos que permiten a las plantas tolerar y aclimatarse a condiciones a las que se someten (Lambers, *et al.*, 2008; Valladares, *et al.*, 2004). En árboles tropicales, niveles bajos de agua y luz afectan los procesos fisiológicos. La falta de agua induce al cierre de estomas, lo cual impide el suministro de CO₂ y por tanto, se afecta la fotosíntesis y la transpiración (Lambers, *et al.*, 2008; López, 2009).

El propósito del presente trabajo fue evaluar las respuestas morfológicas y fisiológicas de *Tabebuia rosea* y *Tabebuia chrysantha* bajo distintos niveles de agua (riego) en condiciones de cultivo. Esta información podría ser utilizada para proponer estrategias de reforestación y el uso sustentable de ambas especies de *Tabebuia*.

Materiales y métodos

Sitio de estudio. El presente estudio se realizó en las instalaciones del Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad Autónoma de Yucatán (UADY).

Procedimiento experimental. Se establecieron 60 plántulas de 6+ meses de edad de dos especies de *Tabebuia* (*T. rosea* y *T. chrysantha*), provenientes de un vivero ubicado en las instalaciones del Campus de Ciencias Sociales, Económico-Administrativas y Humanidades de la Universidad Autónoma de Yucatán. Las plántulas fueron trasplantadas en macetas de polietileno con 50 kg aprox. de tierra negra (Leptosol, Ek'lu'um=maya). Se tomó un tiempo de aclimatación para plántulas de 4 semanas después del trasplante, con riegos diarios a saturación.

Se utilizó un diseño de bloques al azar con arreglo factorial de 2 x 2: dos especies y dos niveles de riego. Se utilizaron 60 plántulas en macetas (30 plántulas de *T. rosea* y 30 plántulas de *T. chrysantha*) con una distancia de 1.5 metros entre hileras y columnas de macetas.

Para cada especie se implementaron dos tratamientos de riego: riego cada dos días y déficit de riego hasta la presencia de estrés en las plántulas (enrollamiento y decaimiento de hojas); cada tratamiento de riego se implementó en 15 plántulas de *T. rosea* y 15 plántulas de *T. chrysantha* al azar.

El monitoreo se realizó durante diez meses. Se midieron características fisiológicas, morfológicas, tasas de crecimiento y curvas de respuesta a la luz para cada especie. La toma de datos se realizó en tres meses (octubre de 2015, enero y abril de 2016). Con los datos obtenidos se realizaron curvas de luz para las variables de fotosíntesis y eficiencia del uso del agua, se realizaron cursos diarios de respuesta de la fotosíntesis, se midió el área foliar específica (SLA), se realizaron tasas de crecimiento relativo (RGR) y la asignación de recursos (CO₂).

Características fisiológicas

Fotosíntesis, Transpiración y conductancia estomática. Las tasas de fotosíntesis y transpiración se tomaron de tres plantas al azar por cada especie y tratamiento. De cada planta, se seleccionó la hoja más desarrollada (hoja más grande y verde). Estas medidas se realizaron usando un analizador de gases en el infrarrojo (IRGA, LI-6400, LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA), que consta de una cámara en la que se encierra la hoja y donde se cuantifica el intercambio gaseoso que realiza la hoja con el medio.

Eficiencia del Uso del Agua (EUA). Se midió la eficiencia del uso del agua instantánea (fotosintética), la cual se calculó midiendo la tasa de fotosíntesis entre tasa de transpiración (A/E ; A =fotosíntesis, E = transpiración), estos datos fueron obtenidos de los mismos datos de fotosíntesis y transpiración tomados con el IRGA de la misma hoja seleccionada para la toma de dichos datos.

Curvas de luz. Se midió la respuesta de la cantidad de luz sobre el crecimiento de dos especies de *Tabebuia* por cada tratamiento de riego. Se tomaron tres plantas al azar por cada especie y tratamiento. De cada planta, se seleccionó la hoja más desarrollada (hoja más grande y verde). Con los datos tomados para la tasa de fotosíntesis se estimaron los parámetros de regresión a una curva con la ecuación de A , donde A es la fotosíntesis de cada planta bajo distintas intensidades de luz ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$). Estas medidas se tomaron con un analizador de gases en el infrarrojo (IRGA, LI-6400, LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA). El analizador viene equipado con una fuente de luz (6400-02B) que permite variar automáticamente la intensidad de luz que se sometió la hoja seleccionada de cada planta la cual se aclimató de 30-60 segundos y tomó la medición de la adaptación de la hoja, las intensidades de luz fueron de 0, 500, 1000, 1500 y 2000 PARi. Es pertinente aclarar que todas las plantas seleccionadas por tratamiento se sometieron a todas las intensidades luminosas; ello con el fin de obtener las curvas de luz.

Cursos diarios. Se midió el efecto de la disminución del recurso agua conforme pasan los días. Las medidas se tomaron con una cámara estándar transparente 6x2cm (IRGA, LI-6400, LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA), que deja pasar la luz

natural del sol, esta cámara se dejó conectada a una hoja de la planta durante 15 días aproximadamente. La toma de datos automática se realizaba cada 10 minutos. Se seleccionó la mejor planta (mejor porte) por especie; las plantas seleccionadas fueron puestas en el invernadero del Departamento de Ecología, del Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias.

