



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---



Facultad de Estudios Profesionales Iztacala

**RESPUESTAS DEL GÉNERO *Quercus* A CONDICIONES DE  
ESTRÉS HÍDRICO.**

TESINA  
QUE PARA OBTENER TÍTULO DE:  
BIÓLOGA  
PRESENTA:  
**ANGELES MATUS MATÍAZ**  
No. de Cta. 9755912-4  
Gen. 97-2000

**Director de Tesina. M. en C. *Alberto Arriaga Frías***

Tlalnepantla de Baz, Estado de México, 2005.



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

*Dedicatorias.*

*A mis Padres, a quienes Amo profundamente y que en todas las etapas de mi vida, desde su inicio, han sido mi apoyo incondicional y ejemplo de lucha, por lo cual les brindo mi agradecimiento infinito.*

*A mi esposo y especialmente a mis hijos, motores y luz de mi vida.*

*Con mucho afecto al M. en C. Alberto Arriaga Frías, excelente académico y grandioso ser humano quién me ha brindado su confianza y amistad, lo cuál agradezco infinitamente.*

## *Agradecimientos*

*A mi asesor, el M. en C. Alberto Arriaga Frías, quién me ha dirigido y apoyado en mi formación académica.*

*A mis sinodales:*

*M. en C. Manuel Mandujano Piña  
M. en C. Gumercindo H. de la Cruz Guzmán  
M. en C. Josefina Vázquez Medrano.  
M. en C. Antonia Trujillo Hernández*

*... a las profesoras:*

*M. en C. Guadalupe E. Daleth Guedea H.  
M. en C. Graciela Molina  
M. en C. Ana Lilia Muñoz*

*... todos grandes personas y excelentes académicos, a quienes siempre encontré dispuestos a brindarme su apoyo y consejo, no solo en la elaboración de la presente Tesina, sino también,  
en alguna etapa de la carrera durante la impartición de sus módulos.*

## ÍNDICE.

<b>Página</b>		
<b>Resumen</b> .....		<b>6</b>
<b>Introducción</b> .....		<b>7</b>
<b>Objetivos</b> .....		<b>9</b>
<b>Capítulo 1. Generalidades del Género <i>Quercus sp.</i></b> .....		<b>10</b>
1.1    Distribución y Condiciones ecológicas de crecimiento. ....		<b>11</b>
1.2    El género <i>Quercus</i> en México. ....		<b>12</b>
1.3    Usos e importancia de los endinos en México. ....		<b>14</b>
1.4    Información Estadística.....		<b>15</b>
<b>Capítulo 2. Fundamentos para el Estudio del Estrés Hídrico</b> .....		<b>21</b>
2.1    Potencial hídrico.....		<b>22</b>
2.1.1    Componentes del Potencial Hídrico.....		<b>23</b>
2.1.2    Potencial Osmótico.....		<b>24</b>
2.1.3    Potencial de Presión.....		<b>25</b>
2.1.4    Potencial Matrio.....		<b>26</b>
2.2    Definición fisiológica de Estrés Hídrico.....		<b>26</b>
2.3    Sustento teórico de Resistencia a la Sequía.....		<b>26</b>
2.3.1    Escape a la sequía.....		<b>28</b>
2.3.2    Tolerancia a la sequía.....		<b>28</b>
2.3.3    Evasión a la sequía.....		<b>28</b>
2.3.4    Adimatación y Endurecimiento.....		<b>29</b>
<b>Capítulo 3. Marco teórico: Variables involucradas en las respuestas de las plantas a condiciones de Estrés hídrico</b> .....		<b>30</b>
3.1    Variables Fisiológicas.....		<b>31</b>
3.1.1    Transpiración.....		<b>31</b>
3.1.2    Movimientos estomáticos.....		<b>31</b>
3.1.3    Fotosíntesis.....		<b>32</b>
3.1.4    Fijación de CO <sub>2</sub> .....		<b>34</b>
3.1.5    Crecimiento de la planta.....		<b>34</b>
3.2    Variables morfológicas.....		<b>35</b>
3.2.1    Hojas.....		<b>35</b>
3.2.2    Tallo.....		<b>35</b>
3.2.3    Raíz.....		<b>36</b>
3.3    Elementos osmóticamente activos.....		<b>36</b>
3.3.1    Prolina.....		<b>37</b>
3.3.2    Betaina.....		<b>37</b>
3.3.3    Ácido abscísico.....		<b>38</b>
3.4    Variables Fenológicas.....		<b>38</b>
3.4.1    Semillas.....		<b>40</b>
3.4.2    Plántula.....		<b>41</b>
3.5    Expresión genética.....		<b>41</b>

<b>Capítulo 4. Efecto del Estrés Hídrico sobre las variables fisiológicas en el género <i>Quercus sp.</i></b> .....	<b>43</b>
4.1 Transpiración.....	<b>44</b>
4.2 Movimientos estomáticos.....	<b>44</b>
4.3 Fotosíntesis.....	<b>47</b>
4.4 Fijación de CO <sub>2</sub> .....	<b>53</b>
4.5 Crecimiento de la Planta.....	<b>55</b>
4.6 Análisis de resultados.....	<b>58</b>
4.7 Discusión.....	<b>60</b>
<b>Capítulo 5. Efecto del Estrés Hídrico sobre los elementos osmóticamente activos en el género <i>Quercus sp.</i></b> .....	<b>63</b>
5.1 Osmoprotectores.....	<b>64</b>
5.2 Ajuste Osmótico.....	<b>65</b>
5.3 Análisis de resultados.....	<b>66</b>
5.4 Discusión.....	<b>66</b>
<b>Capítulo 6. Efecto del Estrés Hídrico sobre la morfología de individuos del género <i>Quercus sp.</i></b> .....	<b>67</b>
6.1 Hojas.....	<b>68</b>
6.2 Tallo.....	<b>72</b>
6.3 Raíz.....	<b>73</b>
6.4 Análisis de resultados.....	<b>75</b>
6.5 Discusión.....	<b>76</b>
<b>Capítulo 7. Efecto del Estrés Hídrico sobre los estados fenológicos del género <i>Quercus sp.</i></b> .....	<b>78</b>
7.1 Semilla.....	<b>79</b>
7.2 Plántula.....	<b>81</b>
7.3 Análisis de resultados.....	<b>87</b>
7.4 Discusión.....	<b>88</b>
<b>Capítulo 8. Expresión genética y estrés hídrico en el género <i>Quercus sp.</i></b> .....	<b>89</b>
8.1 Secuencias codificantes de osmorreguladores.....	<b>90</b>
<b>Conclusiones Finales</b> .....	<b>91</b>
<b>Referencias</b> .....	<b>93</b>

## RESUMEN.

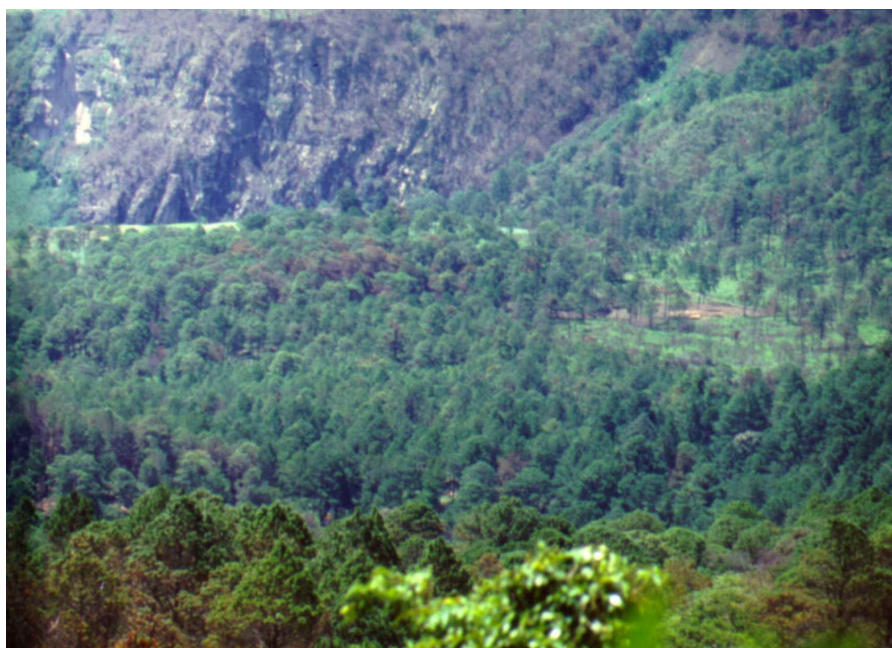
El presente trabajo tiene como objetivo realizar una recopilación, análisis y discusión de la información generada en el periodo de 1990 a 2004, acerca de las respuestas fisiológicas, morfológicas, osmóticas, fenotípicas y genéticas, en diferentes especies del género **Quercus**, en condiciones de estrés hídrico. Se pretende conocer, de las especies reportadas, cual posee características adecuadas, en cuanto a mejor adaptación y por lo tanto mayor sobrevivencia en condiciones de sequía. Además, se incluye un capítulo que nos habla sobre las condiciones de crecimiento del género, y de los usos e importancia del mismo en nuestro país, para tener un panorama más amplio de la necesidad de su estudio; también se incluyen los fundamentos para el estudio del estrés hídrico como ayuda para la comprensión de la información analizada.

La gran mayoría de la información consultada se refiere a especies Europeas, entre las cuáles se encuentran **Quercus ilex**, **Q. suber**, **Q. rubra**, **Q. caudata**, **Q. prinus**, **Q. alba**, **Q. pubescens**, **Q. frainetto**, **Q. macrolepis**, **Q. petraea**, **Q. macrocarpa**, **Q. ellipsodalis**, **Q. faginea**, **Q. coccifera**, **Q. crassipes**, con excepción de **Q. acutifolia** y **Q. castanea**, especies mexicanas reportadas en un trabajo realizado, por autores extranjeros, en el Estado de Oaxaca.

Cabe resaltar que a pesar de la cada vez más intensa devastación de los bosques mexicanos no se han realizado estudios dirigidos al conocimiento de las especies radicadas en nuestro país porque tal información proporcionaría elementos para recomendar especies con posibilidades de establecerse exitosamente en las áreas perturbadas durante las llamadas "campanas de reforestación". A partir del análisis de la información revisada, se consideró a **Quercus ilex** como la especie poseedora de mayor número de atributos respecto a respuestas adaptativas a condiciones de estrés hídrico.

## INTRODUCCIÓN.

Si tomamos en cuenta que el mejor aprovechamiento de los bosques se logra solo mediante el conocimiento de la función de las especies dentro del ecosistema, y que estas son el hábitat de gran variedad de animales y además con frecuencia ocupan sitios estratégicos en cuencas hidrológicas, se entiende que su deterioro y mal uso causa daños a nivel local y regional. Los Bosques de *Quercus* son comunidades vegetales características de las zonas montañosas de México (Fig.1). Se conocen en todos los Estados de la República con excepción de Yucatán y Quintana Roo. Los podemos encontrar desde el nivel del mar hasta los 3100 msnm, aunque con mayor frecuencia en altitudes de 1200 a 2300msnm. En nuestro país el centro de diversidad para éste género se encuentra en el hemisferio occidental con 135 a 150 especies reportadas, de las cuáles 86 son endémicas. Por la abundancia y predominancia de los encinos en los bosques templados han sido estudiados extensivamente y se les reconoce como elementos importantes en los ecosistemas (Rzedowski, 1978).



**Fig. 1. Bosque de Pino- Encino Liquidámbar**

Desde hace tiempo y hasta la actualidad, México atraviesa por una pérdida acelerada de hectáreas boscosas, debido a incendios forestales y tala inmoderada, provocados principalmente por labores en para la obtención de carbón vegetal y la utilización del suelo para la agricultura o con fines ganaderos; además, cuando los terrenos son sometidos a la acción periódica del fuego con el objeto de obtener brotes tiernos y arbustivos, (Fig.2) éstos pierden la capacidad de absorber y almacenar agua. En estas circunstancias se vuelve mayor el escurrimiento que la



infiltración del agua en el suelo, desencadenándose así la erosión del mismo, que aunado a las variaciones de precipitación pluvial, provocan en las plantas grados diversos de *estrés hídrico*, estado en el que la planta es obligada a cambiar aspectos morfológicos, fisiológicos y metabólicos para resistir, ya sea por tolerancia o evasión, a éstos periodos de restricción de agua.



**Fig. 2. Sucesión de un bosque después de prácticas de roce, tumba y quema.**

La necesidad de “corregir” el daño, ha llevado a producir un sin número de plántulas de especies de bosque con el fin de restaurar terrenos degradados. Dichas plántulas difícilmente llevan a cabo su cometido debido a que al momento de realizar la selección de la especie pocas veces se considera su capacidad adaptativa y de establecimiento en los distintos sitios, ya sea a pie de bosque, en un claro a medio bosque o en la zona más alta y expuesta. Necesario es tomar en cuenta que de acuerdo al sitio de plantación varían la incidencia solar, humedad atmosférica, y cantidad de agua disponible del suelo.

Por lo anteriormente expuesto, en este trabajo se pretende recapitular y analizar los estudios sobre las respuestas de diferentes especies de *Quercus* a condiciones de estrés hídrico, para conocer las características de cada especie que puedan considerarse en la selección de especies para la restauración de bosques degradados en México, y de esta manera contribuir a que nuestros bosques puedan convertirse (bajo una utilización y explotación racional) en comunidades productivas y renovables.

## OBJETIVOS.

### Objetivo general:

- Realizar un análisis crítico de los estudios realizados en plántulas y árboles maduros del género **Quercus**, sobre las respuestas a condiciones de estrés hídrico, en el periodo de 1990 a 2004.

### Objetivos particulares:

- Realizar una discusión crítica acerca de los cambios morfológicos que son causados en distintas especies del género *Quercus* por condiciones de estrés hídrico.
- Realizar una discusión crítica acerca de los cambios en las variables fisiológicas involucradas en respuesta a condiciones de estrés hídrico en *Quercus sp.*

Revisar y discutir las evaluaciones de los indicadores de estrés hídrico, como es el caso de la prolina, ácido abscísico y Glicina-betáina, por condiciones de estrés hídrico, en distintas especies del género *Quercus*.

- Revisar y discutir la información respecto a los cambios fenotípicos que ocurren en *Quercus sp.* cuando se encuentran bajo condiciones de estrés hídrico.
- Revisar y discutir la información relacionada con la expresión genética del género **Quercus sp.** en condiciones de estrés hídrico.

**CAPITULO 1.**  
**GENERALIDADES DEL GÉNERO**  
***QUERCUS SP.***



## 1.1 DISTRIBUCIÓN Y CONDICIONES ECOLÓGICAS DE CRECIMIENTO.

El género *Quercus* se compone de aproximadamente 400 especies distribuidas en Europa, Asia y América pero más concentradas en el Hemisferio Boreal y en América (Fig. 3.), encuentran su límite sur en Colombia (Rzedowski, 1978).

Los encinares Mexicanos son muy parecidos florística y ecológicamente a los existentes en Guatemala y otras porciones de América Central, así mismo, los que se encuentran en la parte septentrional de la Sierra Madre Occidental guardan semejanza con los de Nuevo México y Arizona (<http://www.arbolesornamentales.com/Fagaceae.htm>).



**Fig. 3. Distribución de bosques de encino en el mundo.**  
<http://www.arbolesornamentales.com/Fagaceae.htm>

Los encinares se caracterizan por coexistir con una gran diversidad de especies de pinos y plantas herbáceas, además de ser ecosistemas ricos en especies animales (Zavala y García, 1996). Su distribución natural corresponde de modo casi exacto con la de las cadenas montañosas, cuyos límites no son claros en las áreas dimáticas de colonización constituyendo la cubierta vegetal de áreas de clima templado, semi-húmedo, regiones de clima cálido, húmedo y aún en zonas semiáridas, aunque en éstas últimas asumen con frecuencia forma de matorrales (Rzedowski, 1978).

Abarcan innumerables especies de árboles y arbustos deciduos y perennifolios, constituyen la agregación de maderas duras más importante de Norteamérica y tal vez, del Hemisferio Norte.

## 1.2 EL GÉNERO *Quercus* EN MÉXICO.

Casi el 30% de la superficie de México está cubierta por diferentes tipos de bosques, entre los más diversos del mundo, como los de pino, encino, tropicales secos y húmedos, y los bosques mesófilos de montaña o nublados, que en su mayoría se distribuyen a lo largo de la pendiente del Pacífico. Nuestro país no es solamente el origen del 50% de las especies de pino existentes en el mundo, sino que contiene la extraordinaria cantidad de 135 especies de encino (comparado con las 87 especies encontradas en los Estados Unidos y Canadá juntos). Muchas plantas domesticadas y de importancia comercial, incluyendo el maíz, se originaron en estos bosques (Fig. 4).



**Fig. 4. Bosque de encino rodeado por milpas**

De los diferentes bosques mexicanos, los de pino-encino son los más abundantes, cubriendo 16% del territorio nacional (31.8 millones de hectáreas) distribuidos a lo largo de las cadenas montañosas de la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, Sierra Madre del Sur y el Eje Transvolcánico (Fig.5) ([www.wwf.org.mx/bosques.php](http://www.wwf.org.mx/bosques.php)).



**Ecorregión de  
Bosques secos**



**Ecorregión de Bosques  
de Pino-Encino**

**Fig. 5. Distribución y proporción de territorio que ocupan los bosques secos con respecto a los bosques de pino-encino en la República Mexicana. ([www.wwf.org.mx/bosques.php](http://www.wwf.org.mx/bosques.php)).**

Aparentemente los encinos no toleran deficiencias en el drenaje aunque pueden crecer a la orilla de arroyos, es decir, en tierra permanentemente húmeda. Frecuentemente se encuentran en suelos someros muy rocosos y con pendientes pronunciadas. Típicamente el suelo es de reacción ácida (pH 5.5 a 6.5), con abundante hojarasca y materia orgánica, su textura varía de arcilla a arena, y la coloración por lo general es roja, aunque puede ser amarilla, negra, café o gris.

Los encinares arbóreos de México prosperan en climas Cw (templado subhúmedo con lluvias en verano), de la clasificación de Köppen, pero también se extiende hacia Cf, Cs, Cx, Af, Am, Aw y BS. *Quercus oleoides* (Fig. 6) es la única especie que se encuentra en el bosque tropical seco y húmedo desde el nivel del mar hasta 800msnm; se encuentra desde el norte de México, hasta el noroeste de Costa Rica. Posee troncos de corteza gruesa y hojas esderófilas, además madera muy pesada, difícil de secar y por lo tanto buena para leña y carbón ([www.acguacanasste.ac.cr/rothschildq/v\\$N/Textos/roble\\_encino.html](http://www.acguacanasste.ac.cr/rothschildq/v$N/Textos/roble_encino.html))

La precipitación media anual varía de 350mm en la región norte del país a más de 2000mm en algunos lugares de la planicie costera del Golfo de México, pero la distribución de la gran mayoría de los encinares se halla entre las isoyetas de 600mm a 1200mm. La temperatura media anual tiene una amplitud global de 10 a 26°C, aunque más frecuente de 12 a 20°C. El número de meses secos oscila entre 0 y 9, e igualmente amplios son los límites de la humedad relativa y la oscilación de la temperatura. En ciertas parte de la Sierra Madre Oriental y Occidental las heladas llegan a ser muy severas y en algunos años se presentan nevadas, época en que las temperaturas de 0°C son comunes. Aunque la mayoría de los encinares en México son formaciones bastante densas, no son raras los bosques de *Quercus* con árboles separados por amplios espacios abiertos sólo, por plantas herbáceas o arbustivas. En el Sur y Centro de México, casi siempre ocurren en lugares indicadores de la transición entre el encinar y el pastizal o matorral. (Rzedowski, 1978).



**Fig. 6. Individuo de *Quercus oleoides*  
en un claro de Bosque.**

### **1.3 USOS E IMPORTANCIA DE LOS ENCINOS EN MÉXICO.**

La utilización de la madera de los encinos ha tenido gran aplicación en la producción de leña y carbón, fibras para celulosa, mangos para herramienta, cajas de empaque, hormadoras para calzado, implementos agrícolas, instrumentos musicales y muebles, también se utilizan en la construcción de casas y barcos, en la decoración de interiores; chapas, pisos, en la elaboración de durmientes, carrocerías, pilotes, puntales para mina, pulpa, tarimas y toneles, además, desde el punto de vista ecológico, los encinares son grandes captadores de agua, purificadores de aire y protectores de una amplia gama de especies animales y otras vegetales (Bárceñas, 1985).

#### **PRODUCCIÓN FORESTAL, 1986-2001**

<b>Año</b>	<b>Maderable (metros cúbicos de madera en rollo)</b>	<b>No maderable (toneladas)</b>
<b>1986</b>	8 958 542	61049
<b>1987</b>	9 790 839	73204
<b>1988</b>	9 314 384	106546
<b>1989</b>	5 888 276	74088
<b>1990</b>	8 157 204	68216
<b>1991</b>	7 888 515	76419
<b>1992</b>	7 682061	798
<b>1993</b>	5345632	76331
<b>1994</b>	6406750	68598
<b>1995</b>	6302417	41484
<b>1996</b>	6843786	53665
<b>1997</b>	7711809	43761
<b>1998</b>	8330982	47392
<b>1999</b>	8496726	56625
<b>2000</b>	9429800	83855
<b>2001</b>	7920518	68182

**Tabla 1. Muestra la producción maderable por año.** Los datos no distinguen género de la cual se obtiene la madera. Incluye: resinas, fibras, ceras, gomas, rizomas y otros productos (no incluyen tierra de monte). **Fuente:** Semarnat, Subsecretaría de Gestión para la Protección Ambiental; Dirección de Federalización y Descentralización de Servicios Forestales y de Suelo, México 2002. Datos tomados de [www.inegi.gob.mx](http://www.inegi.gob.mx)

La producción maderable por año en el país es muy variable (Tabla 1.), pero podemos darnos cuenta que la madera del encino posee gran importancia económica, tanto que sus características tecnológicas así como con lo relacionado con la silvicultura y su aprovechamiento en procesos de transformación han sido estudiadas e implementadas en otros países (Bárceñas, 1985). En México, el potencial de los encinos es a tal grado que podría sostener una industria integral y con buenas perspectivas de desarrollo, sin embargo, a pesar de la importancia de la

utilización y abundancia del género además de la existencia de un adecuado mercado nacional e internacional, la producción de madera de encino es muy baja en relación a la producción maderable de pino, ya que para el periodo de 1978 a 1981, la producción de la primera representó apenas un 4.24% de la segunda y por ende el aprovechamiento del encino en nuestro país es muy reducido (Ruiz, *et al*, 1985) El conocimiento limitado de las especies susceptibles de industrializarse, restringe en buen grado su aprovechamiento.(Valenzuela, 1985 ); por todo lo anterior es que resulta urgente la elaboración de un inventario actualizado de especies de *Quercus*, mismo que proporcionaría ubicación, distribución y existencias volumétricas, para que con el auxilio de las nuevas técnicas de aprovechamiento, utilización, industrialización y regeneración de las especies se pudiese lograr una explotación sustentable de los encinares mexicanos.