Nota: los datos obtenidos fueron de la misma planta y misma hoja. El analizador de gases en el infrarrojo (IRGA), por cada toma de dato, obtiene más de 2 mil datos los cuales fueron promediados para la realización de los análisis y gráficas.

Características morfológicas

Área foliar específica (SLA). El área específica foliar (SLA, siglas del inglés “specific leaf area”) lo cual se expresa como la relación de área foliar y peso de hoja y se cuantificara en cm^2 (hoja)/ g^{-1} de hoja. La medición de área foliar se determinó con un medidor de área foliar portátil CI-202 Portable Area Meter (CID Bioscience, Inc. W A, USA).

Asignación de recursos. Con los promedios del peso seco de cada parte de la planta (tallo, raíz y área foliar), se construyó una gráfica de la acumulación (stacked bars) y las diferencias entre el peso seco de cada estructura.

Para la toma de peso seco se cosecharon manualmente 20 plantas (10 por especie) anterior (t1) y posteriormente (t2) a la realización del experimento. Se fragmentó cada planta en tallo, hojas y raíces. Cada parte se colocó en bolsas de papel estraza para posteriormente llevarlas al horno que se encuentra en el laboratorio del herbario del Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, donde se sometieron a una temperatura de 60°C hasta alcanzar peso constante (gr).

Tasa de crecimiento relativo (RGR). Para determinar el crecimiento de las plantas de *Tabebuia rosea* y *Tabebuia chrysantha*, bajo los diferentes tratamientos, se calculó la tasa de crecimiento relativo que es la medida principal para el análisis del crecimiento en plantas y se define como la ganancia de biomasa por unidad de biomasa y tiempo.

Calculándose con la siguiente ecuación:

$$P_2 = P_1 * e^{RGR (t_2 - t_1)}$$

$$\ln P_2 = \ln P_1 + RGR (t_2 - t_1)$$

$$RGR = (\ln P_2 - \ln P_1) / (t_2 - t_1)$$

Siendo P_2 y P_1 el peso de la plántula en los tiempo 2 y 1 (t_2 y t_1 , respectivamente) y RGR la tasa de crecimiento relativo. Haciendo los logaritmos y despejando se obtiene la fórmula para calcular la RGR.

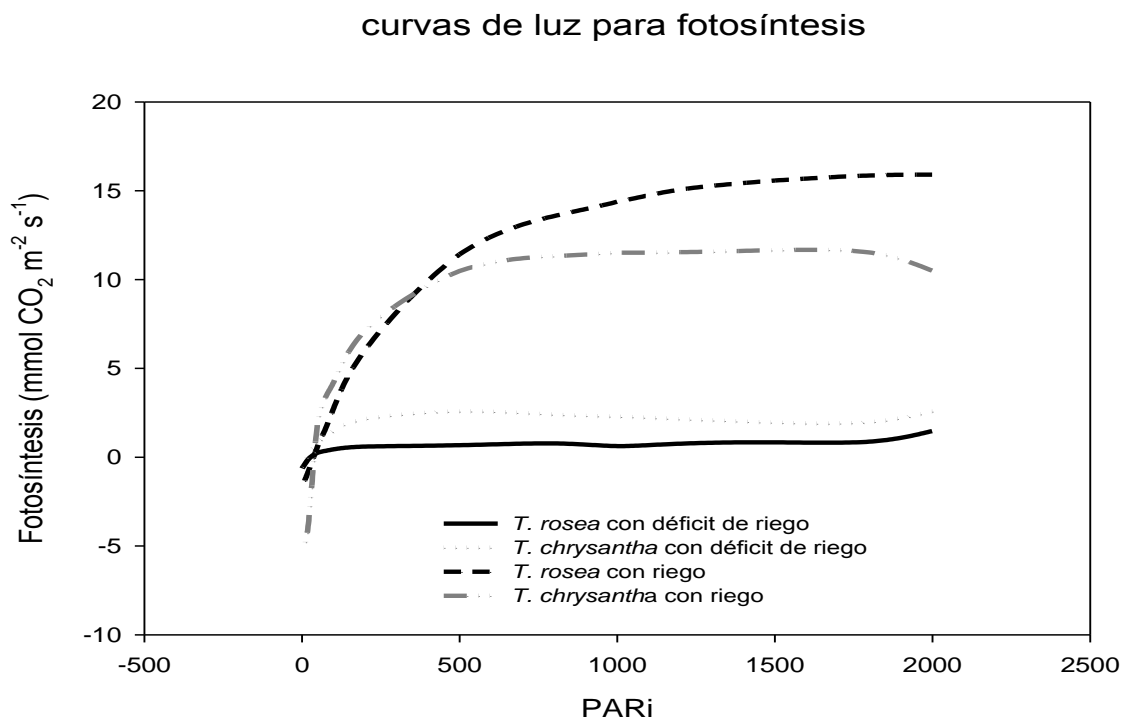
Análisis de datos experimentales. Los análisis estadísticos se realizaron con el modelo de bloques al azar con arreglo factorial:

$$Y_{ijk} = \mu + b_i + \alpha_j + \beta_k + \alpha\beta_{jk} + \varepsilon_{ijk}$$