#### 1.4 INFORMACIÓN ESTADÍSTICA.

La superficie de la República Mexicana, que abarca 19 estados con mayor abundancia en recursos boscosos consta de aproximadamente 23 millones de hectáreas, de las cuales el 76% corresponde a siete entidades: Chihuahua, Oaxaca, Durango, Chiapas, Jalisco, México y Guerrero; las cuatro primeras sin embargo agrupan el 57% de la superficie total del país cubierta por diferentes especies del género *Quercus*.

Estado	No. de especies Reportadas
Veracruz	29
Michoacán	28
Chiapas	24
Puebla	22
San Luis Potosí	20
Hidalgo	16
Nuevo León	16
Edo. de México	15
Nayarit	15
Chihuahua	14
Sonora	14
Jalisco	12
Tamaulipas	12
Oaxaca	12
Durango	11
Guanajuato	6
Querétaro	6
Sinaloa	6
Cochila	5

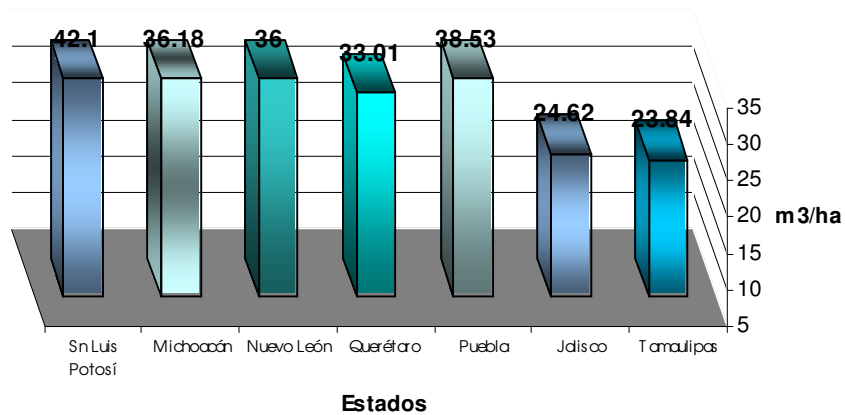
**Tabla 2. Número de especies reportadas por Estado en la República Mexicana.**



**(Bárcenas, 1985.)**

Es necesario tomar en cuenta que los datos presentados en la tabla 2, corresponden a las proporciones registradas hace catorce años y que a la fecha, la superficie ocupada por bosque, sin hacer distinción de especies, debe haber disminuido como resultado de la explotación irracional, además de los daños producto de cambios en el uso de suelo en vigor hasta nuestros días. En forma general y en base a los volúmenes promedio por hectárea reportados por el inventario forestal nacional, podemos tener una panorámica de la cantidad del arbolado en los principales estados.

**Volumen forestal promedio por hectárea**

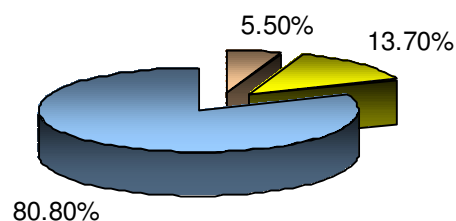


**Figura 7. Muestra el Volumen Forestal promedio por hectárea en 7 Estados de la República Mexicana. Datos tomados de Ruiz, A.M, *et. al.* 1985.**

La superficie ocupada por encinares que la figura 7, nos muestra la riqueza que estados como San Luis Potosí, Michoacán, Nuevo León, Querétaro, Puebla Jalisco y Tamaulipas poseen. Su conservación podría depender del emprendimiento de proyectos con una estrategia de conservación-utilización por medio del estudio de técnicas de aprovechamiento integral de estas especies.

En la siguiente gráfica (Fig. 8), vemos en porcentaje, la abundancia de los encinos con respecto al resto de las formas vegetales que forman la cubierta vegetal total del país. Es necesario resaltar que se trata de promedios muy altos que abarcan a todas las especies presentes, estas de porte arbustivo o arbóreo.

### Porcentaje de Vegetación en México



■ B. de Quercus ■ B. de pino-Encino ■ Otras

**Fig. 8. Porcentaje de vegetación en el territorio Mexicano correspondiente a Bosque de Quercus y Bosque de pino-encino. Calculada por Flores *et. al.* 1972.**

### SUPERFICIE FORESTAL EN HECTÁREAS POR ECOSISTEMA Y TIPO DE VEGETACIÓN. 1994 Y 2000.

Ecosistema	Formación	Tipo de Vegetación	de Vegetación Primaria	de Vegetación Secundaria	Total
Bosques			39 336 163	25 337 120	64 673 283
Bosques Templados y Fríos			20 538 540	12 312 766	32 851 306
	Coníferas		4 839 533	2 647 496	7 478 029
		Bosque de pino			
		<i>Bosque de Oyamel</i>	166 110	25 535	191 645
		<i>Bosque de Táscaate</i>	468 992	124 385	293 377
		<i>Matorral de Coníferas</i>	435	220	655
	Coníferas y Latifoliadas		9 204 554	4 365 468	13 570 022
		<b>Bosque de Pino-Encino</b>	<b>8 347 066</b>	<b>4 018 877</b>	<b>12 365 943</b>
		Bosque bajo abierto	857 488	346 591	1 204 079
	Latifoliadas		6 494 453	5 299 802	11 794 255
		<b>Bosque de Encino</b>	<b>5 393 362</b>	<b>4 665 275</b>	<b>10058 637</b>
		Bosque Mesófilo de Montaña	1 101 091	634 527	1 735 618
Bosques			18 797 623	13 024 354	31 821 977

**Tabla 3. Muestra la superficie del territorio mexicano ocupada de acuerdo al tipo de vegetación según los reportes originales del Inventario Nacional Forestal Periódico. La superficie se estimaba en 196 718 630 hectáreas. Fuente:** Semarnat, Subsecretaría de Gestión para la protección ambiental, Dirección General de Federalización y Descentralización de Servicios Forestales y de Suelo de México, 2002. Tomado de [www.inegi.gob.mx](http://www.inegi.gob.mx).

La tabla 3, nos permite visualizar la abundancia del género *Quercus* con respecto a otros tipos de formaciones vegetales, como lo son los bosques de pino, especie con la cual los encinos coexisten en gran parte del territorio. Ya se ha mencionado antes que aunque el volumen total de encinos es mayor a la cantidad de pinos en el país, ha sido la madera de éstos últimos la más industrializada, motivo por lo cual es necesario enfatizar en la importancia de actualizar los inventarios de encinos y de conocer las propiedades y procesamiento tecnológico de su madera, además de determinar sus características fisiológicas en los procesos de regeneración.

**SUPERFICIE POR ESTADO DE LA REPÚBLICA MEXICANA POR TIPO DE VEGETACIÓN  
Y ASENTAMIENTOS HUMANOS.**

Entidad Federativa Km <sup>2</sup>	Cultivos Km <sup>2</sup>	Bosques Km <sup>2</sup>	Selvas Km <sup>2</sup>	Asentamientos Humanos. Km <sup>2</sup>
Estados Unidos Mexicanos	456869	328 510	307005	12459
Aguascalientes	2316	975	0	12459
Baja California	5043	2050	0	105
Baja California Sur	1873	782	3374	560
Campeche	10061	0	39526	128
Cochila de Zaragoza	8757	5206	0	479
Colima	2299	523	2274	92
Chiapas	29440	17711	20316	298
Chihuahua	19287	66434	4978	751
Distrito Federal	352	390	0	639
Durango	2967	49222	5246	273
Guanajuato	14501	4358	2319	379
Guerrero	14225	21692	19731	238
Hidalgo	10817	4543	981	175
<b>Jalisco</b>	<b>22331</b>	<b>22527</b>	<b>17684</b>	<b>765</b>
<b>México</b>	<b>18084</b>	<b>15528</b>	<b>17293</b>	<b>532</b>
Michoacán	2876	472	1058	188
Morelos	10589	5988	975	844
Nayarit	5732	8342	7237	163
Nuevo León	17576	5848	0	612
Oaxaca	20315	33844	28175	440
<b>Puebla</b>	<b>16920</b>	<b>5865</b>	<b>5444</b>	<b>495</b>
Querétaro	4027	2577	1000	147
Quintana Roo	5518	0	31973	200
Sn. Luis Potosí	17179	4472	3190	369
Sinaloa	19983	8635	20193	492
Sonora	18055	19977	32722	600
<b>Tabasco</b>	<b>15339</b>	<b>25</b>	<b>1850</b>	<b>126</b>
Tamaulipas	37892	6046	7038	709

Tlaxcala	2922	636	0	39
Veracruz	52076	3148	9185	732
Yucatán	17832	0	19551	447
Zacatecas	19625	10694	3602	291

**Tabla 4. Muestra la superficie por entidad federativa ocupado por formaciones arbóreas, cultivos y asentamientos humanos. Tomado de [www.inegi.gob.mx](http://www.inegi.gob.mx)**

La tabla 4, nos permite analizar el impacto de la población por medio del territorio ocupado por los cultivos, sobre las selvas y bosque de país. En forma general, se observa que en estados como México y Jalisco no existen grandes diferencias entre la superficie correspondiente a asentamientos humanos a bosques y las selvas, indicando la existencia de un equilibrio más o menos estable; sin embargo en estados como Puebla y Tabasco, la superficie ocupada por cultivos es bastante mayor respecto a las área de selvas y bosque juntos, posiblemente debido a un inadecuado manejo de los recursos forestales o a la dependencia de su economía de la producción agrícola, puesto que el territorio ocupado por la población no es muy grande con respecto a los estados primeramente mencionados.

#### VARIACIÓN DE LA COBERTURA VEGETAL, 1993-2000.

Uso del suelo	1993 (ha)	2000 (ha)	Variación Superficie (ha)	Porcentaje (ha)
<b>Bosque</b>	34 666 107	32 851 306	-1 814 801	5.23
<b>Selva</b>	34 387 491	30 816 633	-3 570 858	10.38
<b>Matorrales</b>	57 959 607	55 810 305	-2 149 302	3.70
<b>Agricultura</b>	30 198 400	32 803 781	2 605 381	8.62
<b>Ganadería</b>	27 791 854	31 787 163	3 995 309	14.37
<b>Otros</b>	8 886 659	9 820 930	934 271	10.51
<b>Total</b>	193 890 118	193 890 118	0	0

**Tabla 5. Muestra el cambio en el uso de suelo entre los años 1993 y 2000.**

Resultados Obtenidos del análisis de la cartografía del Uso del Suelo y Vegetación. Serie II, mosaico corregido INEGI correspondiente a 1993. Resultados preliminares del Inventario Nacional Forestal 2000. En Matorrales se describe la vegetación de zonas áridas que incluye matorrales. Fuente: Semarnat, Agosto 2002. Tomado de [www.inegi.gob.mx](http://www.inegi.gob.mx)

Las hectáreas utilizadas para la agricultura, la ganadería y otras actividades económicas han ido en aumento, mientras que la superficie de bosques, selvas y matorrales, de acuerdo con la tabla 5, disminuye. Lo anterior nos habla de un acelerado crecimiento de la población, y que el cambio en uso de suelo es solo una respuesta a la necesidad de cubrir los requerimientos alimenticios, económicos y de espacio de las sociedades humanas.

**TASAS ESTIMADAS DE DEFORESTACIÓN SEGÚN EL TIPO DE VEGETACIÓN**  
(MILES DE HECTÁREAS POR AÑO)

Referencia	Bosques	Selvas	Zonas Áridas
FAO, 1988	125	470	20
Repetto, 1988	Nd	460	Nd
Toledo, 1989	Nd	Nd	Nd
Castillo, et al, 1989	273	473	Nd
Myers, 1989	Nd	700	Nd
SARH, 1990	127	202	41
SARH, 1991	127	189	54
WRI, 1992	Nd	Nd	Nd
Masera et al, 1992	167	501	Nd
WRI, 1994	Nd	Nd	Nd
FAO, 1995	Nd	Nd	Nd
Semarnat, 2000	259	510	307

**Tabla 6. Contiene datos sobre los miles de hectáreas por año que son deforestadas a nivel nacional. Promedios anuales para el periodo 1988-1994.**

Se basan en el crecimiento poblacional. **Nd:** dato no disponible. Nota: La variabilidad en la estimación de la deforestación se debe a que las evaluaciones parten de definiciones de deforestación distintas. **Fuente:** Masera O. "Deforestación y degradación forestal en México" GIRA A.C. Documentos de trabajo No. 19, México 1996. Poder Ejecutivo Federal, Programa Forestal y de Suelo, 1995-2000, Semarnat, Talleres gráficos de México, 1996. **Tomado de** [www.inegi.gob.mx](http://www.inegi.gob.mx)

Por medio de la tabla anterior (tabla 6), podemos darnos cuenta que la destrucción de los sistemas forestales en nuestro país es un problema muy grave; de seguir perdiendo tal cantidad de hectáreas muy pronto estarán agotados. Este problema debe ser atacado de manera pronta y la forma más visible de hacerlo es por medio de la reforestación. Sin embargo, es necesario estudiar los métodos que permitan una mayor tasa de sobrevivencia y establecimiento de las plántulas una vez trasladadas a las áreas devastadas con cobertura deficiente o ausente.

## **CAPITULO 2.**

### **Fundamentos para el estudio del Estrés Hídrico.**



## 2.1 POTENCIAL HÍDRICO.

El trabajo mecánico que realiza un sistema químico durante cualquier cambio a temperatura constante es igual a la disminución de su energía libre. De ésta forma la energía libre representa una medida del trabajo potencial que el sistema puede realizar. *La energía libre por mol de una sustancia* cualquiera perteneciente a un sistema químico se denomina *Potencial Químico*, por ello, el potencial químico de una sustancia en condiciones constantes de presión y temperatura depende del número de moles de la sustancia presente. Al estudiar las relaciones hídricas de las plantas, el potencial químico del agua suele denominarse **Potencial Hídrico**. (Devlin, 1980).

Cuando empleamos el término potencial hídrico ( $\phi$ ) expresamos la diferencia entre potencial químico del agua en cualquier punto de un sistema ( $\mu_w$ ) y el del agua pura en condiciones Standard ( $\mu_w^0$ ) con la fórmula:

$$\phi_w = \mu_w - \mu_w^0 = R T \ln e/e^0$$

Es posible determinar el potencial hídrico. En esta fórmula R es la constante de los gases (ergio/mol/grado) T es la temperatura absoluta ( $^0K$ ), e la presión de vapor en el sistema a temperatura T, y  $e^0$  la presión de vapor del agua pura a la misma temperatura. Si la presión de vapor de agua de un sistema es la misma que la de agua pura, tiene un potencial de 0. Sin embargo en los sistemas biológicos,  $e/e^0$  es en general inferior a cero lo que hace que su logaritmo natural sea negativo. En consecuencia el potencial químico de un sistema biológico suele ser expresado con un signo negativo. De esta forma puesto que el agua pura no confinada se define dotada con un potencial de cero, cualquier disolución de un soluto en agua establece un potencial inferior al del agua pura y se expresa mediante un número negativo (Azcon, 1993).

Tanto los potenciales hídricos como los químicos pueden expresarse en unidades de energía. Sin embargo, al tratar con sistemas biológicos es conveniente expresar los potenciales hídricos en unidades de presión: atmósferas, bares o mega pascales. Un ejemplo comparativo de los términos potencial osmótico ( $\phi_s$ ), presión de turgencia ( $\phi_t$ ) y potencial hídrico ( $\phi$ ), es el siguiente: Una solución con un potencial osmótico de -30bares se encuentra encerrada por una membrana no elástica solo permeable al agua; si éste sistema se encuentra sumergido en una solución de potencial osmótico de -10bares (Fig.9) se establecerá un movimiento neto de agua desde la solución interna a la externa. Esto puede expresarse también en términos de agua que circula desde una solución de potencial osmótico menos negativo, a otra de potencial osmótico más negativo; o de una solución de energía libre superior a otra de energía libre inferior (Azcon, 1993).

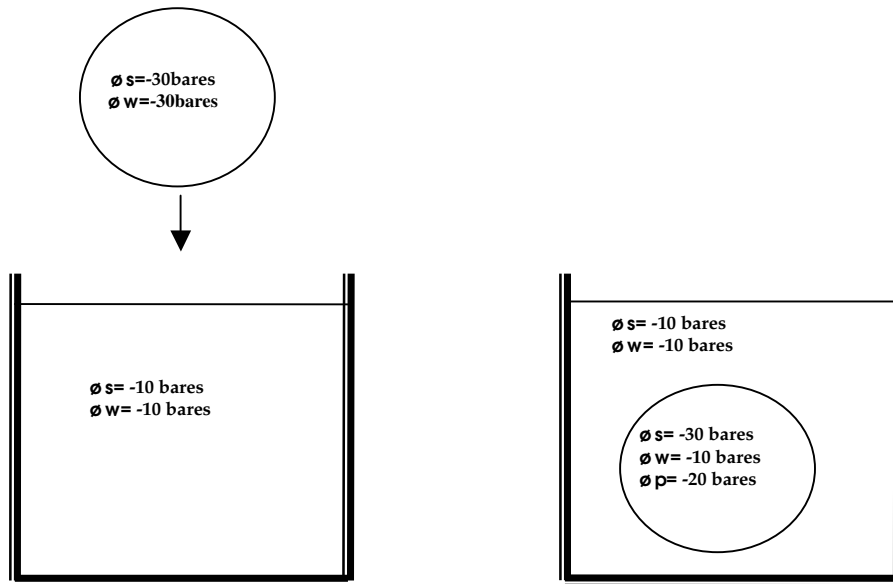


Fig. 9. Permite equiparar los términos potencial osmótico, presión de turgencia y potencial hídrico. Se desarrolla una determinada presión de turgencia cuando una solución encerrada en una membrana no elástica solo permeable al agua se sumerge en una disolución de concentración inferior (Azaon, 1993).

### 2.1.1 COMPONENTES DEL POTENCIAL HÍDRICO.

El potencial hídrico de la planta ( $\psi$ ) se utiliza para expresar el estado energético del agua en células y tejidos vegetales, consta de tres elementos potenciales:

$$\psi = \psi_p + \psi_s + \psi_m$$

siendo los potenciales de presión, de solutos (u osmótico) y mátricos, respectivamente, en una célula o tejido vegetal. Para entender la naturaleza y contribución de los diferentes potenciales componentes de  $\psi$  consideraremos a una célula adulta que consta de tres fases distintas: una pared celular *elástica*, el citoplasma con núcleo y orgánulos y una vacuola central que contiene una solución diluida de azúcar, iones, ácidos orgánicos, etc



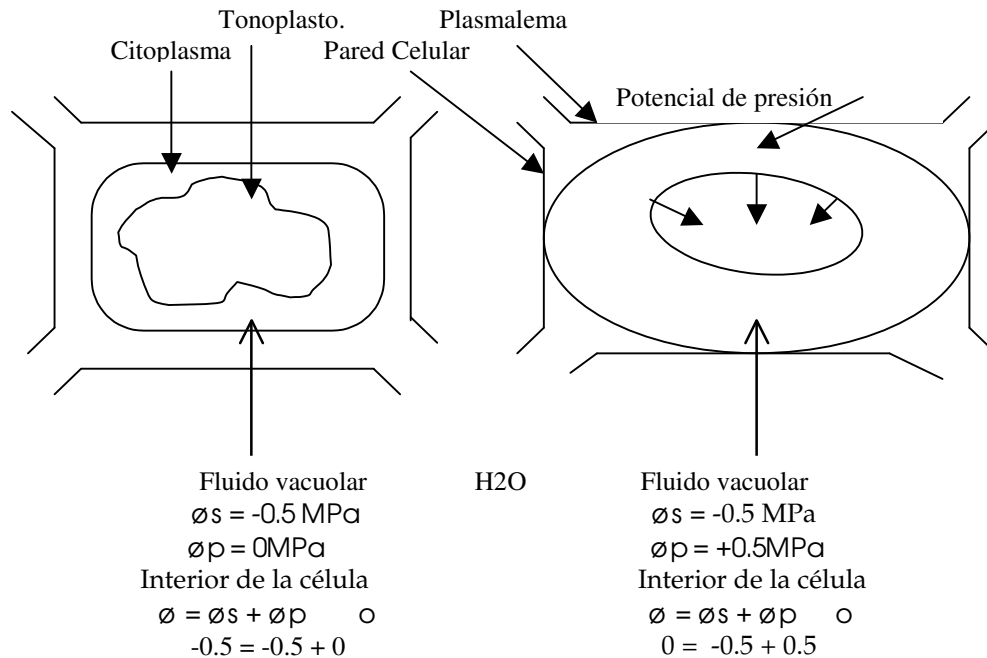


Fig.10. Movimiento del agua entre los distintos compartimentos de una célula vegetal adulta colocada en agua ( $\varnothing = 0$ ) (potencial osmótico de la solución vacuolar,  $\varnothing_s = -0.5 \text{ MPa}$ ). (Azcon, 1993)

La vacuola llega a ocupar del 80 al 90% del volumen total de la célula y se encuentra rodeada por el tonoplasto, que es también una membrana semipermeable. Se considera por tanto a los intercambios del agua celular como controlados por la vacuola; la célula parenquimática madura, en su conjunto, se comporta como un osmómetro (fig.10). En este caso se desprecia la contribución de la matriz. ( $\varnothing_m = 0$ ) quedando:

$$\varnothing = \varnothing_p + \varnothing_s$$

### 2.1.2 POTENCIAL OSMÓTICO ( $\varnothing_s$ ).

Está determinado por la concentración de sustancias osmóticamente activas en la vacuola. En una célula vegetal,  $\varnothing_s$  siempre posee valores negativos, que varían con el volumen celular, siendo más próximo a cero en células totalmente hidratadas que en las deshidratadas. La dependencia del potencial osmótico al volumen celular es aproximadamente lineal. Las membranas celulares no son totalmente semipermeables, si no más bien diferencialmente permeables. La extensión en la cual las moléculas de soluto se pueden difundir se obtiene multiplicando  $\varnothing$  por el término  $\sigma$ , denominado coeficiente de reflexión, que adquiere valores entre 0 y 1; para una

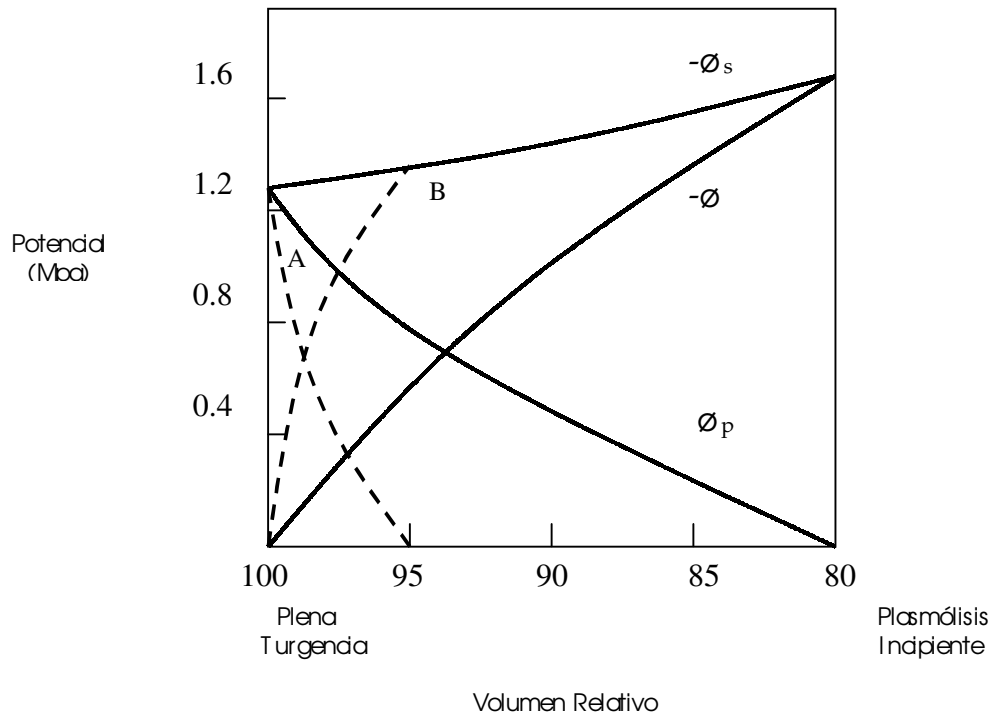
membrana verdaderamente semipermeable  $\sigma = 1$ . Para una membrana que es igualmente permeable al agua y solutos (o si no se encuentra presente ninguna membrana),  $\sigma = 0$ . Entonces la ecuación anterior se hace:

$$\Phi = \Phi_p + \sigma \Phi_s$$

### 2.1.3 POTENCIAL DE PRESIÓN ( $\Phi_p$ ).

Cuando el agua entra en la célula, aumenta el volumen vacuolar ejerciéndose una presión sobre las paredes celulares denominada presión de turgencia. Al mismo tiempo se desarrolla en dirección opuesta una fuerza igual a la presión de turgencia (desde las paredes al interior celular), denominada presión de pared, que actúa como una presión hidrostática la cual aumenta el estado energético del agua en la célula, y representa el potencial de presión celular ( $\Phi_p$ ).

El potencial de presión adquiere valores positivos siempre que la vacuola ejerce una presión sobre las paredes circundantes. En función de la pérdida de agua celular, la vacuola se contrae progresivamente con una caída concomitante en la turgencia celular y el  $\Phi_p$  (Fig.11). El  $\Phi_p$  equivale a cero en una etapa denominada plasmólisis incipiente, en la cual la vacuola cesa de presionar sobre las paredes. Ocasionalmente, se ha informado de valores negativos de  $\Phi_p$  como consecuencia de la contracción vacuolar (Azcon, 1993).



**Fig. 11. Diagrama de Höfler.** Muestra las interrelaciones entre el volumen celular, potencial osmótico, potencial hídrico y potencial de presión. Las líneas discontinuas y continuas corresponden respectivamente a células poco y muy expansibles. La línea A representa el potencial de presión y la línea B el potencial hídrico. (Modificado por Kramer, 1983) (Azcon, 1993)

#### **2.1.4 POTENCIAL MÁTRICO ( $\Psi_m$ ).**

Surge como consecuencia de fuerzas que retienen moléculas de agua por capilaridad de adsorción e hidratación, fundamentalmente en la pared celular y citoplasma (matriz). En el primer caso, las microfibrillas de celulosa entrelazadas crean numerosos microcavidades en las que el agua es retenida por tensión superficial. En el citoplasma el agua es absorbida en varias macromoléculas y coloides. El  $\Psi_m$  fue considerado como despreciable cuando se comparó a la célula como análogo de un osmómetro. Tal suposición es razonable en aquellos casos en los que la matriz celular constituye una fracción pequeña del volumen celular tal como en células jóvenes de paredes finas. No obstante, en tejidos con una elevada proporción de matriz el  $\Psi_m$  no se puede ignorar y por tanto, el enfoque del osmómetro no es válido. En cualquiera de los casos, el concepto de  $\Psi_m$  se hace más pronunciado a medida que disminuye el contenido hídrico (Azcon, 1993).

#### **2.2. DEFINICIÓN FISIOLÓGICA DE ESTRÉS HÍDRICO.**

El estrés o déficit hídrico en las plantas es el indicador de situaciones en que las células y tejidos no están totalmente turgentes; dicho estrés puede variar desde un pequeño descenso en el potencial hídrico detectado sólo al medirse con instrumentos, hasta el marchitamiento permanente y la muerte por desecación; es decir, el estrés hídrico se produce en la planta cuando la pérdida por transpiración es mayor al coeficiente de absorción, caracterizándose por una reducción del contenido hídrico, del potencial osmótico y del potencial hídrico total, acompañado por la pérdida de turgencia, el cierre de los estomas y la reducción del crecimiento. De ser muy grave el estrés hídrico reduce considerablemente la fotosíntesis y otros procesos fisiológicos, que inducen el cese del crecimiento y por último dan lugar a la muerte de la planta por desecación. Amplias deficiencias hídricas y valores bajos de potencial hídrico en las hojas, pueden producirse en menos de una hora cuando es rápida la transpiración. Sin embargo la mayoría de los daños a las plantas son causados por tensiones hídricas producidas durante un periodo de varios días debido al abastecimiento insuficiente de agua (Azcon, 1993).

#### **2.3 SUSTENTO TEÓRICO DE LA RESISTENCIA A LA SEQUÍA.**

Entre las variables ambientales que intervienen en el crecimiento y desarrollo de la planta, la deficiencia de agua o tensión hídrica es una de las más importantes (Parsons, 1978). El agua, es la sustancia encontrada en mayor proporción en las plantas y es un constituyente vital donde se llevan a cabo las reacciones bioquímicas para su desarrollo y crecimiento. La sequía o deficiencia

de agua. Desde el punto de vista agrícola, es un factor ecológico limitante de la producción de los cultivos, desde el criterio climatológico, la sequía se define como la falta o insuficiencia de precipitación que provoca una evaporación y transpiración mayores a la precipitación durante un periodo largo de tiempo, al grado de desencadenar un desequilibrio hidrológico importante; y desde el punto de vista de la fisiología vegetal, la sequía se presenta cuando no hay suficiente de agua en el sistema de la planta aunque el suelo permanezca húmedo, de modo que la planta no se redice los procesos fisiológicos de manera óptima. (Azcon, 1993).

Los caracteres asociados con la adaptación de las plantas a los ambientes con déficit de humedad son muy numerosos, por ejemplo: reducción de área foliar hasta su completa eliminación, economía del agua bajo sequía mayor proporción de tejido mecánico, estructura interna compacta, aumento de haces vasculares, aumento relativo del sistema radical, estructuras especialmente almacenadoras de agua, paredes directas en vez de onduladas en dicotiledóneas, aumento a menudo de la frecuencia estomatid, presencia de látex y resina, osmorregulación, características de evasión o reflexión de la radiación y sustancias absorbentes de agua entre otros (Parsons, 1978).

Considerando que la vida se originó en el agua, al pasar a la tierra y experimentar un proceso de desecación, el principal problema evolutivo ha sido el desarrollo de mecanismos adaptativos a las variaciones hídricas, mantenimiento de flujo balanceado de CO<sub>2</sub> y nutrimentos. De aquí que la lista de caracteres antes referida no sea si no una muestra de los numerosos factores y de las interacciones que generan la resistencia a la sequía por lo que esta debe considerarse como un carácter cuantitativo. Las condiciones de sequía no muestran en la naturaleza una intensidad constante sino que presentan variaciones de acuerdo al lugar del que se trate, y para valorar el efecto de un nivel de sequía es necesario tener las condiciones de humedad óptima.

Un conocimiento más completo de la resistencia a la sequía implica el considerar más de un genotipo, sobre todo cuando se trata de conocer la naturaleza de la variación genética. En este caso, para evaluar la resistencia a la sequía se debe hacer a través de un arreglo factorial cuyo modelo matemático debe ser:  $Y = G + S + G \times S$  en donde Y representa la variación de la respuesta total, S la variación debida a los niveles de sequía, G la variación genética independiente de las variaciones de humedad y  $G \times S$  es la interacción de los factores anteriores. En este modelo puesto que S no es heredable, la resistencia a la sequía R viene dada por:  $R = G + G \times S$ . Lo anterior, permite definir a la resistencia a sequía total como la capacidad de las plantas para acumular energía en contra de factores adversos, en función del potencial genético G y de la interacción  $G \times S$ , permitiendo también diseñar la manera de determinarla y seleccionarla; así mismo proporciona la bases para investigar los efectos específicos genéticos que lo mismo son útiles bajo sequía que sin ella, y de aquellos efectos específicos a la condición deficitaria de agua (Muñoz, 1980).

### **2.3.1 ESCAPE A LA SEQUÍA.**

Las plantas poseedoras de este mecanismo, como regla general, no son resistentes a la sequía. La supervivencia en los periodos secos solo requiere la producción bien programada de semillas u órganos especialmente protegidos a la desecación.

El escape a la sequía es una adaptación poco extrema, se encuentra en plantas que florecen y maduran primero que otras, evitando así la estación seca; algunas especies adelantan la floración cuando se les somete a un déficit hídrico de forma prematura. En esta categoría se incluyen las plantas vasculares anuales de vida corta (pteridofitas), que germinan después de lluvias muy intensas completando rápidamente su ciclo de desarrollo pudiendo pasar la estación seca en forma de semillas, no sufriendo de esta manera lesiones por desecación.

Otro grupo de plantas que poseen mecanismos para escapar a la sequía son algunas geófitas que poseen órganos subterráneos repletos de agua (rizomas, tubérculos, bulbos) razón por la cual pueden sobrevivir durante periodos de sequía al estar protegidos de una pérdida excesiva de agua. Cuando empieza la estación lluviosa brotan inmediatamente utilizando los hidratos de carbono almacenados, floreciendo y fructificando en poco tiempo.

### **2.3.2 EVASIÓN A LA SEQUÍA.**

Las plantas evasoras a la sequía son las que poseen tejidos sensibles a la deshidratación y utilizan mecanismos para minimizar el daño facilitando el mantenimiento del agua en los tejidos y células (Augé, 2002). Entre éstos tenemos el control de la transpiración y el crecimiento de raíces en estratos profundos para mantener el aporte de agua y con ello reducir el riesgo de deshidratación en los tejidos, es decir, poseen un buen control del cierre estomático (rápido y completo). Un ejemplo de evasión al déficit hídrico a nivel celular es el proceso de ajuste osmótico, donde el potencial osmótico de la célula es llevado según el gradiente de potencial hídrico favoreciendo que el agua suba de la raíz hacia las hojas y así mantener la turgencia celular (Bray, 1997).

### **2.3.3 TOLERANCIA A LA SEQUÍA.**

Las especies difieren entre sí, en el grado y periodo de tiempo de tolerancia a la sequía. Los diferentes mecanismos de respuesta de la planta que permite aumentar la tolerancia a la sequía tales como el comportamiento estomático, cambios morfológicos en la hoja, la osmorregulación y las alteraciones en la relación vástago / raíz, regulan, al mismo tiempo, su capacidad productiva (Azcon, 1993).

En condiciones naturales una especie tolerante a la sequía es aquella que tiene la capacidad de sobrevivir y reproducirse en un ambiente relativamente seco (Parsons, 1978). Existen grandes diferencias en la capacidad de las plantas para tolerar la sequía. Algunas de estas diferencias son consecuencias de adaptaciones en la planta entera, como son, sistemas radicales dispersos y profundos; otras a nivel de órgano como lo son las hojas cutinizadas, buen control estomático de la transpiración, mientras que otras como el ajuste osmótico y la tolerancia a la desecación (que es la capacidad del protoplasma para soportar una gran pérdida de agua), actúan a nivel celular (Azcon, 1993).

#### **2.3.4 ACLIMATACIÓN Y ENDURECIMIENTO.**

Algunas de las características funcionales de las plantas relacionadas con la resistencia al estrés hídrico pueden ser determinadas por las condiciones de cultivo en el vivero, ya que las respuestas fisiológicas y de crecimiento de las plantas maderables a estrés bióticas o abióticas varían frecuentemente con el régimen ambiental en el cual las plantas fueron crecidas; por ejemplo la apertura estomática usualmente es menos sensible al estrés hídrico en plantas que crecen en el campo que en plantas crecidas en invernadero o en cámaras de crecimiento bajo condiciones ambientales controladas.

Por lo tanto, la aclimatación y endurecimiento (hardening) de una planta se refiere al sometimiento de ésta a condiciones periódicas de estrés hídrico cada vez más pronunciado, con el fin de estimular a la planta al desarrollo de mecanismos que le permitan atravesar por estos periodos sin sufrir daños graves. El grado de endurecimiento es dependiente de la duración y la pérdida de agua. Una disminución lenta de la disponibilidad de agua puede permitir la aclimatación al déficit hídrico y limitar la duración del daño, mientras que una pérdida acelerada puede evitar el acondicionamiento de la planta a dicha condición de estrés (Bray, 1997).

**CAPITULO 3.**  
**MARCO TEÓRICO: VARIABLES INVOLUCRADAS**  
**EN LAS RESPUESTAS**  
**DE LAS PLANTAS A CONDICIONES DE**  
**ESTRÉS HÍDRICO.**



### 3.1 VARIABLES FISIOLÓGICAS

Los requerimientos ambientales para el crecimiento de las plantas son relativamente simples: dióxido de carbono, minerales, luz como recurso de energía, agua suficiente para mantener el turgor celular, oxígeno y temperaturas favorables para innumerables procesos involucrados en el crecimiento y aunque los distintos tipos de estrés ambiental (bióticos y abióticos), no alteran de manera directa el crecimiento de la planta, si influyen el balance entre los procesos fisiológicos como la fotosíntesis, transpiración, respiración, asimilación, síntesis de hormonas, absorción de agua y nutrientes minerales, entre otros (Koslowski and Pallardy, 1997). Cabe resaltar que no siempre la exposición a estrés ambiental es dañina para la planta, puesto que las plantas previamente sujetas a déficit hídrico muestran menos desórdenes al ser transplantadas y por ende más posibilidades de establecimiento.

#### 3.1.1 TRANSPIRACIÓN.

La transpiración es considerada como un proceso de difusión. Su intensidad depende tanto del suministro de energía para vaporizar el agua, como del gradiente de concentración o presión de vapor y de la magnitud de las resistencias al flujo de agua (Azcon, 1993). La transpiración, cobra importancia respecto a la cantidad de agua pérdida por la planta cuando los estomas están cerrados y la disponibilidad de agua en el suelo es limitada, además es reconocida por Fort, *et al*, (1997) como un factor determinante en el transporte del ABA liberado desde las raíces como una señal de déficit hídrico y llevado hasta los ápices foliares; además, Lowenstein *et al*, (1998) mencionan que incrementos en la concentración de ácido abscísico en el xilema durante la sequía se refleja en una concentración de solutos en la planta debido a la disminución en el flujo transpiratorio. Este mismo autor, cita una falta de correlación entre el aumento de la concentración de ABA y la disminución de la tasa transpiratoria sugiriendo que el aumento de ABA en el xilema fue en respuesta a un déficit hídrico.

#### 3.1.2 MOVIMIENTOS ESTOMÁTICOS.

Las plantas enfrentan demandas opuestas debido a que la atmósfera se encuentra muy dejada de la saturación de agua, por lo que la planta crea barreras para evitar la pérdida innecesaria de agua para evitar sufrir deshidratación. Sin embargo, si dicha barrera fuera "hermética" bloquearía el intercambio de O<sub>2</sub> y CO<sub>2</sub>, que son elementos esenciales para la fotosíntesis; por la noche, cuando no hay fotosíntesis y por lo tanto no hay demanda de CO<sub>2</sub>, las



estomas mantienen pequeñas aberturas o cierran totalmente, impidiendo la salida de agua y así, por la mañana, cuando el suministro de agua es abundante y la radiación solar incidente sobre la hoja favorece la actividad fotosintética, la elevada demanda de  $\text{CO}_2$  provoca una mayor apertura estomática para favorecer su fijación. Muchas plantas, especialmente en hábitats secos mantienen un equilibrio precario en la inaniación y la desecación, por lo que la capacidad de abrir y cerrar los poros es absolutamente esencial y por lo tanto, los estomas desempeñan un papel vital en el mantenimiento de la homeostasis en la planta que redundará en la supervivencia de la misma. Generalmente, en las plantas que se encuentran en estado de estrés hídrico, se inducen cambios en el cierre estomático independientemente del estado hídrico actual de la planta. (Luo, 1999).

### 3.1.3 FOTOSÍNTESIS.

Es un proceso complejo mediante el cual las plantas transforman energía lumínica en energía química, en el participan dos series de reacciones químicas, la primera es la fase de transporte electrónico fotosintético, en la que la luz solar es absorbida y utilizada para formar ATP y las moléculas de agua son rotas para liberar oxígeno e hidrógeno, utilizando a éste último para la reducción de  $\text{NADP}^+$  y la segunda, es la fase oscura o ciclo de Calvin (fig.12), llevada a cabo en el estroma del cloroplasto y aunque estas reacciones no requieren luz, dependen de la disponibilidad de ATP y  $\text{NADPH}^+$  de las reacciones luminosas para poder reducir el  $\text{CO}_2$  para formar azúcares (Sheller, 1993).

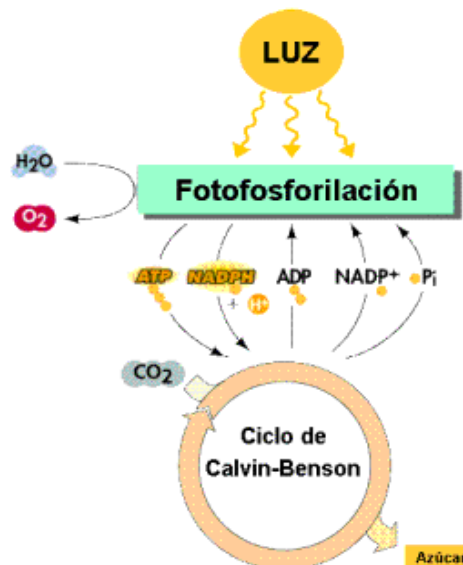


Fig. 12. Química de la fotosíntesis  
<http://www.forest.ula.ve/~rubenhg/fotosintesis/>

La capacidad fotosintética de una planta está principalmente determinada por el área foliar total y por la actividad fotosintética de las hojas (exceptuando cactáceas). La fotosíntesis disminuye como resultado del cierre estomático, pero el estrés hídrico prolongado e intenso puede conducir a la disminución de la actividad de los cloroplastos, a efectos no estomáticos sobre la fotosíntesis, como el incremento de la resistencia del mesófilo y particularmente a la disminución de la actividad de la RuDP carboxilasa, como indicador de la eficiencia fotosintética (Christiansen, 1987). Los periodos de estrés hídrico inducen en la planta el cierre de estomas para evitar pérdida de agua excesiva pero también reduce la fotosíntesis a través de la disminución del  $\text{CO}_2$  intracelular. Recientes estudios con técnicas desarrolladas como lo es la medida de la fluorescencia de la clorofila *in vivo*, revela que el aparato fotosintético puede ser resistente al déficit hídrico foliar. Sin embargo, en condiciones naturales, otros parámetros ambientales (radiación, temperatura, déficit de presión de vapor) pueden interactuar con la falta de agua en el suelo.