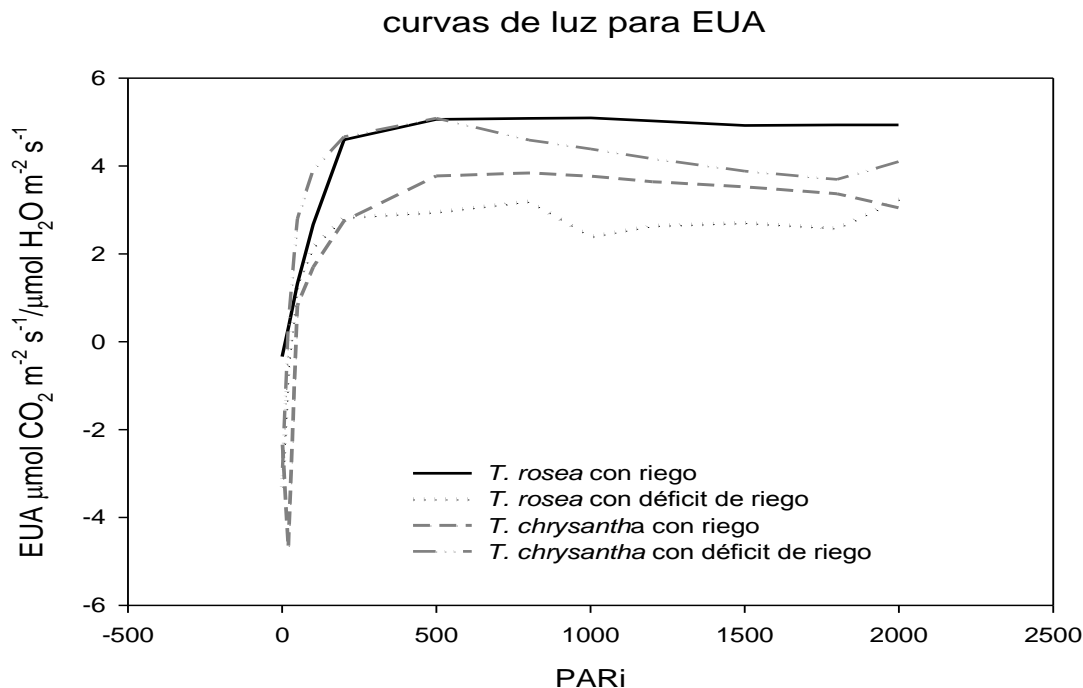
Haciendo la comparación de medias con un análisis de varianza $\alpha = (P < 0.05)$, usando curvas de respuesta para las variables en las curvas de luz. Se utilizó el paquete estadístico SYSTAT 9 y para la realización de las gráficas se utilizó el programa SigmaPlot 10.0 para Windows.

Resultados

Curvas de luz. Las curvas de respuesta a la luz de fotosíntesis muestran diferencias significativas $\alpha=(P<0.05)$ entre especies y entre niveles de riego. *Tabebuia rosea* presenta mayores tasas fotosintéticas (A) $15 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ por unidad de hoja (6 cm^3) en comparación con *T. chrysantha* $11 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ con riego (gráfica 1). Por otro lado, *T. chrysantha* presenta tasas más altas en la Eficiencia del Uso del Agua (EUA) $4.5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ cuando se encuentra en situación de estrés hídrico en comparación con *T. rosea* (gráfica 2). Los análisis estadísticos mostraron diferencias significativas $\alpha=(P<0.05)$ para le EUA entre especies y entre tratamientos. La respuesta de la tasa de fotosíntesis a la luz depende en muchos casos de la especie en cuestión, es decir, la hoja de la planta se aclimata a condiciones a las que se somete y cambia sus tasas fisiológicas (Valladares, 2001).



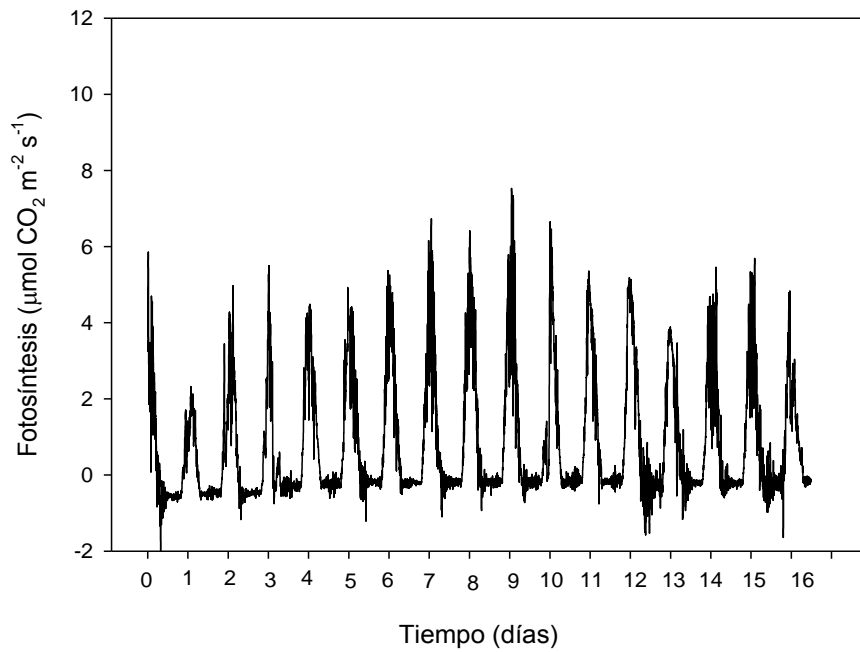
Gráfica 1. Curvas de respuesta a la luz de fotosíntesis para *Tabebuia rosea* y *Tabebuia chrysantha* con riego y déficit de riego.



Gráfica 2. Curvas de respuesta a la luz de Eficiencia del Uso del Agua para *Tabebuia rosea* y *Tabebuia chrysantha* con riego y déficit de riego.

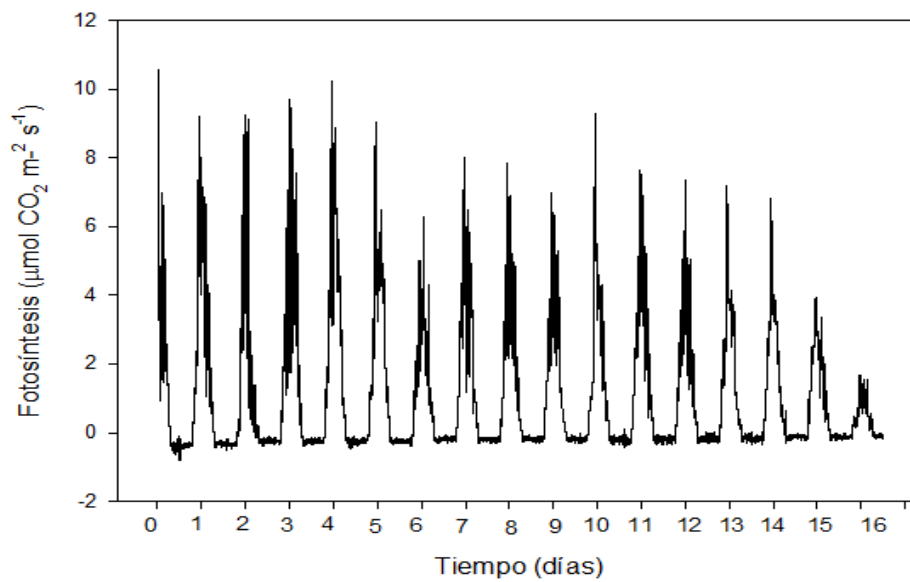
Cursos diarios. Los resultados de los diferentes cursos diarios se muestran en las gráficas 3 y 4. Se tomaron los datos constantes las 24 horas del día y en las horas del mediodía se tienen las mayores tasas de fotosíntesis (A). Las tendencias a bajar las tasas máximas de A, se da a las en las tardes y noches donde la luz del sol es escasa. Los promedios de valores máximos de fotosíntesis son de 11 y 7.9 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para *Tabebuia chrysantha* y *Tabebuia rosea*, respectivamente. Los análisis estadísticos mostraron diferencias significativas $\alpha=(P<0.05)$ para las dos especies en cuestión. En este caso, *Tabebuia chrysantha* presentó una reacción esperada a la disminución del agua al paso de los días; es decir, conforme pasaban los días las tasas fotosintéticas también disminuían. Estos resultados muestran que las tasas máximas de asimilación de CO_2 se observan a las horas del mediodía; mientras que al atardecer los valores disminuyen, lo que podría coincidir con una reducción de la temperatura y de los niveles de agua, que producen también una reducción de la conductancia estomática y la transpiración (Hernández, *et al.*, 2010).

Cursos diarios para *T. rosea*



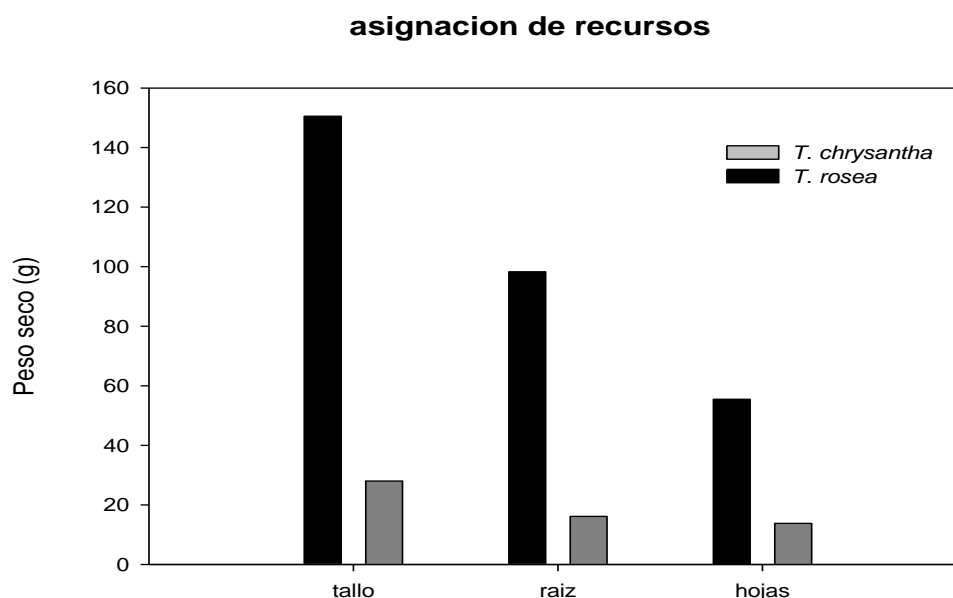
Gráfica 3. Cursos diarios de tasas de fotosíntesis para la especie *Tabebuia rosea* con riego inicial a saturación hasta déficit de agua.