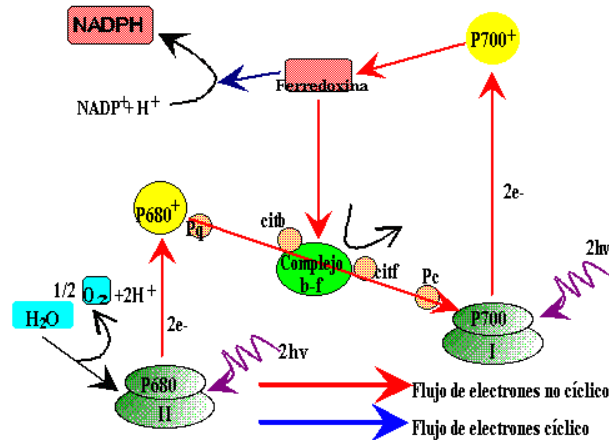


Fig. 13. Eventos primarios de la Fotosíntesis. (Esquema Z)  
<http://www.arrakis.es/~lluengo/faseluminosa.html>

La fluorescencia emitida por hojas adaptadas a la oscuridad puede revelar desórdenes en el fotosistema II (PSII) o en el funcionamiento de los mecanismos protectores ante excesos de energía luminosa (Fig. 13). De acuerdo con el modelo de Butler (1978), un aumento constante en la tasa de desactivación (que es la protección del PSII) podría llevar a una disminución en los niveles de fluorescencia máxima ( $F_m$ ) e inicial ( $F_o$ ) mientras decrece a tasa constante la eficiencia fotoquímica debido a alguna clase de desorden en el PSII que podría promover un incremento en  $F_o$ .

En comunidades naturales, las diferencias en la eficiencia del uso de agua (WUE) bajo condiciones de  $\text{CO}_2$  elevado, pueden determinar el éxito en la adaptación y competencia entre las especies. Para proteger el aparato fotosintético de la destrucción foto oxidativa, las plantas deben disipar el exceso de luz, proceso que implica un aumento en la producción de elementos tóxicos

como  $O_2$  y  $H_2O_2$ ; en contraste los mecanismos protectores se tornan menos necesarios en plantas ante concentraciones elevadas de  $CO_2$ , por una alta disponibilidad de  $CO_2$  interno al funcionar como aceptor de electrón en la fotosíntesis.

### 3.1.4 FIJACIÓN DE $CO_2$ .

Los efectos del estrés hídrico sobre la fotosíntesis (asimilación de  $CO_2$ ), han sido relativamente bien estudiados. El déficit hídrico reduce la tasa de asimilación de  $CO_2$ ; la inhibición de la fotosíntesis foliar puede resultar en una reducción de la conductancia de  $CO_2$ , como ocurre cuando hay cierre estomático. Además, sabemos que tanto el crecimiento de la planta como la eficiencia de uso de agua (WUE), generalmente se incrementa ante elevadas concentraciones de  $CO_2$  (Luo *et al.* 1999). En particular, la suspensión del suministro de  $CO_2$  a los cloroplastos, lleva a un cierre estomático de medio día mientras las condiciones de alta temperatura y radiación prevalecientes podrían aumentar la sensibilidad del aparato fotosintético al estrés lumínico y promover el daño al PSII.

Es de particular interés, que de acuerdo con la concentración de  $CO_2$  en el aire, la fotosíntesis aumenta y la transpiración frecuentemente se reduce, resultando en un eficiente uso de agua por la planta. Al mismo tiempo, al incrementarse la concentración de  $CO_2$  en el aire, el crecimiento es estimulado aunque haya limitaciones en el suministro de N y la absorción de agua se vuelve más eficiente; no obstante, cuando existen elevadas temperaturas y altas concentraciones de  $CO_2$ , el crecimiento puede no cambiar apreciablemente aunque sí puede incrementarse o disminuir, dependiendo de las interacciones de C, N y suministro de agua (Luo, 1999)

### 3.1.5 CRECIMIENTO DE LA PLANTA.

El déficit hídrico es el factor más importante que determina el crecimiento y la productividad de la planta, al mismo tiempo, el uso de agua y el crecimiento de las plantas están fuertemente influenciados por las condiciones climáticas y las concentraciones de  $CO_2$  en la atmósfera. El crecimiento de las plantas de bosque, bajo una elevada concentración de  $CO_2$ , frecuentemente da hojas más grandes y la tasa de expansión foliar es más rápida, además, tal crecimiento es inhibido por una baja disponibilidad de agua, así como también por un exceso de ésta, aunque en ocasiones el impacto del déficit hídrico sobre el crecimiento es considerado como severo debido a que puede dañar desde células, tejidos y hasta nivel de órgano. Lo anterior nos lleva a recordar que el crecimiento de la planta es generalmente proporcional al balance de la

pérdida y la ganancia de carbón y a su vez, estos procesos en la fotosíntesis están influenciados por condiciones de estrés. En general los efectos del estrés hídrico, y ambientales sobre el crecimiento y supervivencia varían de acuerdo al vigor de la planta y en particular a la cantidad de carbohidratos y nutrientes minerales al momento de iniciar la etapa de estrés.

### 3.2 VARIABLES MORFOLÓGICAS.

La disponibilidad de agua es el factor principal que determina la distribución de las plantas en la tierra y las características sus morfológicas están en consonancia con la región que habitan, es decir tanto las hojas como tallo y raíz, reflejan en su forma y estructura ajustes óptimos que determinan el patrón de adquisición de recursos y la condición interna de la misma, además su estructura cambia como resultado de la progresión de juvenil a estado maduro y sus cambios son asociados con la aclimatación o variaciones en su medio.

#### 3.2.1 HOJAS

**Las hojas** de una planta, al encontrarse en condiciones de estrés hídrico pueden, si su genotipo y aclimatación previa lo permiten, incrementar la cantidad de ceras foliares, cambiar de una posición horizontal a una vertical con respecto al tallo o tronco, o bien disminuir su tamaño y número foliar, para evitar la luz solar y reflejar un poco la radiación solar con el fin de evitar la pérdida excesiva de agua. La reducción del **área foliar** es causada por una caída prematura de las hojas como resultado de la sequía y algunas veces por combinación con cambios hormonales y su magnitud durante los periodos de estrés varía entre especies y de acuerdo a su genotipo.

Un aspecto importante con respecto a la baja disponibilidad de agua, es que lleva a los órganos reproductivos y a las hojas a la abscisión prematura y por lo tanto la planta sufre una reducción de su área foliar disponible para la interceptación de energía fotosintéticamente activa (PAR), Esta defoliación representa una baja en la ganancia de carbón atmosférico que limita el crecimiento, terminando en una producción deficiente.

#### 3.2.2 TALLO.

La elongación celular, es más sensible que la división celular a la deshidratación, la inhibición del crecimiento de los **tallos** por déficit hídricos varía entre las especies y genotipos, así como de la severidad y duración de la sequía. Los tallos o troncos de los árboles de bosque pueden modificar, con un aumento o disminución su diámetro y responder a las condiciones de disponibilidad hídrica; a este respecto, se ha reportado también que la formación de los radios de los tallos no son bien definidos cuando atraviesan por un periodo de sequía.

### 3.2.3 RAÍZ.

La **raíz** de las plantas juega un papel fundamental en su vida y establecimiento porque de ella depende el anclaje y la absorción de agua y nutrientes a partir del suelo, y la eficiencia en la realización de tales funciones se encuentra siempre relacionada con su morfología (Fig. 14). Las diferencias en la edad y tamaño de las plantas reflejan los diferentes etapas de desarrollo y cambios en la expresión genética, así como de su micro-ambiente, por ejemplo: las plántulas con un sistema radical poco profundo se encuentran en las capas edáficas más susceptibles a la sequía; al contrario, los árboles maduros, tienen sistemas radicales que les permiten llegar a mayores profundidades del suelo donde el agua suele estar acumulada, además de tener mayor biomasa para almacenar agua en sus tejidos. En general, el crecimiento radical ha mostrado ser menos sensible al déficit hídrico que el crecimiento de los brotes, además, las condiciones de estrés comúnmente inhiben la iniciación, elongación, ramificación y crecimiento de la raíz, además, la poca disponibilidad hídrica promueve la suberización de sus puntas y por ende se reducen su capacidad de absorción en agua y minerales, aún después de algunos días de haberse vuelto a regar, por lo que al nivel de toda la planta, este patrón podría ser responsable de cambios en la proporción vástago-raíz de algunas especies en ambientes caracterizados por periodos frecuentes de estrés hídrico moderado.

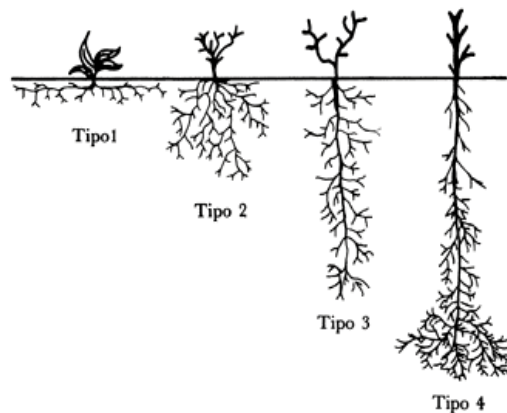


Fig. 14. Muestra algunas formas de crecimiento de raíz comparadas con la forma del vástago de la planta.

### 3.3 ELEMENTOS OSMÓTICAMENTE ACTIVOS.

El déficit hídrico ocurre normalmente en algún periodo de crecimiento de la planta como lo es el desarrollo de la semilla y las respuestas de ésta a dicho estado, también dependen del grado de pérdida de agua y la duración de la condición de estrés. La habilidad de la planta para responder y sobrevivir al déficit hídrico se da en respuesta a los mecanismos que toda la planta pueda integrar, estas repuestas pueden ocurrir después de pocos segundos (como cuando modifica el estado de fosforilación de una proteína), minutos u horas (como cuando hay un cambio en la

expresión genética), y varían de acuerdo a la especie, el genotipo y la severidad del estado de estrés, la edad y etapa de desarrollo de la planta (Koslowski y Pallardy, 1997).

Prácticamente, cada aspecto del metabolismo y estructura fina celular se ve afectado por el déficit hídrico. El primer paso en la regulación de la respuesta a éste es precisamente su reconocimiento por medio de mecanismos los cuáles permiten a la planta "sentir" la pérdida de agua celular a través de la disminución o pérdida de la turgencia celular, pérdida de elasticidad de la membrana, cambio en el volumen celular, cambio en la actividad hídrica o concentración de solutos y alteración en la pared celular principalmente. Por ejemplo, la pérdida de agua celular percibida en la planta se transforma en una señal de transducción celular, convertida después en una respuesta bioquímica en donde participan, entre otros, el **Ácido Abscísico (ABA)**, **la Prolina** y **la Glicina-Betaína** (Bray, 1997). Entre los cambios a citar se encuentran el incremento de las reacciones degradativas en relación con las sintéticas, disminución de la síntesis de proteínas, aumento de la concentración de amino ácidos libres, especialmente **prolina**, (que puede llegar a un 1 por 100 de la materia seca foliar en algunas especies) **glicina-betaína**, di y poliaminas y azúcares, lo cual induce cambios importantes en las correspondientes actividades enzimáticas.

### 3.3.1 PROLINA

La prolina se acumula en los tejidos sometidos a tensión hídrica, y la síntesis neta de ésta parece provenir de los carbohidratos por vía del cetoglutarato y del glutamato. En un tejido turgente, la oxidación de la prolina es muy rápida, lo que sugiere que dicha oxidación actúa como un mecanismo de control para mantener bajos los niveles de prolina en los tejidos turgentes.

### 3.3.2 BETAÍNA.

La betaína es otro compuesto que se acumula bajo tensión hídrica, y tiene un periodo de acumulación similar a la prolina. Algunos investigadores sugieren que la síntesis de novo de la betaína se origina de los carbonos precursores 1 y 2 durante la etapa de estrés hídrico. (Christiansen *et al.* 1987)

### 3.3.3 ÁCIDO ABSCÍSI CO.

En el caso del **ABA**, es químicamente un terpenoide, estructuralmente muy similar a la porción terminal de los carotenoides, y lo han reportado como inhibidor del crecimiento celular y la fotosíntesis. En la planta, tanto las hojas como la raíz son capaces de producir ácido abscísico en respuesta a la deshidratación y existen numerosas investigaciones que permiten decir que es una de las hormonas vegetales que juegan un papel muy importante en la percepción y respuesta al estrés hídrico.

Se reconoce al ABA, como el que desempeña (a veces en conjunto con iones de  $Ca^{++}$ ) el papel más importante en la integración de las respuestas de la planta, tanto al estrés hídrico, como a un amplio espectro de factores ambientales, tales como la salinidad y temperaturas elevadas, además de su esencial participación en el cierre estomático en condiciones de estrés hídrico, el cual se ha discutido con anterioridad en este texto. Por otra parte, la sequía puede inducir la transcripción de RNA mensajero codificando un gran número de proteínas (*shock proteins*) que no son sintetizadas y que en muchos de los casos estudiados son inducidas por el ABA. (Azcon, 1993). Los investigadores sugieren que las respuestas de la planta al suelo seco están controladas por señales no hidráulicas que son originadas en la raíz, llevadas a los vasos de xilema y transportadas a través de los espacios apoplásticos en las hojas.

### 3.4 VARIABLES FENOLÓGICAS.

La disponibilidad de agua es el factor principal que determina la distribución de las plantas en la tierra y las características morfológicas de las plantas están en consonancia con las características de la región que habitan, es decir tanto las hojas como tallo y raíz, reflejan en su forma y estructura ajustes óptimos que determinan el patrón de adquisición de recursos y la condición interna de la misma, además su estructura cambia como resultado de la progresión de juvenil a estado maduro (Fig. 15) y sus cambios son asociados con la aclimatación o variaciones en su medio.



Fig. 15. Individuo adulto de *Quercus cerris*

Dada la importancia ecológica y comercial que el género *Quercus* representa, es muy importante estudiar aspectos de reproducción y regeneración donde la fenología juega un papel esencial. El patrón fenológico que siguen algunas especies está asociado al tipo de hábitat en que se encuentran y depende también de los periodos estacionales, principalmente de la temperatura y precipitación.

Los efectos del déficit hídrico en las plantas varían de acuerdo a la especie y al genotipo, la severidad y duración de la condición de estrés y la etapa de desarrollo reproductivo en la que la planta se encuentre (Fig. 16).



**Fig. 16. Algunas etapas del ciclo reproductivo de *Quercus coccifera*.**

El factor humedad parece ser decisivo en la fenología de las especies estudiadas por Olvera *et al.* (1997), puesto que sus resultados muestran que *Q. crassipes*, especie adaptada a sitios con baja humedad, pierde las hojas en abril y *Q. canalicans*, generalmente asociado a bosque mesófilo de montaña, creciendo en sitios con mayor humedad con respecto al anterior, tira las hojas en febrero.



### 3.4.1 SEMILLAS

Las características de las semillas son de gran importancia, debido a que de éstas confieren a la plántula que producen propiedades adaptativas y de establecimiento, así como de crecimiento entre otros aspectos (Figs. 17 y 18). Las semillas recalcitrantes son aquellas que contienen altos niveles de humedad pero pierden su viabilidad rápidamente, al contrario, las semillas ortodoxas son aquellas con bajos contenidos hídricos y conservan su viabilidad aún en almacenamiento (Finch-Savage, 1992). Resumiendo, si las semillas retienen un 10% de humedad o menos, al perder la viabilidad se reconoce como ortodoxa, pero si lo mismo ocurre antes de llegar a dicho nivel de humedad se clasifican como recalcitrantes.

Los endinos siempre se han considerado como un género de difícil regeneración en condiciones naturales debido a las limitaciones hídricas que enfrentan y al alto consumo de sus semillas por pequeños vertebrados, ésta se considera la mayor causa de falta de reclutamiento de plántulas y de supervivencia de las mismas. Cuando las semillas maduran, hay una transición hacia un estado de tolerancia a la desecación. Primero el estado de tolerancia es logrado más rápidamente si las semillas son secadas de manera lenta que si se secan precipitadamente, sugiriendo esto que alguna transformación metabólica es esencial para el cambio. Después, los patrones de síntesis de proteínas son evidentemente modificados al atravesar la condición de sequía, lo que soporta la idea de una transformación metabólica necesaria.



**Fig.17 Semillas de *Quercus dalechampii***



**Fig.18 Semillas de *Quercus castanea***

### 3.4.2 PLÁNTULA

La etapa de plántula, es una fase usualmente crítica en la regeneración de la especie bajo condiciones naturales debido a que crecen expuestas a herbívoros y a los diferentes tipos de estrés. La competencia por el agua en el suelo con las plantas herbáceas es una causa adicional importante de limitación hídrica que impide el libre establecimiento de las plántulas de encino. La regeneración de las especies de *Quercus*, es considerado como el método con mayores problemas en su establecimiento en sitios nuevos. Factores como cantidad y calidad de la producción de granos, depredación de los semillas y plántulas por herbívoros, así como crecimiento limitado de las plántulas debido además a invasión del sitio de regeneración por otro tipo de vegetación (maleza) contra la cual compiten por luz, agua y nutrientes, son responsables de fracasos en la regeneración (Löff, *et al.* 1998). Con respecto a la floración, el déficit hídrico severo durante ésta etapa frecuentemente reduce el número de brotes florales formados, aunque periodos cortos de sequía en ciertas etapas del ciclo reproductivo pueden promover un mayor número de flores pero acompañado por una respuesta asociada que es una reducción del crecimiento vegetativo.

### 3.5 EXPRESIÓN GENÉTICA.

Las respuestas de las plantas al déficit hídrico dependen de la cantidad de agua perdida y de la duración del estrés. La habilidad que la planta tenga para enfrentar dicho estado, depende de su capacidad para integrar mecanismos celulares de respuesta, puesto que, la tolerancia a la desecación es el resultado de una compleja cascada de eventos moleculares, la cual se divide en señales de percepción, de transducción, activación de genes y alteraciones bioquímicas, las cuales van de acuerdo a la especie y el genotipo.

Cuando la pérdida de agua se da lentamente, la planta tiene oportunidad de aclimatarse a dicha condición y así evitar daños graves, a diferencia de cuando ocurre rápidamente; así mismo, las especies sensibles y las resistentes, no pueden responder de la misma forma (Fig. 19).

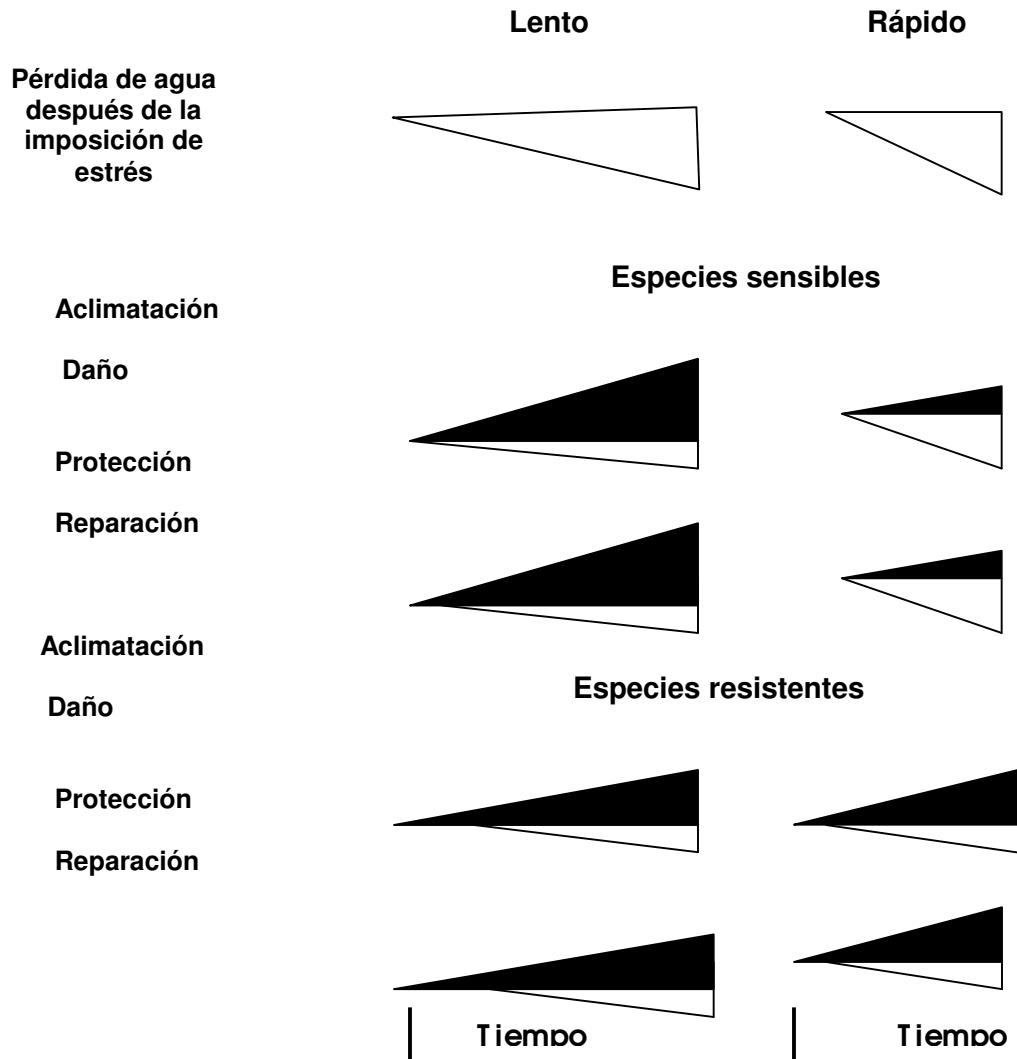


Fig. 19. Respuestas de la planta al déficit hídrico en relación a la duración y cantidad del agua pérdida. Esquema tomado de (Bray, 1997)

Entre las respuestas al déficit hídrico, se han registrado involucradas: la acumulación de ABA, la síntesis de proteínas LEA (late embryogenesis-abundant), la acumulación de osmolitos y azúcares solubles, la regulación de expresión y actividad de las acuaporinas (canales protéicos que facilitan la conductividad hidráulica entre membranas), la síntesis de lípidos transferentes de proteína, entre otros (Ramanjulu y Bartels 2002).