Cursos diarios para *T. chrysantha*



Gráfica 4. Cursos diarios de tasas de fotosíntesis para la especie *Tabebuia chrysantha* con riego inicial a saturación hasta déficit de agua.

Asignación de recursos. La asignación de biomasa (gráfica 5) para *T. rosea*, aproximadamente un 50% de la biomasa total correspondió al tallo y en menor parte para la raíz (30%) y las hojas (20%). Al igual que para la especie *T. chrysantha*, la mayor asignación de biomasa representa cerca del 50% hacia el tallo, asignándose en menor proporción hacia las hojas (22%) y la raíz (28%). En cuanto a la asignación de recursos, en un inicio la proporción de peso asignada a las hojas, para la especie *T. chrysantha*, podría entenderse en el sentido de la importancia de extender el área foliar para captar mayor cantidad de luz (Barajas y Álvarez. 2004). Los análisis estadísticos mostraron diferencias significativas $\alpha=(P<0.05)$ entre especies, ya que a pesar de tener la misma proporción en sus estructuras, el promedio de pesaje de las plantas fue mucho mayor en *Tabebuia rosea*, 163.10 gr, 100.87 gr en raíz y 61.77 gr en tallos, raíz y hojas respectivamente, en comparación con *Tabebuia chrysantha* que presentó 34.16gr, 15.73gr y 14.68 en tallos, raíz y hojas respectivamente.



Gráfica 5. Asignación de recursos (peso seco = g) en tallo, raíz y hojas para *Tabebuia rosea* y *Tabebuia chrysantha*.

RGR y SLA. Los resultados de la tasa de crecimiento relativo (RGR) fueron similares entre especies en ambos tratamientos de riego (cuadro 1). *Tabebuia chrysanta* obtuvo 1.59 y 2.85 de RGR y *Tabebuia rosea* 1.24 y 1.56, para la parte aérea y raíz, respectivamente, con tratamiento con déficit de riego. Con riego, *Tabebuia chrysanta* obtuvo 1.24 y 1.28 de RGR y *Tabebuia rosea* 1.58 y 2.12, para la parte aérea y raíz, respectivamente. (RGR suele correlacionarse con la asignación de recursos de las plantas por lo que los resultados se separaron de acuerdo a la parte aérea (tallos y hojas) y raíz). Las pruebas estadísticas no mostraron diferencias significativas $\alpha=(P<0.05)$ entre especies.

SLA fue diferente entre especies $\alpha=(P<0.05)$, pero no entre tratamientos. *T. rosea* presentó 108.47 $\text{cm}^2/\text{g}^{-1}$ y 110.61 $\text{cm}^2/\text{g}^{-1}$ para tratamientos sin riego y riego respectivamente. Y para *T. chrysantha* 295.89 $\text{cm}^2/\text{g}^{-1}$ y 272.26 $\text{cm}^2/\text{g}^{-1}$ para tratamientos sin riego y riego respectivamente.

DEFICIT DE RIEGO	<i>T. rosea</i> (prom. gr)	Logaritmos	RGR	SLA ($\text{cm}^2/\text{g}^{-1}$)	<i>T.chrysanta</i> (prom. gr)	Logaritmos	RGR	SLA ($\text{cm}^2/\text{g}^{-1}$)
Parte aérea	5.13	3.89	1.24	108.47a	3.33	1.74	1.59	295.89c
Raíz	4.53	2.97	1.56		2.83	-0.02	2.85	
RIEGO								
Parte aérea	5.42	4.17	1.24	110.61ab	3.89	2.31	1.58	272.26cd
Raíz	4.61	3.33	1.28		2.76	0.63	2.12	

Cuadro 1. Tasas de crecimiento y SLA para *Tabebuia rosea* y *Tabebuia chrysantha* con riego y déficit de riego.

Discusión

El agua es uno de los factores que comúnmente limita el desarrollo de las plantas; según Bréda et al. (2006), la eficiencia de cualquier árbol en términos de relaciones hídricas depende de su capacidad para absorber agua para prevenir déficits internos de agua durante los periodos altos de transpiración. Sin embargo, en los resultados obtenidos se mostró que la eficiencia en el uso del agua varía de la especie en cuestión aún si son especies emparentadas, como lo fue en el caso de *Tabebuia rosea* que obtuvo mejores resultados con riego $5 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}/\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$, a comparación de *Tabebuia chrysantha* ($4.5 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}/\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) que mostró mejores resultados de uso eficiente del agua cuando se encontraba bajo estrés hídrico.

Otro factor que limita el desarrollo de las plantas es la luz solar que es un componente principal de las respuestas de regeneración de las especies forestales (Mulkey et al. 2012). Según Chazdon y Fetcher (1984) la disponibilidad de luz es el componente que varía más drásticamente que cualquier otro recurso disponible en un sistema forestal. Cuando se hacen mediciones instantáneas de la radiación, generalmente en un día soleado, la radiación fotosintéticamente activa varía de $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, de acuerdo a que si están debajo de un sotobosque de árboles con doseles altos, hasta $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, en sitios más expuestos como en la parte superior del dosel del bosque, lo que indica que a pesar de que en el estudio realizado se utilizaron plántulas de *Tabebuia*, los resultados obtenidos en el caso de *Tabebuia chrysantha* fue un tanto mayor ($11 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de lo que indica la referencia, lo que podría indicar que en su etapa adulta podría aún tener mejores tasas fotosintéticas lo que lo haría óptima para su aprovechamiento.

En cuanto al uso del agua, la eficiencia del uso de la misma, cuanto mayor sea ese cociente, más eficientes serán las hojas en el uso del agua y perderán menos agua por carbono asimilado, lo cual podría ser una ventaja en hábitats donde el agua es un recurso escaso. Esto podría ser un indicador de la tolerancia potencial que posee ésta especie a adaptarse a diferentes condiciones hídricas (Quero, et al. 2004;

Tezara et al. 2008). La fotoinhibición es un proceso que implica una reducción en la ganancia de carbono (Werner et al. 2001) y puede ser resultado del cierre de estomas al producirse un aumento de la temperatura de la hoja con la alta radiación. Este mecanismo puede ser beneficioso para la planta, a pesar de que supone una pérdida potencial de carbono, si consigue reducir la pérdida de agua por la hoja, ya que el agua es el recurso más limitante (Quero, et al. 2004). Las tasas mayores de fotosíntesis de *Tabebuia rosea* ($15 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) dan mayor cantidad de carbono disponible para asignar a su crecimiento, a la reproducción y a la respiración. Esta acumulación de carbono en las hojas puede ser trasladada a las raíces posteriormente para luego usarla en la producción de tallos (McDowell, 2002).

Reich y Borchert (1982), estudiaron la especie *Tabebuia neochrysantha* creciendo en sitios secos y húmedos, lo que reflejó la variación en la fenología y respuesta de las plantas sometidas a estrés hídrico. Esta variación, de igual manera, se vio reflejada en *Tabebuia rosea* y *Tabebuia chrysantha*, que en las gráficas de las curvas de luz, se muestra la variabilidad cuando se encuentran sometidas a estrés hídrico, por ejemplo, *Tabebuia chrysantha* mostró mejores resultados ($4.5 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}/\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) cuando es sometida a estrés hídrico bajo o cuando tiene baja disponibilidad de agua, lo que podría indicar que es una planta adaptada a sequías intermitentes, por lo que se demuestra en los resultados de sus tasas de crecimiento relativo (RGR) y a la incorporación de biomasa al área foliar. Al igual que en un estudio realizado por Reich et al. (1992) concluyeron que la disponibilidad de agua limita su uso en las estructuras de los árboles, ejemplo: el uso en el área foliar a relación del área de albura y área de la hoja, y en la altura del árbol y sin excepción, la recuperación de los árboles al estrés hídrico, es fundamental para la aparición de los brotes florales y su floración.

En un estudio realizado en Costa Rica (Reich et al. 1992), la rehidratación de los sitios secos ocurrió después de lluvias aisladas o de riego, en cambio en los sitios húmedos se produjo durante la sequía, probablemente como consecuencia de la disminución de la transpiración durante la caída de las hojas. Se ha observado (Reich y Borchert, 1982) que la floración de *Tabebuia neochrysantha* ocurre entre el

comienzo (diciembre) y el final (mayo) de la estación seca, lo que coincide con las floraciones de demás especies de *Tabebuia* (Gentry, 1992).

En cuanto a los cursos diarios, las especies estudiadas respondieron de acuerdo a lo esperado, cuando la humedad del suelo y la luz del sol disminuye, los niveles de fotosíntesis también disminuían al cerrar los estomas para ahorrar agua y evitar el desgaste de energía y la evaporación del agua necesaria para la supervivencia de las plantas. Lo que coincide con los estudios realizado por Reich et al. (1992) donde las respuestas observadas de *T. neochrysantha* pueden ser usadas como bioindicadores en los cambios en el estado relativo del agua.

Los resultados de RGR en esta investigación sugieren que los cambios en el desarrollo de las plantas se deben a la asignación de la fotosíntesis a las diferentes partes de la planta, es decir, el suministro de CO₂ se distribuye a toda la estructura de la planta y se concentra, en este caso en los tallos. Poorter (1989), menciona que las especies vegetales pueden diferir considerablemente es la tasa de crecimiento relativa, esto puede ser debido a la variación en los factores presentes en los hábitats como la temperatura, el agua, la luz y/o los nutrientes como antes mencionado. Pero incluso, aun cuando las plantas son cultivadas en condiciones similares podría existir una variación interespecífica en RGR.