## Capítulo 4.

# Efecto del Estrés Hídrico sobre las variables fisiológicas en el género *Quercus* sp.



## 4.1 TRANSPIRACIÓN.

Oliveira, *et al.*, (1993) evaluaron diaria y anudmente el curso de transpiración foliar, conductancia estomática y potencial hídrico de individuos de **Quercus suber** creciendo en cuatro sitios diferentes. La transpiración registrada, al medio día fue buena para todos los individuos con excepción de uno, el cual recibía sombra de un árbol cercano, quien registró los valores más altos de transpiración y conductancia estomática. Los autores mencionan que esta especie mostró el comportamiento claro de una especie esderófila, es decir, con un mínimo potencial hídrico y una máxima conductancia estomática, además de marcadas diferencias en la conductividad hidráulica, atribuible posiblemente a las diferencias en la distribución del sistema radical y desarrollo del dosel de cada individuo, sin dejar a un lado que altas temperaturas favorecieron dicho proceso. Cada individuo mostró un control estomático distinto, puesto que registraron entre ellos diferencias en conductividad hidráulica de la raíz a las hojas, posiblemente debidas a los fenotipos resultantes de la hibridación interespecífica. Al no haber efectos marcados del estrés hídrico este fue registrado como moderado durante el periodo de estudio.

Azcon (1993), cita en el caso de **Q. alba**, que la reducción de la tasa transpiratoria en el punto máximo de sequía se asoció con un incremento de aproximadamente tres veces la concentración de ABA.

Villar *et al.* (1998), analizó los efectos de tres diferentes niveles de estrés hídrico y su duración sobre las relaciones hídricas de plántulas de **Quercus ilex**, registró que las poblaciones naturales de esta especie, durante periodos de estrés hídrico estival, presentaron una transpiración residual significativamente menor que otra especies, demostrando su capacidad en mantener sus reservas hídricas ante situaciones de estrés hídrico en las que se producen prolongados periodos de cierre estomático. Villar y col. observaron en los tratamientos de sequía moderada, valores de transpiración residual significativamente menores con respecto al grupo control y el tratamiento de moderado estrés hídrico. Cabe resaltar que estas mismas diferencias dejaron de ser significativas cuando el periodo de tiempo transcurrido en estrés si afectó la transpiración residual, porque a mayor tiempo en estrés, menor fue la transpiración residual registrada.

## 4.2 MOVIMIENTOS ESTOMÁTICOS.

Un trabajo relacionado con la conductancia estomatal es el realizado por Fort *et al.* (1997), en el cual propusieron determinar en plántulas de **Quercus robur** si el crecimiento y la respuesta estomática resultan ser influidos por señales no hidráulicas de la raíz, además de conocer el potencial de liberación de ABA en las respuestas de las plántulas a la sequía. Un decremento

gradual en el contenido hídrico del suelo hasta el 20% de la capacidad de campo, afectó las relaciones hídricas y de crecimiento en plántulas de *Quercus robur*, ya que durante los periodos de sequía registraron marcados decrementos en  $g_s$ , disminución en el  $\Delta p_d$  y un cierre estomático total hasta el punto de contenido hídrico del suelo de un 9% . También reportan decrementos en  $\Delta p_{foliar}$  además de un incremento considerable en la (ABA) del xilema, pero este incremento no resultó significativo en comparación con la (ABA) de las plántulas en riego. Con base a estos resultados, y algunos otros estudios, proponen que las señales de raíz y el cierre estomático ocurren ante cualquier cambio en la (ABA) total y que el incremento en la (ABA) en raíces y ápices no es necesariamente relacionado con el flujo de la transpiración porque cambios en el ABA apoplástico pueden darse también por cambios en el pH en los tejidos foliares al haber una nueva síntesis de ABA. Por lo anterior concluyen que existe un limitado papel del ABA en el control estomático durante la sequía, además de que el flujo de ABA es probablemente controlado no solo por el estado hídrico en las puntas radicadas sino también por procesos acontecidos en toda la raíz. Indican que las plántulas de *Q. robur* poseen una gran plasticidad para responder a condiciones de sequía, por su capacidad de extraer eficientemente agua de suelos con baja humedad junto con el incremento de su sistema radical.

Lowenstein *et al.*, (1998), investigaron las relaciones entre la conductancia estomatal, el ABA en el xilema y el pH durante la sequía en árboles maduros (70-90 años de edad en una especie sensible a la sequía como lo es *Junglans nigra*, una especie menos sensible que es *Acer saccharum* y una tolerante a la sequía *Quercus alba*. A lo largo de este estudio encontraron correlaciones estrechas entre la reducción del  $\Delta p_{foliar}$  antes de amanecer ( $\Delta p_{aw}$  foliar), la concentración de ABA en xilema y cierre estomático en las tres especies aquí revisadas, además de observar que en ausencia de sequía, no se presentó cierre estomatal de medio día y que las variaciones en conductancia estomatal correlacionaron con el PPDF (densidad de flujo fotónico fotosintético) y el VPD (déficit de presión de vapor). La  $g_s$  y el  $\Delta p$  de medio día ( $\Delta p_{md}$ ), correlacionaron significativamente de manera negativa en el caso de *Q. alba* indicando que valores bajos en el potencial hídrico no limitan la conductancia estomática; aunque registraron reducciones en el  $\Delta p_{md}$  foliar esto se relacionó con cierre estomático, despertando la incertidumbre acerca del origen del ABA que provoca tal respuesta, es decir, foliar o radical. Por su parte, la conductancia estomatal fue positivamente correlacionada con el  $\Delta p_{md}$  (de medio día) para *Quercus alba*. Los resultados obtenidos permitieron concluir que aunque la proporción guardada de ABA local y en la célula puede afectar la apertura estomatal, es la (ABA) que llega por medio del flujo de la transpiración la que domina dichas respuestas, ya que durante la sequía la (ABA) en el xilema en *Quercus alba* se triplicó. Finalmente reportan que en *Q. alba* durante la sequía, el  $\Delta p_d$  disminuyó, aumentó la (ABA) y la  $g_s$  solo se redujo a un 50% en comparación con las otras especies.

Los efectos del estrés hídrico sobre la conductancia estomatal, entre otros aspectos, fue también estudiado por *Fotelli, et al. (2000)* en plántulas de aproximadamente dos años de edad de ***Quercus frainetto***, ***Q. pubescens***, ***Q. ilex*** y ***Q. macrolepis***. Se plantearon las siguientes hipótesis: a) El estrés hídrico puede promover cambio significativos en las repuestas ecofisiológicas y de crecimiento de las diferentes especies de *Quercus* en su etapa de crecimiento (plántula), b) las diferencias en las respuestas ecofisiológicas y de crecimiento de las plántulas podrían revelar atributos de adaptación a la sequía entre las especies. La reducción simultánea en la conductancia estomática con decrementos en el potencial hídrico, es una respuesta característica de especies del Mediterráneo a los déficit hídricos diurnos y estacionales; dichos abatimientos estacionales del potencial hídrico a medio día causa daños irreversibles en el tejido foliar, lo que es evidenciado por el amarillamiento y abscisión de las hojas en *Q. ilex*. A su vez, *Quercus macrolepis* pareció ser la especie más tolerante de las cuatro aquí citadas, ya que sostuvo la más alta conductancia estomatal a pesar de potenciales hídricos bajas, siendo ello indicativo de que posee tolerancia a la desecación a diferencia de *Quercus ilex*, que redujo su conductancia estomática antes de presentársele las condiciones severas de sequía como una respuesta de evasión a la desecación. *Quercus pubescens* presentó además de alta conductancia estomática, el mayor potencial hídrico, indicando que el estado hídrico foliar es independiente de la actividad estomatal. Por último reportan *Q. frainetto* resultó el menos resistente a la sequía por exhibir bajos potenciales hídricos aunque se presentaba una marcada reducción en la apertura estomatal.

*Augé et al. (2002)*, realizaron una investigación acerca de las repuestas de los estomas a las señales no hidráulicas raíz-ápice y la relación entre la conductancia estomatal ( $g_s$ ) y el potencial matricial del suelo en donde comparan las respuestas de plántulas de aproximadamente 2-3 años de edad de ***Quercus alba***, ***Q. rubra***, ***Q. prinus*** y ***Q. acutissima***, además de *Acer saccharum* y *Niza sylvatica*. El objetivo fue determinar si las medidas de inhibición estomatal por señales no hidráulicas de la raíz de un suelo seco están dadas con características fisiológicas que definen resistencia a la sequía. Si la habilidad de detección de reducción de la humedad del suelo transmite esta información a las hojas causara cierre estomatal, podrían caracterizarse como evasoras a la sequía, lo cual involucraría mecanismos de resistencia a la sequía por minimización de la pérdida de agua. Los resultados arrojados indicaron que cuando las plántulas de todas las especies de *Quercus* se encontraban en sequía o con déficit hídrico, aunque la intensidad de este fuese pronunciada, presentaban ligeras reducciones (nunca mayores a un 10%) en conductancia estomática ( $g_s$ ), las cuales fueron significativamente relacionadas con la baja en el potencial matricial del suelo, *Q. acutissima* y *Q. alba* fueron las especies que presentaron una menor inhibición en  $g_s$ , significando una ausencia de respuesta en apertura estomática ante señales no hidráulicas de la raíz, sugiriendo un mecanismo de ajuste osmótico ante la disminución de agua en el suelo, evitar así, la salida excesiva de agua aun con el mantenimiento de estomas abiertos. Con

lo anterior se aceptó la hipótesis b) "la sensibilidad a las señales no hidráulicas varía entre las especies", porque *Q. rubra* y *Q. prinus*, respondieron de manera diferente a las señales no hidráulicas, al presentar mayor inhibición en  $g_s$ , en comparación a *Q. acutissima* y *Q. dba*. Además, la hipótesis a) "la conductancia estomatod será significativamente reducida al recibir señales de sequía (suelo seco)", fue aceptada solo para dos de las seis especies estudiadas, que fueron *Acer saccharum* y *Niza sylvatica*, mientras que la hipótesis c) "la sensibilidad estomatod a las señales de suelo seco, serán correlacionadas con la tolerancia a la deshidratación foliar", fue rechazada por no haber evidencia de correlación entre las señales no hidráulicas y la resistencia a la deshidratación foliar en ninguna de las especies. Los autores consideran a las especies del género *Quercus* estudiadas con características que les confieren tolerancia a la sequía.

Gazd y Kubiske (2003), se refieren al cierre parcial estomatod y al alto potencial hídrico como coadyuvantes en la reducción significativa de la pérdida de agua para la evasión de la desecación foliar en *Q. Pagoda*; además, citan que la mayor densidad estomatodica y baja área foliar específica de ésta especie con respecto de *Q. shumardii*, podría normalmente ser asociada con el mantenimiento más efectivo de las tasas de intercambio gaseoso durante los periodos de déficit hídrico. La marcada disminución de la tasa fotosintética, del potencial hídrico y eficiencia de uso de agua de las plántulas de *Q. shumardii* son generalmente asociadas a estrés transpiracional, es decir a una elevada pérdida vía estomatodica.

### 4.3 FOTOSÍNTESIS.

Epron *et al.* (1992), evalúan en naturaleza e intensidad las reacciones de los endinos adultos de *Quercus petraea* sometidos a sequía midiendo los cursos diurnos de  $F_m$ ,  $F_o$  y  $F_v/F_m$  *in situ* durante el verano de 1990 y 1991. Dichos árboles fueron sometidos a una escasez de agua controlada, registrando la tasa de asimilación neta de  $CO_2$  ( $A$ ), además de la clorofila fluorescente en hojas adaptadas a la oscuridad. En el curso diurno de  $A$  de los individuos bien regados exhibieron algunas veces decrementos importantes en el potencial hídrico de medio día en  $A$  relacionado con altas temperaturas y déficit de presión de vapor. La disminución inicial de  $F_o$  y  $F_m$  y algunas veces en eficiencia fotoquímica del PSII ( $F_v/F_m$ ) fueron observadas, lo cual muy probablemente revela el funcionamiento de los mecanismos protectores ante excesos de energía luminosa. Esto puede ser considerado como mecanismo de protección, ya que ajusta la actividad del PSII a los requerimientos de flujo electrónico. La tasa de asimilación neta de  $CO_2$  y el potencial hídrico de medio día se redujeron de forma drástica, mientras que la razón  $F_v/F_m$  aumentó. En los árboles que sufrieron déficit hídrico registraron una fuerte aunque no completa reducción de  $A$  (alrededor del 50%) con respecto a los controles, confirmando la idea de que ésta especie de endino es capaz de mantener una fijación de  $CO_2$  significativa durante los periodos de sequía.



considerándose por eso una especie tolerante a la sequía. La conclusión de este trabajo fue que la disminución de agua en el suelo induce a una disminución de los valores máximos de A y a un aumento en la sensibilidad en el curso diurno al intercambio gaseoso foliar a condiciones atmosféricas de verano. Las reducciones en A fueron acompañadas por mecanismos para la disipación de energía permitiendo una protección eficiente del PSII, los cuáles actuaron incluso bajo condiciones atmosféricas no estresantes en árboles bien regados.

Epron y Dreyer (1993), investigaron los efectos a largo plazo de la sequía sobre fotosíntesis de individuos adultos (30 años de edad), de *Quercus robur* y *Quercus petraea*. Evaluaron variables como conductancia foliar, tasa de asimilación neta de CO<sub>2</sub>, además de la fluorescencia de la clorofila antes y durante el verano de los años 1991 y 1992. El potencial hídrico registrado durante la imposición de la sequía alcanzó valores de -2.0MPa (aunque la pérdida de turgencia se dio hasta -3.0 MPa), cuando en condiciones naturales nunca bajan más de -1.3 MPa. Observaron que ambas especies presentaron una alta asimilación de CO<sub>2</sub> ( $15\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) a medio día con adecuado suministro hídrico y saturación de luz y también en condiciones de sequía severa, además de altas tasas de transpiración en ambas especies, sugiriendo que especies como *Q. robur* y *Q. petraea*, son tolerantes a la sequía, puesto que a pesar de decrementos graduales en los parámetros anteriores, siempre mantuvieron valores altos en condiciones de sequía severa, además de registrar una mayor proporción entre la asimilación neta de CO<sub>2</sub> y la conductancia estomática para *Q. petraea* respecto a *Q. robur* tanto durante periodos de sequía, como de buen suministro de agua, argumentando que podría estar relacionado con la eficiencia intrínseca de uso de agua de cada especie. Ambas especies, mantuvieron durante el periodo de estudio altos y constantes valores de Fv/Fm (Fluorescencia variable/Fluorescencia máxima), pero disminuciones paralelas de Fo y Fm (Fluorescencia inicial y Fluorescencia máxima), Los autores señalan que esto no se relaciona con variaciones en el contenido de clorofila, sino con propiedades ópticas de las hojas durante su etapa de maduración, aunque registraron diferencias foliares entre las especies tales como una menor área foliar y más bajo contenido de clorofila para *Q. robur* con relación a *Q. petraea* quizá por la abundancia de ésta última en el sistema forestal estudiado.

Entre las prácticas comerciales en el Mediterráneo, se encuentra el descortezamiento de encino. *Quercus suber*, una de las especies reconocida como recurso primario de la industria del corcho (Fig. 20). La extracción de la corteza del tronco produce una pérdida de agua en la superficie que puede afectar el balance hídrico, además de afectar de manera directa o indirecta los procesos fisiológicos así como su crecimiento y producción. Werner y Coreia (1995), realizaron una investigación donde examinaron la emisión de fluorescencia con el propósito de evaluar la influencia de la extracción de corcho sobre la producción primaria de *Q. suber*, además de medir la

conductancia estomática ( $g_s$ ). El cálculo de eficiencia fotoquímica ( $F_v/F_m$ ), aporta información valiosa sobre la eficiencia del PSII (fotosistema II), porque es utilizada como una medida cuantitativa de fotoinhibición y como herramienta para la detección rápida de la respuesta de la planta al estrés.

Sus resultados mostraron altos potenciales hídricos al amanecer y como una evidencia de la respuesta al descortezamiento, la proporción  $F_v/F_m$  fue significativamente más baja que los controles, permaneciendo así aún después de ocho semanas de realizado el descortezamiento. Los autores reportan que, a partir de una buena disponibilidad de agua en el área de estudio, los cambios en la actividad foliar, así como la reducción en la  $g_s$ , y eficiencia de eventos primarios fotoquímicos del PSII, no son causados necesariamente por déficit hídrico, sino a los efectos del descortezamiento.



Fig. 20 Muestra un individuo de *Quercus suber*, así como un acercamiento de su corteza.

Los cambios diarios en los mecanismos fotoprotectores fueron registrados por Faria *et al.* (1998), en hojas expuestas al sol de cuatro especies siempre verdes, a saber, *Quercus suber*, *Q. ilex*, *Olea europea* y *Eucalyptus globulus* durante el verano. Aunque el cierre estomático explicó la variación diurna en la asimilación del carbón a lo largo del verano, una disminución en el rendimiento fotoquímico del fotosistema II ( $F_v/F_m$ ) ocurrió como resultado de un exceso de radiación solar interceptada cuando la asimilación de carbón es limitada por el cierre estomático debido a un alto déficit de presión de vapor y/o déficit de agua en el suelo. Citan los autores que estos cambios fueron acompañados por la conversión de violaxantina a anteraxantina y zeaxantina los cuales fueron correlacionados con la disipación del exceso de energía. Con respecto a las especies se obtuvo que *Olea europea* presentó un crecimiento más lento con respecto a el resto de las especies, además de una tasa fotosintética más baja, una alta proporción de carotenoides en relación a clorofila y la más alta de-epoxidación de violaxantina. Lo anterior implica una gran disipación del exceso de energía interceptada.

La especie *E. Globulus*, presentó el crecimiento más rápido, altas tasas de fotosíntesis, una baja disipación de energía térmica absorbida y valores máximos de utilización de energía fotoquímica. Ambas especies de *Quercus* mostraron un comportamiento intermedio, un alto grado de coordinación aparente entre conducta estomatual, capacidad fotosintética y mecanismos fotoprotectores.

El contenido de clorofila en algunas especies disminuye ante el estrés hídrico, y se normaliza al restablecerse el suministro de agua, lo que sugiere que han desarrollado eficientes mecanismos para resistir a la sequía; con respecto a lo anterior, Gratani, *et al.* (1998), decidieron determinar en individuos de ***Quercus ilex*** la tasa neta fotosintética y el contenido de clorofila, así como su relación entre ellos. Los resultados mostraron una estrecha relación entre el contenido de clorofila, la temperatura del aire y la lluvia, además de un mayor contenido de clorofila para absorber los 99% de la radiación incidente en la zona del Mediterráneo, donde las hojas son expuestas a fotoinhibición durante el invierno. Cuando las bajas temperaturas del aire son asociadas con alta incidencia solar, probablemente los altos contenidos de clorofila pueden ser parcialmente involucrados en la disipación del daño causado por exceso de energía de excitación y los mismos mecanismos de foto-oxidación de la clorofila. Contenidos elevados de clorofila indican eficiencia de los fotosistemas, mientras que esta misma característica en invierno puede ser considerado como una adaptación para asegurar la estabilidad del aparato fotosintético durante este periodo, explicando así, porque el contenido de clorofila en invierno se relaciona solo hasta cierto punto con la tasa neta fotosintética de la estación, es decir solo con una disminución en la PN (tasa neta fotosintética) con solo ligeros cambios en el contenido de clorofila. La disminución en PN indica una reducción en la eficiencia de carboxilación durante la sequía, lo que reduce también la posibilidad de daño fotoinhibitorio en el aparato fotosintético.

El establecimiento de los árboles se encuentra parcialmente influenciado por la habilidad de las plántulas a sobrevivir y crecer en competencia directa con vegetación herbácea. Davis *et al.* (1999), estudian las interacciones competitivas a lo largo de una estación húmeda y una seca entre vegetación herbácea de plántulas de ***Quercus macrocarpa*** y ***Q. ellipsoidalis*** creciendo en un prado infértil a lo largo de un gradiente de luz y Nitrógeno (N), obtienen resultados claros en cuanto a que la supervivencia, crecimiento y tasa de fotosíntesis es mayor para ambas especies de *Quercus* en el área húmeda, en sombra y sin vegetación herbácea alrededor y menor cuando se les enriqueció con N. La supervivencia de las plántulas de *Quercus macrocarpa* excedió la de *Q. ellipsoidalis* en los dos gradientes de (N), aunque disminuyó de acuerdo a la competencia; efecto que se redujo o desapareció al incrementar el suministro de agua y proporcionar sombra. La fotosíntesis neta de las plántulas creciendo con vegetación herbácea en sombra y condiciones secas

fue significativamente alta con respecto a las que se encontraban creciendo a pleno sol, mostrando que la sombra puede facilitar procesos de crecimiento de las plántulas en condiciones secas; en condiciones húmedas la sombra no promovió un incremento de la tasa fotosintética de plántulas creciendo con vegetación herbácea; por lo tanto conducen que la estación seca y larga o períodos húmedos afecta la supervivencia, crecimiento y tasa fotosintética de plántulas de encino, es decir la supervivencia aumenta con la cantidad de agua en el suelo y varía según las condiciones de luz y de competencia.