Las especies estudiadas, a pesar de ser emparentadas, pueden variar en sus tasas de crecimiento, como se menciona en la CONABIO (2009), que considera a estas especies con diferente tipo de crecimiento; *Tabebuia rosea* es considerada una especie de crecimiento rápido y *T. chrysantha* de crecimiento lento, por lo que se espera que la respuesta de cada especie varíe bajo los diferentes niveles de agua a pesar de ser especies congénéricas, ya que el agua es el factores que más limita el crecimiento. Grime y Hunt (1975), mencionan que las especies de crecimiento lento tienen bajas demandas y por lo tanto son menos propensas a agotar los recursos disponibles en su entorno. Se podría pensar que una planta que crece rápido invierte más en tejido foliar, sin embargo, Villar et al. (2004) mencionan que el crecimiento suele tener una dinámica exponencial y suele reflejar diferencias entre especies.

Por ejemplo, en un estudio realizado junto a Ruiz-Robledo (2002) de especies leñosas cultivadas bajo condiciones similares y cercanas a los requerimientos óptimos para su crecimiento, observaron diferencias en la evolución del peso de las plantas con el tiempo, lo que ocurrió con *Tabebuia chrysantha*, que a pesar de que tenía la misma edad que *Tabebuia rosea*, su pesaje en las estructuras (tallos, hojas, raíz) fue mucho menor. La proporción de la biomasa aérea (tallos y hojas) en plántulas de especies leñosas corresponde al 40% en comparación con árboles maduros 70-80% de su biomasa aérea total (Poorter y Nagel, 2000). Por otra parte los autores Kitajima y Fenner (2000), explican que la asignación de recursos a las diferentes partes que forman las plántulas se relaciona a que en condiciones ambientales particulares, las plantas involucran el compromiso que tienen para crecer, tanto como para adaptarse a las condiciones ambientales, como para crear defensas en contra de posibles plagas o para reparar los tejidos dañados e incluso para almacenar recursos.

En otro experimento realizado en condiciones controladas con árboles tropicales se encontró que las plantas limitan su crecimiento en biomasa o altura cuando son sometidos a diferentes frecuencias de riego. Es por eso que la planta invierte sus recursos de forma diferente entre los órganos con función de captación de luz y asimilación de dióxido de carbono (hojas), captación de agua y nutrientes (raíz) y de sostén (tallos) (Villar et al. 2004).

Desde el punto ecológico, Villar et al. (2004), explican que plantas con mayor proporción en su biomasa de raíz tendrían un crecimiento más lento, sin embargo, podría tener algunas ventajas en cuanto a mayor superficie de absorción y mayor supervivencia en hábitats donde los recursos de agua y/o nutrientes son limitantes. Sin embargo, los resultados obtenidos en *Tabebuia rosea* y *Tabebuia chrysantha*, no coinciden con esta referencia, ya que los resultados obtenidos en las plántulas cosechadas obtuvieron mayor asignación al tallo (50% aprox.), lo que podría explicarse que al ser árboles con potencial maderable es normal que utilicen todos los recursos disponibles a la construcción de tallos.

En un estudio realizado por Castro (2002) donde compara especies leñosas cultivadas en condiciones similares poseían tasas de crecimiento menor y una mayor proporción de raíz que podría ser ventajosa en situaciones de sequías o limitación del recursos. En otro estudio realizado por Hayashida et al. (2001) en especies arbóreas, muestran que la disponibilidad de luz mejora visiblemente el crecimiento de las plantas, lo que se muestra en los resultados en las gráficas de curvas de luz, las plántulas de *Tabebuia rosea* y *Tabebuia chrysantha* se saturan a un nivel de radiación (500-1000 PARi aprox.) que es donde se muestra el pico más alto en la curva, para luego mantenerse a los niveles de radiación y cuando llegan a un punto de estrés por luz la curva vuelve a bajar. En su estudio sobre la influencia del agua y la luz demuestran que las especies arbóreas no responden de la misma manera, por lo que hay especies que responden a niveles altos de luz, donde los niveles de transpiración son más altos y por lo tanto se vuelven más susceptibles a las sequias.

Conclusiones

- *Tabebuia chrysantha* tuvo mejor desempeño fisiológico cuando se presentaba con déficit de riego, mientras que *Tabebuia rosea* lo hizo cuando tuvo agua disponible.
- Para las variables morfológicas, *Tabebuia rosea* obtuvo mejores resultados en la asignación de recursos (que fue el pesaje neto de las plántulas), sin embargo, en términos relativos (RGR y SLA) *Tabebuia chrysantha* obtuvo mejores resultados.

Recomendación

En condición de baja disponibilidad de agua o donde las producciones de cultivos son en temporal se recomendaría el cultivo de *Tabebuia chrysantha* ya que se

adapta mejor a estas condiciones; sin embargo si se trata de un sistema de producción con un buen sistema de riego, se recomendaría el manejo de *Tabebuia rosea* porque sería más productiva.