Cavender y Bazzaz (2000) estudiaron los cambios en las respuestas a la sequía de acuerdo con la edad de los individuos (plántulas, juveniles, maduros) de *Quercus rubra* a lo largo de un verano seco y otro inusualmente húmedo en los años de 1995 y 1996 respectivamente. El efecto de las diferencias ambientales entre árboles maduros y plántulas fue determinado por la comparación de la capacidad fotosintética de plántulas en riego y a pleno sol (simulando un ambiente de árbol maduro) con el de plántulas en condiciones reales. Los autores argumentan que la diferencia ontogenética entre plántulas y árboles maduros puede ser cuantificada para entender las dificultades que éstas enfrentan en períodos de sequía. A lo largo del análisis observaron que la capacidad fotosintética de los árboles maduros fue tres veces mayor que las plántulas durante el período húmedo y seis veces mayor durante el año seco, mientras que los juveniles presentaron una respuesta intermedia, además, a través del período de sequía el  $\Psi_{pd}$  foliar ( $\Psi_{pd}$  foliar) en las plántulas se incrementó de forma negativa (-0.4 a -1.6MPa), mientras que en los árboles maduros se volvieron sólo ligeramente negativos (-0.2 a -0.5MPa), siendo nuevamente una tendencia intermedia la presentada en los árboles juveniles (-0.25 a -0.8MPa), durante el período húmedo no hubo diferencias significativas en el  $\Psi_{pd}$  foliar entre los individuos de las diferentes edades, comportamientos correspondientes a las características individuales en el cual cada uno ocupa un distinto micro hábitat donde contrastan luz y humedad del suelo, por lo que independientemente de la edad de la planta es de esperarse una disminución o descompensación en la capacidad fotosintética durante el período de adaptación de la sombra al sol. Dichas plántulas en ambientes de un árbol adulto, presentaron altas capacidades fotosintéticas en comparación con plántulas en su hábitat normal y significativamente más bajas que árboles maduros medidos al mismo tiempo. Esto demuestra que entre plántulas y árboles maduros se inducen diferencias donde un 50% corresponde al factor ambiental y 50% al componente ontogenético de su capacidad fotosintética en condiciones de buena disponibilidad de agua. Atribuyen estas diferencias en capacidad fotosintética entre plántulas y árboles maduros creciendo en condiciones ambientales similares a características particulares en la anatomía foliar y al contenido de Nitrógeno (no medido), ya que los árboles maduros presentaron 31% más masa foliar por área que las plántulas y 42% más contenido de clorofila y más alta eficiencia de carboxilación,

lo que demuestran diferencias sustanciales entre las hojas de los individuos ya señalados. Por lo anterior conducen que las diferentes edades usan mecanismos distintos para tolerar las condiciones de sequía, y las diferencias en capacidad fotosintética entre plántulas y adultos, presentan un componente ambiental y otro ontogenético.

*Leuschner, et al.* (2001), reportaron que la sequía registrada durante 5 veranos consecutivos no afectó de manera importante la eficiencia fotosintética a saturación de luz ( $A_{max}$ ) de *Fagus sylvatica* y *Quercus petraea*, a excepción de 1991, año en el que la sequía fue más pronunciada. La falta de agua o de humedad atmosférica tuvo significativos efectos sobre  $A_{max}$  durante las estaciones de estudio. Para *Q. petraea* no encontraron una clara indicación de que la sequía pudiera conducir a una reducción en la fotosíntesis neta en condiciones de saturación de luz, además de que sus potenciales hídricos fueron menos afectados por la sequía con respecto a los valores presentados por *Fagus sylvatica*. Los autores, agregan que el mantenimiento de una significativa conductancia foliar y de una buena actividad fotosintética bajo condiciones de sequía severa y un bajo riesgo de embolismo en xilema, es una característica de *Quercus petraea* lo que la hace una especie tolerante a distintos grados de déficit hídrico. Las plantas desarrollan rasgos fisiológicos, morfológicos y químicos en respuesta a sus condiciones de crecimiento. En el clima del Mediterráneo las plantas responden a cambios ambientales con ajustes en la fotosíntesis y en el contenido de clorofila, en respuesta a la disponibilidad de agua y temperatura del aire.

Debido a que las características fotosintéticas foliares son muy diferentes entre especies y en respuesta al sitio y posición en el dosel, *Turnbull et al.* (2001), compararon la capacidad fotosintética de diferentes hojas de acuerdo a su posición (alto, medio y bajo) entre *Quercus rubra*, *Q. prinus* y *Acer rubrum* en sitios con diferente disponibilidad de agua. Las especies de *Quercus* están adaptadas a un amplio rango de condiciones del suelo, particularmente para disponibilidad de agua estados nutrimentales; de las especies aquí reportadas *Q. prinus* resultó la más tolerante seguido de *Q. rubra* y *Acer rubrum* como la especie más sensible al déficit hídrico. En general el valor de  $V_{max}$  (tasa de carboxilación máxima de la Rubisco) fue mayor para los encinos, siendo las hojas de *Q. rubra* en la posición superior las cuales obtuvieron el valor máximo, con respecto a *Acer rubrum*. Los valores de la tasa de fotosíntesis más elevados fueron medidos en *Q. rubra* y *Q. prinus* con 12.6 y 13.5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  respectivamente en la posición alta. La conductancia estomatid máxima ( $g_{smax}$ ) difirió entre las dos especies de encino, pero ambos valores fueron marcadamente bajos en las hojas ubicadas en los sitios altos con respecto a los valores registrados por las hojas en las regiones bajas del dosel, sugiriendo esto que ambas especies de *Quercus* mantienen su capacidad fotosintética al minimizar la pérdida de agua por transpiración. Las características foliares también tuvieron influencia de acuerdo a la especie, sitio y posición en el dosel, puesto que la SLA (área foliar específica) fue más alta en *A. rubrum*, aunque en todas las especies hubo un consistente incremento en el estrato medio y bajo del dosel,

mientras que la concentración de nitrógeno foliar fue más baja en *Acer rubrum*; pero no así con respecto a la concentración de proteína soluble, pues los valores más altos se obtuvieron para *Q. rubra*. Observaron una mayor concentración de azúcares en las hojas del estrato alto de los endinos, para *Acer rubrum*, las concentraciones de azúcares solubles fueron menores y sin diferencias con respecto a la posición de las hojas. Los resultados, sugieren que debido a la reducción de la  $g_{max}$  de aproximadamente en 40% para *Q. rubra* y 54% para *Q. prinus* en el sitio más alto (seco) comparado con los valores obtenidos del sitio más bajo (húmedo), los endinos poseen la capacidad de restringir su capacidad transpiratoria en los sitios secos, y por ende de mantener altos niveles de capacidad fotosintética en los distintos estratos foliares. Dicha habilidad de las especies de *Quercus* para restringir la pérdida de agua por una reducción de la  $g_{max}$  se comprueba al tener altos valores de  $^{13}C$  aún en los sitios más bajos indicando una buena estrategia en la eficiencia de uso de agua.

#### 4.4 FIJACIÓN DEL $CO_2$ .

Actualmente es muy común que el  $\delta^{13}C$  (isótopo de carbono), se utilice como indicador de WUE de las plantas, así como para diferenciar entre etapas juveniles y reproductivas tanto en especies deciduas y siempre verdes, con datos anuales o bien entre árboles y especies herbáceas. Lo anterior debido a que variaciones naturales de  $\delta^{13}C$  han arrojado información interesante en términos de respuestas de las plantas a factores ambientales como son la disponibilidad de agua; Damesin *et al.* (1997) estudiaron dos especies de *Quercus* que coexisten en el Mediterráneo, *Q. pubescens* (un endino deciduo) y *Quercus ilex*, (endino siempre verde, con hojas más gruesas y con más densidad poblacional en sitios secos que el primero), para comparar la concentración de  $\delta^{13}C$  foliar entre ambas especies e investigar la plasticidad específica de  $\delta^{13}C$  foliar dentro y entre distintos sitios en el campo a efecto de interpretar la variación de  $\delta^{13}C$  en conjunto con otras características de la planta o a nivel individual, Además examinaron las relaciones entre el isótopo de carbono y los parámetros estructurales foliares (masa foliar por área, contenido químico) y la estructura de los individuos en el ecosistema. Entre sus resultados observaron que el  $\delta^{13}C$  al amanecer siempre fue ligeramente más bajo para *Q. ilex* con respecto a *Q. pubescens*. Al comparar la concentración de  $\delta^{13}C$  de ambas especies en los cuatro sitios experimentales (con diferente disponibilidad hídrica) observaron que los endinos en la zona con mayor  $\delta^{13}C$  fueron los que se encontraban en el sitio más seco, y los individuos con menor cantidad de isótopos de carbono eran los correspondientes al sitio con mayor precipitación pluvial. Para *Q. ilex* no encuentran variación en  $\delta^{13}C$  en el verano de 1993 con respecto al invierno de 1994, mientras que para *Q. pubescens* hubo sólo un ligero desvío. En general, no encontraron correlación entre  $\delta^{13}C$  foliar y la masa foliar por área entre las especies y los sitios; tampoco encontraron correlación consistente entre  $\delta^{13}C$  y la

composición química foliar. La variabilidad de las condiciones ambientales durante el crecimiento foliar puede llevar al individuo a diferencias en la concentración del isótopo del carbono, aunque los datos en el periodo de estudio no permiten decir que dichas variaciones se deben a la plasticidad fenotípica funcional en las hojas en respuesta al ambiente o a diferencias genotípicas. Después de analizar y discutir sus resultados llegan a la conclusión que la composición isotópica de las hojas de *Q. ilex* y *Q. pubescens* funcionan teóricamente con la misma WUE a pesar de sus diferencias foliares y estructuras. Con respecto a la variación entre los sitios en  $\delta^{13}\text{C}$  sugieren que ambas especies tienen un ajuste funcional en lo que se refiere a la disponibilidad de agua.

En todos los organismos aeróbicos incluyendo las plantas, existe la interacción entre las especies oxígeno reactivas (ROS) y los sistemas de defensa antioxidante. Algunos ejemplos de estos últimos y el producto resultante de su oxidación (A) o bien las enzimas que atenúan su efecto son los siguientes: Ácido ascórbico (AsA)  $\leftrightarrow$  radical monodehidroascorbato (MDHAsA) o bien a ácido dehidroascórbico (DHAsA) y glutatión,  $\gamma$ -glutamil-cisteinil glicina (GSH). Los homólogos homo-GSH y hidroximetil-GSH pueden ser oxidados a glutatión disulfuro (GSSG). Enzimas detectoras de ROS tales como superóxido dismutasa (SOD), catalasas (CAT), donadores de hidrógeno, peroxidasas específicas como glutatión peroxidasa (GPX) y peroxidasa ascórbato específica (APX). Enzimas regeneradoras de antioxidantes como MDHAsA reductasa (MDHAsAR) y DHAsA reductasa (DHAR). La mayoría de los antioxidantes citados pueden participar en sistemas cooperativos detoxificantes de ROS como es el caso del dío AsA-GSH.

La fotorespiración y la baja proporción  $\text{CO}_2/\text{O}_2$  asociada a esta, tiende a incrementar el nivel de ROS celular como por ejemplo peróxido de hidrógeno ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) el cual es controlado en peroxisoma por medio de la catalasa. Los sitios con actividad geotérmica liberan de forma constante elevadas concentraciones de  $\text{CO}_2$  y por ende aumentan la proporción  $\text{CO}_2/\text{O}_2$  pudiendo influenciar la algunos parámetros fisiológicos de comunidades vegetales. A este respecto, Marabottini *et al.* (2001), realizaron un trabajo con dos poblaciones de encino, *Quercus ilex* (susceptible a la sequía), *Quercus pubescens* (tolerante a la sequía) una de estas en un área geotérmica y otra dejada de la misma y por tanto con proporciones  $\text{CO}_2/\text{O}_2$  contrastantes a las cuales se les midió el estatus de antioxidantes que fueron expuestos a durante la estación previa a regímenes de irrigación 20 litros por árbol/día y no irrigación. En ausencia de estrés en *Q. pubescens* los niveles de antioxidantes constitutivos (pool de AsA y actividad de APX) fueron entre 1.5 y 10 veces superiores a *Q. ilex*. El acortamiento de la disponibilidad de agua tendió a disminuir el pool de AsA en *Q. pubescens* y el de GSH en *Q. ilex* sin afectar la razón redox (i.e. proporción entre formas reducidas y oxidadas) de ambos antioxidantes. El efecto más evidente fue la estimulación estadísticamente significativa de DHAR en ambas especies. En general, el papel de la atmósfera enriquecida de  $\text{CO}_2$  más estrés hídrico se dividió en tres grupos: 1) aquellos donde

aumento tanto el pool como la razón redox de AsA; 2) donde se estimuló DHAR y 3) en las cuales se observó aumento de actividad de APX en *Q. pubescens* y de GSH y SOD en ambas especies. Si bien no se alcanzaron diferencias estadísticas el déficit de agua, sí mostró una tendencia a estimular la actividad de CAT y APX con una atmósfera enriquecida de CO<sub>2</sub> respecto a la concentración ambiente. Los efectos supresivos de concentraciones elevadas de CO<sub>2</sub> sobre la actividad de enzimática ante ROS tales como APX, CAT y SOD así como el aumento o permanencia sin cambios de AsA y GSH ha sido reportado para muchas especies incluyendo coníferas. Esto es indicativo de una reducción en la necesidad de defensa antioxidante en plantas expuestas a incremento de CO<sub>2</sub>. Por otro lado ante condiciones de sequía se ha propuesto un efecto protector ante el riesgo oxidativo inducido por estrés hídrico. Los resultados respecto al  $\Psi$  medido al amanecer confirmó que *Q. pubescens* es capaz de mantener un mayor potencial (-2.06 y -2.62 MPa a concentración ambiente y enriquecida de CO<sub>2</sub> respectivamente) al compararlo con *Q. ilex* (-2.45 y -3.41MPa) lo cual podría relacionarse con su habilidad de extraer agua de estratos edáficos más profundos en la primera especie. De hecho en condiciones de estrés en ambiente enriquecido tanto los metabolitos antioxidantes AsA y GSH como las enzimas SOD, CAT y APX, se sobre regulan comparado con la condición de riego presuntamente para recobrar un nivel adecuado de protección antioxidante ante el riesgo de estrés oxidativo inducido por sequía. Adicionalmente, en la medida en que el déficit de agua causó un aumento en la actividad de SOD y CAT comparada con la encontrada en un ambiente de CO<sub>2</sub> normal, ello podría ser un argumento para asumir una formación de ROS dependiente de baja disponibilidad de agua en plantas expuestas a aumento de (CO<sub>2</sub>). Los autores conducen que la aclimatación permanente a (CO<sub>2</sub>) elevada puede llevar a un estatus antioxidante disminuido en plantas adultas de *Quercus pubescens* y *Q. ilex*. Esto a su vez podría requerir de una compensación por incremento bajo circunstancias en las cuales el balance celular redox es contrastado con la presencia de estrés hídrico.

Siguiendo con esta misma idea Schwanz y Palte (2001), realizan un trabajo en el que comparan a *Pinus pinaster* (especie evasora a la sequía) con *Quercus robur* (especie tolerante a la sequía). Ambas especies se caracterizan por mostrar una disminución en el potencial hídrico causado por la baja gradud en la protección por oxidación, incremento en la peroxidación de lípidos y en la oxidación de ascorbato y glutation. *Pinus pinaster*, manifestó una significativa pérdida en proteínas solubles y carotenoides ante condiciones de estrés hídrico. Como objetivo los autores plantean investigar los sistemas antioxidativos foliares en *Q. robur* y *Pinus pinaster*, como un modelo de tolerancia y evasión a la sequía respectivamente. Las semillas de *Q. robur* en condiciones de sequía, exhibieron una pérdida en su viabilidad, lo cual se asoció con una reducción significativa de las defensas antioxidativas y la consecuente aparición de radicales libres. Ambas especies creciendo bajo ditas concentraciones de CO<sub>2</sub> y condiciones de déficit hídrico



presentaron diferencias en la actividad de las SODs y otras enzimas como reflejo de la variación en la expresión fenotípica que activa o no mecanismos de respuesta al estrés oxidativo.

#### 4.5 CRECIMIENTO DE LA PLANTA.

Cuando la disponibilidad de agua en el suelo disminuye, otras funciones de la planta disminuyen también. Hojas, raíz y tallo puede diferir en su sensibilidad al déficit hídrico. *Q. petraea* y *Fagus Sylvatica*, son especies importantes económicamente en Europa Central, y es *Q. petraea*, la que ha sido reportado como evasora de la sequía ya que en esas condiciones presenta elevada conductancia estomática y tasa fotosintética, aunque reduce significativamente su crecimiento en diámetro de tallo durante los veranos secos e incluso bajo climas semihúmedos o húmedos en Europa central.

La variabilidad interanual relacionada con el índice de área foliar (L), crecimiento anual del diámetro del tallo(S) y producción de raíces finas (P), fueron estudiadas por Leuschener *et al.* (2001), durante 5 veranos con moderado y severo déficit hídrico, por medio del que pretendían identificar las diferencias en sensibilidad a la sequía entre hojas, tallos y raíces y las diferentes especies. La sequía tuvo en ocasiones solo ligeros efectos sobre la fotosíntesis y el área foliar durante cinco años; y en condiciones de sequía severa fue cuando se reporta una disminución de 30% en actividad fotosintética para *Fagus sylvatica* así como en el crecimiento del diámetro de tallo. No encontraron clara relación entre el crecimiento del diámetro del tallo y la humedad del suelo para *Q. petraea* pero sí una alta conductancia foliar y menor sensibilidad a la sequía durante el periodo de estudio. Con respecto al crecimiento radical, el déficit hídrico aparentemente induce el crecimiento de raíces finas en el caso de *Fagus sylvatica* pero no para *Quercus*.

Bean y Bartsch (2003), en un estudio donde se propuso determinar la relación entre la morfología y características de crecimiento entre plántulas de *Pinus densiflora*, *Quercus serrata*, *Quercus mongolica* y *Quercus variabilis*, sometidas a condiciones de distinta luminosidad, con su habilidad para tolerar déficit de agua bajo condiciones controladas (fotoperiodo fueron de 14/10 luz/osc a 22°C y 60% de HR). Las intensidades probadas fueron 52%, 20% y 8% respecto a la luz solar (intensidad luminosa relativa, ILR)) con un flujo fotónico fotosintético (PFF) correspondiente de 2.6 mol m<sup>2</sup>d<sup>-1</sup>, 19.0 mol m<sup>2</sup>d<sup>-1</sup>, 6.9 mol m<sup>2</sup> d<sup>-1</sup> respectivamente. Los niveles de humedad fueron de 100 hPa (húmedo), 280 hPa (intermedio) y 330 hPa (sequía). Las especies de *Quercus* se diferenciaron en sus variables morfométricas (tabla 7) y en su potencial de crecimiento. Para *Quercus variabilis* las semillas más pesadas alcanzaron el estado de plántula entre 7 y 12 días antes que las otras especies. A causa del acceso a las reservas de la semilla las plántulas más grandes son más independientes del entorno que las semillas pequeñas. El curso de la germinación,

la producción de biomasa y la respuesta a la disponibilidad de luz, fueron promovidas de forma significativa por el tamaño de la semilla con *Quercus robur* y *Quercus petraea*

Especies de encino	ANCHO (mm)	LARGO (mm)	PESO FRESCO/BELLOTA (mg)	PESO SECO/BELLOTA (mg)
<b>Q. serrata</b>	10.1 (1.4)	18.0 (1.9)	915 (245)	631 (173)
<i>Q. mongolica</i>	16.1 (0.8)	21.4 (1.0)	2808 (302)	1800 (169)
<i>Q. variabilis</i>	19.4 (1.6)	20.4 (0.8)	4688 (659)	3198 (503)

Tabla 7. Se muestran los parámetros medidos en las bellotas de *Quercus serrata*, *Quercus mongolica* y *Quercus variabilis*. (desviación estándar entre paréntesis). n = 20. (Beon y Bartsch 2003).

En contraste las plántulas de las tres especies de encino alcanzaron la máxima altura del ápice a intensidades bajas y medias y la influencia de la humedad del suelo no fue significativa. A su vez, *Quercus variabilis* mostró un aumento de altura entre 71% y 96% en todas las variantes experimentales con respecto a las otras dos especies.

El número de agujas foliares en pino resultó en 49 (8% RLI), 74 (20% RLI) y 115 (52% RLI). Para encino, el número de hojas por plántula pareció más influenciado por ambos factores (luz y agua). En promedio *Quercus serrata* desarrollo 3, *Quercus mongolica* 4 a 5 y *Quercus variabilis* 5 a 6 hojas. La formación de yemas fue significativamente promovida con el incremento de intensidad de luz. *Quercus serrata* en promedio formó 6 yemas con alta intensidad de luz (52% RLI) y 3 yemas con baja intensidad de luz (8% RLI), mientras que *Quercus mongolica* formó 8 y 4, *Quercus variabilis* formó 9 y 7 yemas respectivamente. El área foliar en *Quercus mongolica* y *Quercus variabilis* se redujo de forma inversa a la intensidad de luz coincidiendo con los tratamientos de menor disponibilidad de agua. Para *Quercus variabilis* las diferencias en humedad del suelo fueron significativas. La longitud de la raíz principal y laterales, aumento en función del incremento de la intensidad de luz y el crecimiento radical no pareció ser influido por los niveles de humedad. En lo referente a las especies de encino, en general formaron raíces más largas que el pino. Ello resultó en una diferenciación entre las especies dependiente del tamaño inicial de la semilla sin efecto evidente con relación a las intensidades lumínicas. No obstante una humedad del suelo reducida causó raíces primarias más largas antes de mayor ramificación de las secundarias. La biomasa aumento de forma proporcional con la intensidad de luz (en vástago y raíz). Sin embargo en encino aunque se presentó un efecto similar no fue tan acusado. En *Quercus variabilis* aumentó de forma significativa la biomasa a partir de la media hasta la alta intensidad. La razón vástago/ raíz para las variantes experimentales varió entre 0.17 a 0.38 para pino y de 1.18 a 2.61 para las especies de encino. En contraste al pino, el encino solo aumento ligeramente como

resultado del incremento de la intensidad luminosa. Con referencia a los niveles de humedad del suelo, las diferencias no resultaron apreciables no observándose variantes tolerantes a la sequía. Sin embargo de la mayor proporción de biomasa radical en endino comparado con pino y la inducción de mayor profundidad en función de la disponibilidad de agua del suelo, puede esperarse que la especie *Quercus* pueda caracterizarse como una especie más resistente a la sequía en esta etapa inicial de crecimiento. Particularmente la especie mejor adaptada a la sequedad del suelo fue la semilla más pequeña de *Quercus serrata* la cual, en función de la fuerte respuesta de aumento de la longitud radical en forma inversa a la humedad edáfica aunado a su área foliar más pequeña por un factor de 2/6 con respecto a las otras dos especies estudiadas haría presumible una mayor probabilidad de evasión de la sequía. Lo anterior sugiere que las respuestas a la sequía de individuos adultos de *Fagus* y *Quercus* provienen de un complejo proceso en el cual hojas, tallos y raíces presentan diferencias en su sensibilidad a tales condiciones; siendo en este caso *Quercus petraea* más tolerante al estrés hídrico. Debemos resaltar la importancia de la reducción del área foliar por causa del déficit hídrico juega el doble papel compensador de la iluminación incidente junto con una disminución del área disponible para la fijación de CO<sub>2</sub>. El balance podría establecerse en función de una mayor tasa de producción de brotes foliares a efecto de aminorar el impacto sobre el crecimiento. Sin embargo, el efecto de la selección del tamaño de la semilla en función del microentorno donde podría tener mayor probabilidad de establecimiento se desprende como una estrategia a tomar en cuenta del trabajo de Beón y Bartsch (2003).

#### 4.6 ANÁLISIS DE RESULTADOS

Tema	Especies	Resultados	Autor y Año
Transpiración Foliar, Conductancia estomática, Potencial Hídrico	<i>Quercus suber.</i>	La especie mostró un claro comportamiento de especie esderófila	Oliveira <i>et al.</i> 1993
Transpiración Residual	<i>Quercus ilex.</i>	Disminuye la transpiración residual en periodos de déficit hídrico, con respecto al grupo control.	Villar <i>et al.</i> 1998
Conductancia estomática	<i>Quercus robur.</i>	Mostraron marcadas reducciones en gs y potencial hídrico, además de incrementos no significativos en la concentración de ABA en el xilema de los grupos experimentales con respecto al grupo control.	Fort <i>et al.</i> 1997
Relación entre conductancia estomática y la concentración de ABA en xilema	<i>Quercus dda</i> (70-90 años)	Encontraron fuerte correlación entre la disminución de Ød amanecer, el ABA en xilema y la conductancia estomática, misma que correlacionó con PPDF y VPD.	Lowenstein <i>et al.</i> 1998
Conductancia estomática	<i>Quercus frainetto, Q. pubescens, Q. ilex, Q. maurulepis.</i>	La primera resulto ser la menos resistente por presentar una bajo potencial hídrico y bajas gs, la segunda una alta conductancia a altas potenciales hídricos, la siguiente presentó amarillamiento y abscisión foliar y la última, mostró alta gs a bajas potenciales hídricos.	Fotelli, <i>et al.</i> 2000

Conductancia estomática	<i>Quercus dba</i> , <i>Q. rubra</i> , <i>Q. prinus</i> , <i>Q. acutissima</i>	Reducción no mayor al 10% en conductancia estomática en todas las especies a pesar de un bajo potencial hídrico en el suelo, destacando <i>Q. dba</i> y <i>Q. acutissima</i>	Augé <i>et al.</i> 2002
Control estomático	<i>Quercus pagoda</i> y <i>Quercus shumardii</i>	Citan que el cierre parcial estomatal y el alto potencial hídrico son utilizados como medida de evasión de la desecación foliar en <b><i>Q. pagoda</i></b> ; además, que la mayor densidad estomática y baja área foliar específica de ésta con respecto de <b><i>Q. shumardii</i></b> , podría ser asociada con el mantenimiento de las tasas de intercambio gaseoso durante los periodos de déficit hídrico.	Gazd y Kubisque 2003
Fluorescencia	<i>Quercus petraea</i> (adultos)	Registraron disminuciones en $F_o$ y $F_m$ por el funcionamiento de mecanismos protectores ante excesos de energía luminosa además de una reducción del 50% en la tasa neta de fijación de $CO_2$ en individuos sometidos a sequía, con respecto a los controles.	Epron <i>et al.</i> 1992
Tasa fotosintética	<i>Quercus robur</i> y <i>Quercus petraea</i> (30 años)	<i>Quercus petraea</i> mostró mayor asimilación de $CO_2$ y conductancia estomática (por una mayor masa foliar y contenido de clorofila) respecto de <i>Q. robur</i> , aunque ambas mostraron alta eficiencia fotosintética en condiciones de estrés hídrico y se consideran tolerantes a la sequía.	Epron y Dreyer 1993
Emisión de Fluorescencia y conductancia estomática ( $g_s$ )	<i>Quercus suber</i>	Registran disminución de la conductancia estomática, así como reducción de $F_v/F_m$ , aún después de ocho semanas del descorchamiento	Werner y Correia 1995
Mecanismos fotoprotectores	<i>Quercus suber</i> y <i>Quercus ilex</i> .	Registraron una disminución en el rendimiento fotoquímico al ser limitada la asimilación de carbono por cierre estomático.	Faria <i>et al.</i> 1998
Tasa neta fotosintética y Contenido de clorofila	<i>Quercus ilex</i>	Existe una estrecha relación entre el contenido de clorofila y la precipitación, así como la eficiencia de los fotosistemas y disipación de exceso de energía de excitación.	Gratani <i>et al.</i> 1998
Tasa fotosintética, crecimiento en competencia y sobrevivencia	<i>Quercus macrocarpa</i> y <i>Q. ellipsoidalis</i>	La tasa fotosintética y el crecimiento y supervivencia de las plántulas de <i>Q. macrocarpa</i> , con respecto a <i>Q. ellipsoidalis</i> , es mayor en humedad, sombra y sin vegetación herbácea a su alrededor.	Davis <i>et al.</i> 1999
Capacidad fotosintética (plántulas, juveniles y adultos)	<i>Quercus rubra</i>	Observaron que la capacidad fotosintética de los árboles maduros fue tres veces mayor que las plántulas durante el periodo húmedo y seis veces mayor durante el año seco, mientras que los juveniles presentaron una respuesta intermedia.	Cavender y Bazzaz 2000
Capacidad fotosintética	<i>Quercus petraea</i>	Registraron altas potenciales hídricas, buena conductancia foliar y actividad fotosintética normal, aún de una baja disponibilidad hídrica	Leuschner <i>et al.</i> 2001

Tasa fotosintética foliar de acuerdo a la posición en el dosel y Conductancia estomática (gs).	<i>Quercus rubra</i> <i>Q. prinus</i>	La mayor tasa de fotosíntesis fue para <i>Quercus prinus</i> en la posición alta del dosel. Y en ambas especies la gs fue menor en la hojas de posición alta con respecto a las del estrato más bajo.	Turnbull <i>et al.</i> 2001
Variaciones en $\delta^{13}C$ foliar de acuerdo a la disponibilidad hídrica de las plantas.	<i>Quercus pubescens</i> y <i>Quercus ilex</i> .	Registraron una mayor concentración de $\delta^{13}C$ foliar en los individuos de zonas secas, si haber diferencias significativas, a este respecto, entre las especies.	Damesin <i>et al.</i> 1997
Efectos de elevadas concentraciones de CO <sub>2</sub> en plantas en estrés hídrico.	<i>Quercus ilex</i> y <i>Quercus pubescens</i>	<i>Quercus pubescens</i> mostró mayor $\delta$ al amanecer en concentraciones de CO <sub>2</sub> normal y a altas concentraciones (-2.06 y -2.62MPa), con respecto de <i>Q. ilex</i> (-2.45 y -3.41MPa)	Marcobotini <i>et al.</i> 2001
Efectos de elevadas concentraciones de CO <sub>2</sub> en plantas en estrés hídrico.	<i>Quercus robur</i>	Para ambas especies creciendo bajo altas concentraciones de CO <sub>2</sub> y déficit hídrico presentaron diferencias en la actividad de la SODs y otras, de acuerdo con la variación en la expresión fenotípica	Schwanz y Polle 2001
Área foliar Incremento de diámetro de tallo Producción de raíces finas	<i>Quercus petraea</i>	No encontraron relación significativa entre el aumento de diámetro de tallo y la humedad del suelo, pero sí una alta conductancia foliar y baja sensibilidad a la sequía	Leuchsner <i>et al.</i> 2001
Morfología y crecimiento de la planta	<i>Quercus serrata</i> , <i>Q. mongolica</i> y <i>Q. variabilis</i>	<i>Quercus variabilis</i> mostró mayor crecimiento, área foliar, producción de yemas, mientras que en todas las especies de encino se dio un aumento en la producción de raíces finas en el periodo de sequía	Beon y Bartsch 2003

#### 4.7 DISCUSIÓN.

Después de revisar los resultados anteriores, nos podemos dar cuenta que la transpiración en las plantas es una herramienta que ayuda a mantener su *status* hídrico en respuesta a cambios en el contenido de agua del suelo y a factores climáticos como lo es la temperatura; las plantas con un adecuado control transpiratorio poseen la oportunidad de tolerar, en conjunto con otras propiedades, condiciones de estrés hídrico. Con respecto a conductancia estomática, podemos resaltar que Augé *et al.* (2002) y Lowenstein *et al.* (1998) estudiaron esta variable en individuos de ***Quercus alba***, y aunque el primero realizó su estudio sobre plántulas y el segundo en individuos maduros (70-90 años), ambos coinciden en que es una especie la cual, a pesar de experimentar decrementos en su  $g_s$  solo disminuye un 10% para las plántulas y en un 50% para los individuos adultos. Lo anterior es debido a que presenta ajuste osmótico en condiciones de sequía, caracterizándose de esta manera como una especie tolerante a la sequía. Por otra parte Augé *et al.* (2002) y Fort *et al.* (1997) comparan plántulas de ***Q. robur*** con respecto a la conductancia estomática exhibida en condiciones de estrés hídrico. Cabe resaltar que Augé *et al.* reportan a esta especie como la menos tolerante a la sequía de las cuatro comparadas, mientras

que Fort y colaboradores en 1997 resalta que debido a su gran plasticidad radical (incremento en crecimiento radical al aumentar el déficit hídrico en el suelo) la disminución en conductancia estomática en condiciones de estrés hídrico es muy marcada.

**Q. frainetto** no presenta grado alguno de resistencia a la sequía por mostrar una marcada reducción en su  $g_s$  y bajas potenciales hídricos, seguido de **Q. ilex**, al reducir su apertura estomática antes de cruzar la etapa de sequía severa. En contraste, **Q. pubescens**, mantuvo altos potenciales hídrico y alta conductancia estomática y **Q. macrolepis** sostuvo alta  $g_s$  y bajos potenciales hídricos. Las especies asociaron características de mayor tolerancia a la sequía en función de su distribución, en el gradiente de zonas áridas a humedad latitudinalmente posicionada a lo largo del mediterráneo. Ello remarca el papel del efecto de procedencia sobre el comportamiento de las variables asociadas a movimientos estomáticos, las cuales, por su variabilidad inherente a microcambios del clima, deben tomarse con reserva en virtud de que la interpretación de su efecto sobre la resistencia a la sequía, estará dependiente de la integración de la totalidad de variables manejadas además de la medición de conductancia estomática.

Así mismo, la conductancia estomática ( $g_s$ ) es una herramienta bien utilizada en este caso, por **Q. macrolepis** y **Q. pubescens**. Estas especies son originarias de la región del Mediterráneo, Grecia, donde son frecuentes los veranos muy secos; son reportadas por Fotelli *et al.* (2000) como especies poseedoras de capacidad adaptativa, estructural y fisiológica a ambientes áridos. De acuerdo con las características antes mencionadas, **Q. macrolepis** y **Q. pubescens** son especies candidatas para ser propuestas en la repoblación de sitios deforestados en base a su control estomático. No obstante es requisito indispensable no perder de vista el comportamiento de otras variables de respuesta ante el estrés hídrico, de tal manera que se pueda confirmar o refutar la factibilidad de dichas especies a ser consideradas resistentes a sequía.

En lo que se refiere a la capacidad fotosintética, las plántulas de **Quercus rubra** tienen la posibilidad de enfrentarse a cambios climáticos como son el aumento de la incidencia solar y la sequía por medio de incrementos en su capacidad fotosintética, por lo que la especie, podría bien tener oportunidad de adaptarse a nuevos sitios, es decir, fuera de la protección del dosel de la planta nodriza. **Quercus petraea** es otra especie reportada como tolerante a la sequía pues se reporta que soporta sequías severas con buena eficiencia fotosintética y altos potenciales hídricos. Con respecto a **Quercus ilex**, es una especie con alta concentración de clorofila aún en condiciones de estrés hídrico, y acorde con Gratani *et al.* (2003), es una propiedad beneficiosa en el mantenimiento de una elevada eficiencia fotosintética y a evitar la fotoinhibición durante el invierno, es decir, en épocas de bajo contenido hídrico del suelo y alta incidencia solar, ello se constituye en una señal de tolerancia al estrés. **Quercus macrocarpa** y **Quercus elipsodallii** son reportadas como tolerantes a la sequía al no presentar diferencias significativas en cuanto a tasa fotosintética en condiciones de humedad, sequía y sometida a competencia con especies

herbáceas; ***Quercus robur*** y ***Quercus petraea*** son registradas también como especies con capacidad de tolerar déficit hídricos, puesto que a pesar de marcadas disminuciones en su potencial hídrico presentaron alta conductancia estomática, siendo *Quercus petraea*, según los autores, la especie con una eficiencia intrínseca de uso de agua, además de un mayor contenido de clorofila y área foliar, y por ende una mayor eficiencia fotosintética. ***Quercus prinus*** también es reportada como tolerante en mayor grado a condiciones de estrés hídrico comparada con ***Quercus rubra***, debido a que la primera especie mantiene una menor conductancia estomática en las hojas del estrato más alto del dosel (seco) y mayor capacidad fotosintética. A partir de el análisis de las respuestas a condiciones de déficit hídrico, con respecto a su capacidad fotosintética, podemos darnos cuenta que varían según la especie, pero el común denominador es la tolerancia al déficit hídrico del género *Quercus*, siendo particularmente de las especies arriba citadas, *Quercus petraea* y *Quercus prinus* las especialmente adaptadas y con mayores posibilidades de crecimiento; por lo tanto candidatas como restauradoras de áreas degradadas.

El déficit hídrico provoca en las plantas disminución en su capacidad fotosintética, esto debido a una baja fijación de CO<sub>2</sub>, la cual a su vez, es respuesta al cierre estomático; a este respecto ***Quercus petraea*** resultó nuevamente especie tolerante a la sequía, pues en periodos de escasez hídrica y decrementos en el potencial hídrico, dicha especie fue capaz de mantener el 50% de su capacidad fotosintética. ***Quercus suber*** no mostró respuestas específicas en cuanto a efectos sobre su capacidad fotosintética con respecto a la sequía, lo anterior posiblemente debido a la interrupción de los conductos de flujo hídrico por el descortezamiento, provocando la disminución de actividad fotosintética pese a la disponibilidad hídrica. ***Quercus ilex*** y ***Quercus suber*** en otro estudio, muestran reducción en la capacidad fotosintética y mecanismos fotoprotectores en respuesta deficiente disponibilidad hídrica. Lejos de proponer con claridad alguna especie en la cual el funcionamiento de su PSII tolere en buena medida el estrés hídrico, observamos que dichas especies sufren un desequilibrio fotosintético al atravesar por estos periodos. El aprovechamiento de CO<sub>2</sub> es afectado por los efectos ocasionados a la planta por la sequía, pero no así la funcionalidad del fotosistema, debido a mecanismos de fotoprotección.

***Quercus ilex*** y ***Quercus pubescens*** a pesar de sus diferencias fenológicas y de forma, en condiciones de estrés, ambas presentan una eficiencia de uso de agua similar sin tener relación con la concentración de isótopos de carbono, es decir, ambas especies presentaron cierta concentración de  $\delta^{13}\text{C}$ , misma que no correlacionaba con su disponibilidad hídrica. Aunque se ha comprobado en variados estudios que altas concentraciones de carbono en el ambiente ayudan al crecimiento vegetativo de las plantas, hay que tomar en cuenta que solo en lugares muy contaminados, o tal vez muy elevados altitudinalmente hablando, si se trata de condiciones

naturales, o en invernadero, se podrían presentar tales características, pero son datos que pueden ser muy útiles al intentar crecimientos rápidos en plántulas destinadas a la restauración.

Ya que la deforestación en nuestros bosques aumenta día con día, y aunque se han hecho intentos por habilitar nuevamente zonas boscosas degradadas, pocos de éstos han sido exitosos, por lo que es necesario hacer una selección adecuada de las especies que pueden producirse bajo las condiciones de perturbación del área a restaurar, tomando en cuenta la mayor cantidad de variables posibles y que éstas sean favorables para el establecimiento y sobrevivencia de las plántulas.



## Capítulo 5.

# Efecto del Estrés Hídrico sobre los elementos osmóticamente activos en el género *Quercus* sp.



## 5.1. OSMOPROTECTORES.

Fort, *et al.* (1997), realizan una investigación en la cual evalúan entre otros parámetros, la concentración de ABA en el flujo de xilema, ápices de la raíz y hojas de plántulas de **Q. robur**. Asumen que cuando existe una reducción del 20% de la capacidad de campo, la cual afecta las relaciones hídricas, la disminución del potencial hídrico al amanecer, la reducción de la expansión foliar y del crecimiento radical, son respuestas reguladas por señales metabólicas producidas en las raíces en condiciones de suelo seco, específicamente por el ABA.

Lowenstein *et al.* (1998), estudian el papel de ABA en el flujo del xilema de los tallos a la raíz con respecto al estado hídrico de plantas maduras de tres especies: *Acer saccharum*, *Juglans nigra* y **Quercus alba**. Observaron un aumento en la concentración de ABA en el flujo del xilema y una reducida conductancia estomática asociados con la sequía del suelo en las tres especies, así como una disminución en el  $\Psi_{pd}$  (al amanecer) en el periodo de máxima sequía y una elevada concentración de ABA; además registraron una estrecha correlación entre un bajo  $\Psi_{pd}$ , una elevada concentración de ABA y cierre estomático en las plantas en suelo seco en condiciones de invernadero, aunque no especifican el lugar de síntesis del ABA. Indican también que durante el periodo de sequía la concentración de ABA en *Juglans nigra* y *Quercus alba* aumento tres veces aproximadamente.

Asamaa, *et al.* (2002), examinaron la correlación entre la concentración de ácido abscísico foliar, conductancia estomática ( $g_s$ ), tasa de apertura estomática en respuesta al incremento de potencial hídrico foliar ( $s_i$ ), conductancia hídrica (L) y características fotosintéticas, en plántulas de seis especies deciduas: *Acer platanoides*, *Padus avium*, *Populus tremula*, **Quercus robur**, *Saxifraga hypnifolia* y *Tilia cordata*. La conductancia hidráulica fue determinada por la conductancia del xilema, la que depende del diámetro y largo de los conductos. En un rango de menor a mayor, la secuencia se reportó de la siguiente manera: *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Padus avium*, *Quercus robur*, *Saxifraga hypnifolia* y *Populus tremula*, misma que puede resultar en una variabilidad interespecífica en la concentración de ABA, al ser evidente que el desarrollo del xilema es dependiente del ABA.

Las hojas con mayor concentración de ABA durante su fase de crecimiento se mostraron más xeromórficas con respecto a las hojas control. Además reportan diferencias significativas en las concentraciones de ABA foliar entre las especies, siendo a este respecto el cuarto lugar para *Q. robur* de las seis especies estudiadas; comparando las especies de acuerdo a su contenido de ABA el rango fue invertido para conductancia hidráulica en los retoños, conductancia estomática y sensibilidad estomática al incrementar el potencial hídrico foliar, indicando que la concentración de ABA es negativamente correlacionada con éstas características. Sugieren que la  $g_s$ ,  $s_i$ , L y la tasa fotosintética para hojas maduras puede ser parcialmente determinadas por la concentración de ABA especie-específica durante el crecimiento foliar; además que las especies intolerantes a la sequía presentaron concentraciones más bajas de ABA y una alta conductancia estomática, sugiriendo que las diferencias interespecíficas pueden ser relacionadas con las diferencias especie-específico de la eficiencia de uso de agua. La concentración de ABA foliar tiende a cambiar durante la ontogénesis foliar, es decir, el contenido de ABA se incrementa en las etapas tempranas de la senescencia foliar y disminuye en la etapa final. Aunque muchos rasgos de las plantas incluyendo características foliares, fenología, patrones de repartición de biomasa, entre otros son responsables de la tolerancia a la sequía, las investigaciones nos permiten pensar que altas concentraciones de ABA foliar y una baja conductancia estomática puede ser una importante característica adaptativa contribuyendo a una conservación hídrica en especies tolerantes a la sequía.