Referencias:

- Barajas G, Álvarez FJ, (2004) Asignación de recursos e influencia de los cotiledones en el crecimiento de plántulas de *Nectandra ambigens* (Blake) C.K.Allen (Lauraceae) en una selva tropical húmeda. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, núm. 74, pp. 5-11. Sociedad Botánica de México Distrito Federal, México.
- Baruch Z, Goldstein G, (1999) Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO₂ assimilation of native and invasive species in Hawaii. *Oecologia*, 121:183-192.
- Bréda 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. *Ann. For. Sci.* 63, 625-644. INRA, EDP Sciences. DOI: 10.1051/forest: 2006042.
- Castro P, (2002) Factores que limitan el crecimiento de la vegetación leñosa mediterránea. Respuestas de las plantas: de órgano a comunidad. *La regeneración natural del bosque mediterráneo en la península ibérica*, pp.47-85 en: J. Charco (editor). ARBA-Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Chazdon RL, Fetcher N, (1984) Photosynthetic light environments in a lowland tropical rainforest in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 72, 553-564.
- CONABIO, (2009) Catálogo taxonómico de especies de México. 1. In Capital Nat. México. CONABIO, Mexico city.
- CONAFOR, (2012) Informe de Resultados 2004-2009. Inventario Nacional Forestal y de Suelos.
- DOF, (2014) Programa Nacional Forestal 2014-2018.
- FAO, (2004). State of the World's Forest. Estudio de tendencias y perspectivas del Sector Forestal en América Latina Documento de Trabajo, Informe Nacional México.

- Gentry AH, (1992). A synopsis of Bignoniaceae ethnobotany and economic botany. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 79, 53-64.
- Grime JP, Hunt R, (1975) Relative growth-rate: Its range and adaptive significance in a local flora. *J. Ecol*, 63, 393-422
- Hayashida Y, Boot RGA, Poorter L, (2001) Influencia de la disponibilidad de agua y luz en el crecimiento y la morfología de plantines de *Swietenia macrophylla*, *Cedrela odorata* y *Bertholletia excelsa*. *Ecología en Bolivia*, 35: 51-60.
- Hernández R, Rada F, Silva R, (2010) Crecimiento y desarrollo en plantas juveniles de Apamate (*Tabebuia rosea*) sometidas a inundación. Merida, Venezuela. *Pittieria*, 34:113-126.
- Kitajima K, Fenner M, (2000) Ecology of seedling regeneration. En: Fenner M. Ed. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, pp. 331-359, 2a ed., CAB Publishing, Londres
- Lambers H, Chapin FS, Pons TL, (2008) Plant physiological Ecology. 2da edición. USA. Springer edit.
- López GF, (2009) Ecofisiología de árboles. 2da edición. Universidad Autónoma de Chapingo, México. ISBN: 978-607-12-0096-9.
- McDowell SCL, (2002) Photosynthetic characteristics of invasive and noninvasive species of *Rubus* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, 89, 1431-1438.
- Mulkey SS, Chazdon R, Smith AP, (2012) Tropical Forest Plant Ecophysiology. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. Springer Science & Business Media. DOI: 10.1007/978-1-4613-1163-8.
- Nobel PS, (1994) Remarkable agaves and cacti. Oxford University Press, Inc. ISBN 0-19-508414-4.

- Olmstead RG, Zjhra ML, Lohmann LG, Grose SO, Eckert AJ, (2009) A molecular phylogeny and classification of Bignoniaceae. *American Journal of Botany*, 96, 1731–1743.
- Poorter H, (1989) Interspecific variation in relative growth rate: On ecological causes and physiological consequences. Pp. 45-68.
- Poorter H, Nagel O, (2000) The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology*, 27: 1191-1191.
- Reich PB, Borchert R, (1982) Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology*, 63(2) 294-299.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS, (1992) Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological monographs*, 62(3), 365-392.
- Ruíz J, (2002) Ecofisiología de especies caducifolias y perennifolias relacionadas filogenéticamente. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba, España.
- Tezara W, Pereyra G, Marín O, Villalobos V, Irazábal S, González A, Colombo R, Urich R, Coronel I, Herrera A, (2008) Variación interespecífica en la respuesta fotosintética en diferentes formas de vida en zonas áridas y eficiencia de uso de agua en 32 accesiones de cacao. *Memorias del Instituto de Biología Experimental* 5: 233-236.
- Torreta JP, Cerino MC, (2013) Biología reproductiva de tres especies simpátricas de Bignoniaceae en Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 48 (1): 73-89.
- Valladares F, (2001) Luz y evolución vegetal. *Investigación y Ciencia* 303: 73-79.
- Valladares F, Aranda I, Sánchez D, (2004) La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. En: Valladares, F. (edit). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Pp. 191-227. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. ISBN: 84-8014-552-8.

Villar R, Ruiz J, Quero JL, Poorter H, Valladares F, Marañón T, (2004) Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En: Valladares, F. (edit). Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Pp. 191-227. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. ISBN: 84-8014-552-8.

Werner C, Ryel RJ, Correia O, Beyschlag W, (2001) Effects of photoinhibition on whole-plant carbon gain assessed with a photosynthesis model. *Plant, Cell & Environment*, 24, pp. 27-40.