## 5.2 Ajuste Osmótico.

Debido a que el aumento de concentración de CO<sub>2</sub> y otros gases de invernadero pueden causar un incremento en la temperatura global de 1 a 3.5 °C y que a su vez esto incrementa la evapotranspiración y provoca cambios en la precipitación regional *Gebre et al.* (1998), realizan una investigación sobre los efectos de la alteración de la precipitación sobre potencial osmótico foliar y la turgencia total en *Quercus prinus*, *Quercus alba*, *Acer rubrum*, *Niza sylvatica* y *Cornus florida*, persiguiendo los siguientes objetivos: determinar las relaciones hídricas foliares de diversas especies forestales maduras que permanecen en un ambiente con precipitación alterada, usar el  $\Psi$  (potencial osmótico) y el ajuste osmótico para evaluar el grado de tolerancia a la sequía en bosque mixtos y

comparar las respuestas de  $\Psi$  a los tratamientos de plántulas y juveniles. De todas las especies, fueron *Q. prinus*, y *C. florida* las que desplegaron un ajuste osmótico, y aunque estas especies mostraron significativas correlaciones entre el  $\Psi$  y el  $\Psi_0$  estas relaciones pueden ser confundidas porque el año de estudio fue muy húmedo y el  $\Psi$  refleja los efectos de la temperatura del aire la humedad relativa y la radiación solar al tiempo del muestreo, considerando que  $\Psi_0$  fue medido después de que las hojas fueron rehidratadas. De acuerdo a los datos obtenidos, las especies con un rango de bajo a alto potencial osmótico a total turgencia ( $\Psi_0$ ), es decir, en condiciones de máxima hidratación se ordenaron de la forma siguiente: *Q. prinus* < *Q. alba* < *A. rubrum* < *A. saccharum* < *N. sylvatica* < *C. florida*. Por lo tanto, el bajo  $\Psi_0$  a total turgencia registrado para *C. florida* (-1.15), la identifica como especie sensible al estrés hídrico mientras que el bajo  $\Psi_0$  a turgencia total (-1.47) de *Quercus prinus* la reconoce como tolerante a condiciones de sequedad sugiriéndola como una especie con mayor capacidad de ajuste osmótico y por ende mayor adaptabilidad a habitar sitios con bajos regímenes de precipitación. El autor propone como criterio de selección para entornos secos a aquellas especies con bajos potenciales osmóticos (correspondiente a valores numéricos negativos altos) como las más *ad hoc* para tolerar condiciones de sequía. Con base en esto los autores concluyen que *Q. prinus* al mostrar bajos  $\Psi_0$ , un buen ajuste osmótico bajo condiciones de estrés y diferencias en esta variable entre plántulas y juveniles la indican como una especie plástica con relación a sus posibilidades de evasión de la sequía.

Los párrafos anteriores ilustran la importancia del papel osmoprotector de la prolina y la glicina-betaína en las plantas, pero no se encontraron trabajos en los cuales se evidencie la acumulación o presencia de algún osmolito específico en *Quercus sp.*, solo reportan valores de potencial osmótico.

### 5.3 ANÁLISIS DE RESULTADOS.

Tema	Especies	Resultados	Autor y año
Relación del ABA y el déficit hídrico.	<i>Quercus robur</i>	Asumen que la disminución de la expansión foliar, potencial hídrico y crecimiento radical son respuestas reguladas por señales metabólicas producidas en la raíz, específicamente el ABA.	Fort <i>et al.</i> 1997

Relación del ABA y el déficit hídrico.	<i>Quercus alba</i>	Registraron un aumento en la concentración de ABA en el xilema relacionado con una disminución de la conductancia estomática y condiciones de estrés hídrico.	Loweinstein <i>et al.</i> 1998
Relación entre el ABA foliar, conductancia estomática y potencial hídrico.	<i>Quercus robur</i>	Registraron en las hojas altas concentraciones de ABA y características xeromórficas, además reportan que el desarrollo del xilema es dependiente de la concentración de ABA.	Asamaa <i>et al.</i> 2002
Potencial osmótico foliar en relación a la precipitación pluvial	<i>Quercus prinus</i> y <i>Quercus alba</i>	Un potencial osmótico a turgencia total de (-1.47) reconoce a <i>Quercus prinus</i> , (seguida de <i>Q. alba</i> ), como tolerante a condiciones de sequedad sugiriéndola como una especie con mayor capacidad de ajuste osmótico y por ende mayor adaptabilidad a habitar sitios con bajos regímenes de precipitación.	Gebre <i>et al.</i> 1998

#### 5.4 DISCUSIÓN.

Es generalmente aceptado que las respuestas al déficit hídrico son inducidas por señales no hidráulicas; los trabajos revisados en este capítulo, muestran que al atravesar las plantas por periodos de sequía, se incrementa la concentración de ácido abscísico, que funciona como elemento osmóticamente, manteniéndose así la turgencia celular y permitiéndose el ajuste osmótico. En el caso de ***Quercus robur***, de acuerdo con Fort *et al.* 1997 y Asamaa *et al.* 2002, las características esderófilas de sus hojas, crecimiento radical, disminución en la expansión foliar y cierre estomático, son debidas a el aumentó de ABA en el xilema. En ***Quercus alba***, Loweinstein *et al.* 1998 y Gebre *et al.* 1998 también son registrados altos niveles de ABA en xilema, relacionándose con una disminución en conductancia estomática.

La capacidad de las plantas para elevar su contenido de ABA y de responder de esta manera a condiciones de estrés hídrico resulta de gran importancia, puesta que el mantener la turgencia celular así como un control estomático, como ya vimos, es de gran importancia para la sobrevivencia de plantas establecidas, además de ser una propiedad digna de tomarse en cuenta en las plantas destinadas a la regeneración de áreas degradadas.

## Capítulo 6.

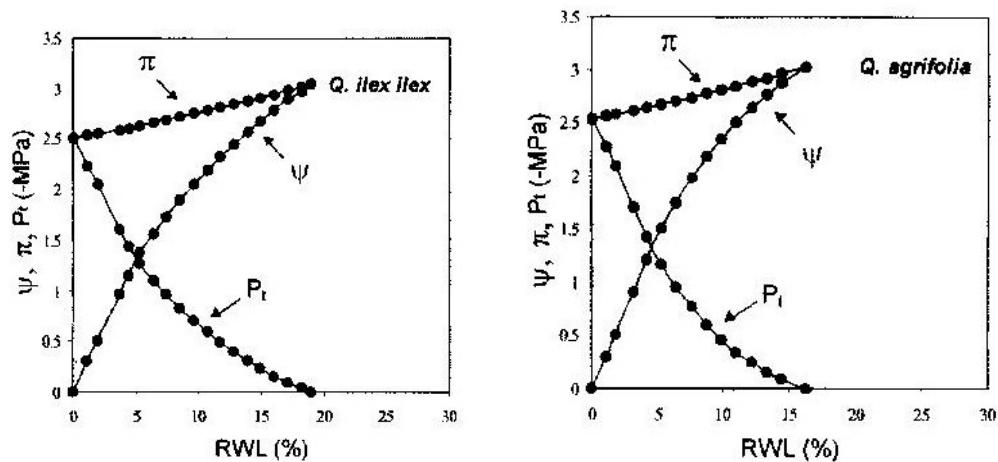
**Efecto del Estrés Hídrico sobre la morfología de individuos del género**

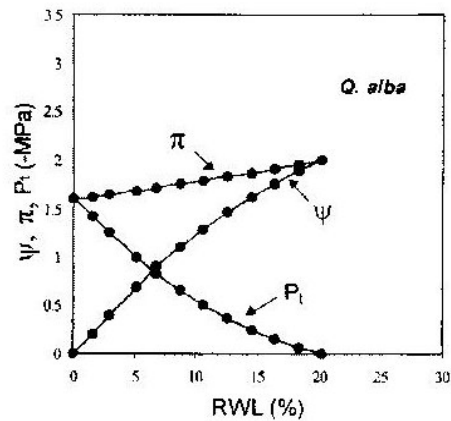
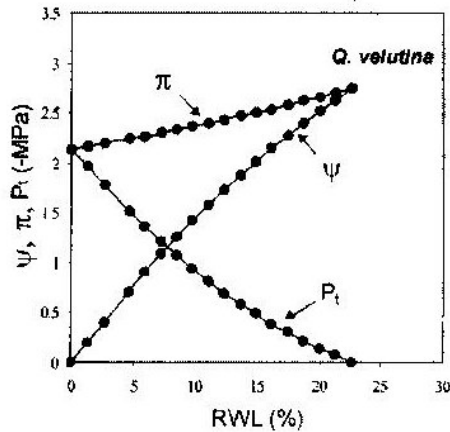
***Quercus sp.***



## 6.1. HOJAS

Se considera que los cambios en la morfología foliar de algunas especies son reflejo de la plasticidad ecológica ante factores ambientales estresantes (Bussotti *et al.* 2002). Se ha reportado a las hojas esderófilas como una característica morfológica funcional relacionada con un incremento de la resistencia al estrés hídrico. A su vez se ha sugerido que los cambios en el peso seco foliar por unidad de área (LMA); utilizados como un indicador de esderofilia al fluctuar con las relaciones hídricas de la planta, aumenta la tolerancia a la sequía. A este respecto, Richards y Lamont (1996), mostraron que la esderofilia se asoció con una mayor tolerancia a la sequía por ajuste osmótico y elástico. Sin embargo, existe una amplia dispersión de este tipo de hojas de zonas áridas a húmedas, además de grados similares de esderofilia, han correspondido con distintas estrategias fisiológicas y morfológicas para la tolerancia de la sequía. A su vez, diferentes niveles de esderofilia han mostrado similares estrategias contra la sequía. Por lo anterior, una herramienta que puede ofrecer una base nueva, al menos en endinos Mediterráneos es la curva presión volumen (P-V) y los parámetros de relaciones hídricas derivados como son:  $\psi$  foliar en el punto de pérdida de turgencia ( $\psi_{ppt}$ ), potencial osmótico a turgencia total ( $\psi_{tt}$ ), contenido relativo de agua a ppt, pérdida de agua simplástica relativa a ppt (Sppt) y contenido de agua simplástica relativa (S). Caracterizaron las curvas P-V (diagramas de Höfler) en 17 especies de endino correspondientes a grupos fitodimáticas contrastantes, desde secas (por ejemplo, *Quercus ilex*) a húmedas (ej. *Q. alba*) con un amplio rango fenológico y morfológico, teniendo como hipótesis que especies con diferente distribución biogeográfica exhibirán relaciones hídricas distintas, como se muestra a continuación:





Entre los resultados se encontró que las especies procedentes de dimas secas, redujeron drásticamente  $\Psi$  y  $P_t$  al experimentar una pérdida de agua simplástica relativa de 5%, con respecto a las especies de sitios más húmedos. Por otro lado las especies de sitios secos, evidenciaron poca variación en área foliar y una amplia LMA y en general mostraron una área foliar reducida asociada a una elevada LMA, mientras que la situación fue a la inversa para el caso de las especies procedentes de dimas húmedas. Las especies de dimas secas correspondieron con bajos  $\Psi$  y  $P_t$  y las de dimas húmedas a la inversa. La reducida elasticidad de las hojas de dimas secas podría permitir una más rápida recuperación después de un período de sequía edáfica. Ello implica un decrecimiento de  $\Psi$  foliar y  $\Psi$  asociado a una mínima reducción del contenido hídrico de la planta resultando en un ahorro de energía tan necesario en organismos que crecen en condiciones hídricas extremas con baja disponibilidad de materia orgánica. Así, el gradiente de potencial hídrico creado en estos ambientes secos permitiría la incorporación de agua desde el suelo y un menor decrecimiento del CRA celular. Algunos autores reportan en general, que los potenciales osmóticos más negativos se han encontrado en las especies de encino de zonas más áridas.

Castro-Díez *et al.* (1996), examinaron las características foliares en *Q. coccifera* (especie decidua), *Q. ilex* y *Q. faginea* (especies siempre verdes) a lo largo de un área geográfica con un gradiente de precipitación. Evaluaron la morfología foliar de las especies: el área foliar, el grosor de las hojas, la densidad y la masa foliar específica, además de la composición química y contenidos de fibras foliares (nitrógeno, fósforo, lignina, celulosa y hemicelulosa), en peso seco y área basal. Los resultados que obtienen en el estudio indican que las tres diferentes especies de *Quercus* presentan rasgos foliares específicos al mismo gradiente de precipitación, *Q. coccifera* produce hojas con un mayor contenido de N y lignina pero con una baja cantidad de hemicelulosa hacia el extremo más húmedo de la pendiente. Aunque la densidad foliar y la masa foliar específica en ésta especie no mostraron relación significativa con la precipitación, ellos presentaron una



tendencia a incrementar con la lluvia. La masa foliar específica en *Q. coccifera* puede ser explicada por diferencias en la densidad foliar. Junto con otros factores, la variación en densidad foliar puede ser una consecuencia de diversos cambios en su anatomía, como son la reducción del diámetro celular, un incremento del grosor de las paredes celulares o un incremento en la proporción de la densidad de los tejidos. Además registraron una mayor concentración de N según aumentaba la precipitación, lo que indica que esta especie puede tener mayor tasa de asimilación fotosintética en zonas húmedas que en las secas. *Quercus ilex* registró una mayor correlación con la precipitación respecto al resto de las especies, puesto que mostró la menor área foliar, el mayor grosor en las hojas y masa foliar específica según disminuía la precipitación. En *Quercus faginea* no registraron respuestas foliares con respecto a la precipitación. De acuerdo con los autores, las variaciones en los rasgos foliares de las tres especies de acuerdo con el gradiente de aridez pueden ser explicados con la estructura de cada especie, es decir *Q. faginea* en comparación con las dos especies siempre verdes posee hojas con un menor contenido de fibras y mayor en N y P sobre una base de peso seco con un tiempo de vida de 5-7 meses, coincidiendo con el periodo de verano, lo que indica que esta especie es dependiente del suministro de agua para crecer en sequía, muy probablemente logrado por sistemas radiculares profundos, por lo que sus rasgos morfológicos no dependen de la cantidad de agua que reciban por la precipitación, sino de el agua acumulada en el subsuelo. Los cambios foliares asociados con la precipitación en *Q. ilex* son probablemente influenciados por el manejo de la economía hídrica. Ya que presenta una reducción del área foliar y un incremento en la masa foliar específica y el grosor de las hojas para mejorar la eficiencia de uso de agua. Citan que estudios interespecíficos respaldan sus resultados en respuesta a la aridez y que estudios fisiológicos adicionales poseen un marcado mecanismo de respuesta estomáticas bajo condiciones de estrés hídrico, dejando ver que la especie se caracteriza por una plasticidad foliar y fisiológica para superar las limitaciones hídrica. Para *Q. coccifera* los autores no observan respuesta morfológicas en respuesta de la precipitación, pero en estudios alternativo reportan que esta especie conserva su agua disminuyendo su área foliar expuesta. Más que por cambios morfológicos.

Olvera *et al.* (1997), a partir de un estudio fenológico, reportan que ***Q. candicans*, *Q. castanea*, *Q. crassipes* y *Q. rugosa*** pueden considerarse especies sub-decídufolias por ser poco tiempo el cual permanecen sin hojas, además mencionan que tiran sus últimas hojas al comenzar a crecer las nuevas durante la época seca (febrero-abril) que corresponde con los meses de mayor déficit hídrico y de mayor evapotranspiración, característica que bien podría ser interpretarse como una respuesta adaptativa para evadir la falta de agua.

La defoliación invernal de las plantas por herbívoros se encuentra bien documentado, por lo que se sabe que puede causar un gran impacto sobre el crecimiento de las mismas hasta llegar a la mortalidad, además las respuestas de las plántulas a dicho fenómeno, depende de factores

bióticas y abióticas, incluyendo los relacionados con la defoliación, por lo que Kulberg y Welander (2001) estudiaron la respuesta a una defoliación invernal simulada y a un periodo de sequía de plántulas de *Quercus robur* de 2 años de edad durante su establecimiento, crecidas en una cámara climática. El estudio dejó ver que la habilidad de las plántulas para reponer el tejido perdido debido a la defoliación no es necesariamente afectada por la disponibilidad hídrica. Los autores dicen que la habilidad de las plántulas de *Q. robur* para responder a una defoliación, es más por la cantidad de carbohidratos reservados en la raíz que por los factores ambientales. Señalan que las plántulas mantenidas en el tratamiento de sequía presentaron un menor número y peso foliar con respecto a las plántulas en riego, pero no mostraron diferencias significativas en el grosor de las hojas. Cuando las plántulas reducen su área foliar directamente está afectando su capacidad fotosintética y por ende reduce las posibilidades de grandes almacenamientos de carbohidratos radicales para enfrentar condiciones futuras de estrés hídrico. Observan que la sequía produce efectos negativos sobre el crecimiento radical, y que las plántulas produjeron brotes más grandes. Concluyen que las plántulas de *Q. robur* presentan una total adaptación a la defoliación de invierno, mecanismo que se encuentra correlacionado con la habilidad de almacenar altas cantidades de reservas carbohidratos radicales y de regular el crecimiento y distribución de los brotes, además observaron que la incidencia de la defoliación de las plántulas y de la sequía durante la fase de establecimiento no son suficientes para causar mortalidad.

La conducta de las especies siempre verdes del mediterráneo son marcadamente especie-específica: el incremento del espesor foliar y la densidad en relación a el deterioro de las condiciones ecológicas, fue observado en individuos de *Q. ilex*, cabe mencionar que todas las adaptaciones tienen un costo metabólico, por lo en estos casos los recursos son distribuidos para usos diferentes del crecimiento. (Bussotti, et al, 2002)

Bussotti, et al. (2002), evaluaron parámetros morfológico-anatómicos como son: superficie foliar, espesor, masa por área y densidad, contenido hídrico relativo, así como succulencia, detección y localización de cutina y taninos, durante un año en hojas de *Q. ilex* creciendo en dos sitios con diferente disponibilidad de agua. Observaron durante el mes más caluroso y seco que la superficie foliar se redujo en un 34% y el espesor foliar total aumento en un 10%, al igual que el parénquima esponjoso en empalizada que aumento en un 20%. Con respecto al parámetro de esderofilia (masa foliar por área y densidad de flujo foliar), fueron más altas en los individuos creciendo en el sitio seco en comparación a los árboles del sitio húmedo (+24% y 19% respectivamente.) El análisis histoquímico reveló un gran espesor en la capa cuticular más alta y no encontraron diferencias en la concentración de taninos foliares en las hojas de los diferentes sitios. Por lo anterior, concluyen que el aumento de grosor cuticular y esderofilia es una respuesta adaptativa de las hojas a ambientes con baja disponibilidad hídrica para mantener su estado de humedad interno, puesto que en el sitio húmedo los productos fotosintéticos son utilizados para el

crecimiento de la planta, mientras que los individuos que crecen en el sitio seco, los productos fotosintéticos son usados como osmolitos para mantener la turgencia celular y por lo tanto para mantener una estabilidad hídrica interna.

## 6.2 Tallo.

Aunque la investigación que en seguida se cita no se refiere a alteraciones de la morfología de tallos debido a condiciones de estrés, se le incluye como una muestra de los múltiples cambios que el déficit hídrico provoca. La respiración anual total de tallos y ramas de un árbol forestal (Fig. 21), excede la respiración foliar en un factor de más de 2.5. Edwards y Hanson (1996), miden la respiración de tallos de árboles adultos de *Quercus alba*, *Q. prinus* y *Acer rubrum* ubicados en Tennessee Canadá, así como el incremento de su diámetro, temperatura de los mismos y contenido hídrico del suelo. Dichos autores observaron que las tasas de respiración en primavera y verano de 1993 marcaron incrementos en la tasa de crecimiento excepto durante el periodo de sequía, cuando éste disminuyó a cero y la respiración aumento en gran medida. Durante la estación inactiva, la tasa de respiración total en tallos de árboles con la savia más espesa fue mayor, no ocurriendo esto en la estación de crecimiento. Los valores estimados de 10 fueron 2.4 para las dos especies de encino y 1.7 para *Acer rubrum*.



Fig. 21 Bosque de Encino.

Villar-Salvador *et al.* (1997), estudiaron las características del xilema de tallo en individuos de tres años de edad de *Q. Cocifera* y *Q. Ilex* (especies siempre verdes) y *Quercus faginea* (especie decidua) a lo largo de un gradiente climático con lluvia y frío en invierno extremadamente variables. Evalúan entre otros parámetros el diámetro de los vasos xilemáticos, la longitud de los elementos de vaso y la conductividad hídrica estimada por unidad de área foliar. Citan que su estudio arrojó correlaciones significativas entre las características de la estructura xilemática y la precipitación registrada. En *Q. Cocifera*, el diámetro máximo de sus vasos de xilema, el largo de dichos elementos de vaso y la conductividad específica foliar se incrementó con la lluvia, mientras que la densidad en vasos xilemáticos disminuyó. Por su parte para *Q. Ilex*, el diámetro de los vasos disminuyó y el área foliar total incrementó con la precipitación. Para *Q. faginea*, las mismas variables no mostraron tendencias significativas. Dichos resultados sugieren que tanto la sequía

como la temperatura mínima de invierno controlan las respuestas del xilema de tallo de las especies siempre verdes. *Q. faginea* no mostró características significativas en respuesta a la precipitación, probablemente porque esta especie se caracteriza por desarrollar sistemas radicales profundos, los cuales sabemos son importantes en el control de la disponibilidad de agua. *Q. Coadifera* exhibió, en respuesta a la aridez, un ajuste a nivel de xilema al reducirse la capacidad de transporte hídrico debido a una disminución del diámetro de los vasos xilemáticos sin un cambio en la estructura del tejido o el número de hojas. *Q. ilex* ajustó su capacidad de flujo hídrico en forma paralela con el área foliar.

*Quercus suber* es una especie siempre verde, de carácter xerofítico, crece sobre estratos silíceos y se distribuye al este del Mediterráneo, además es bien conocido por su utilización en la producción de corchos. Caritat *et al.* (2000), analizan las series de anillos en el tallo de ***Quercus suber*** en relación a la precipitación mensual entre otros parámetros, encontrando una relación estrecha entre el ancho de los anillos del tallo y la precipitación, especialmente durante el otoño e invierno, por lo que señalan a la precipitación acumulada como un factor con más influencia en el crecimiento de los anillos de la corteza que la lluvia propia del periodo en curso. Debe señalarse que las repercusiones más serias sobre dicho crecimiento se presentan al elevarse la temperatura por arriba de los 28°C. Los investigadores concluyen que la precipitación ejerce una influencia positiva sobre el crecimiento del corcho y la sequía resulta un factor limitante.

### 6.3 Raíz.

Fort, *et al.* (1997), evalúan entre otros parámetros, el comportamiento radical de plántulas de ***Quercus robur*** en un sistema de raíces divididas en dos compartimientos con diferente disponibilidad de agua, siendo los tratamientos WW (ambos compartimientos regados), WD (la mitad de la raíz en riego y la otra en sequía), DD todo el sistema radical expuesto a déficit hídrico y RE (solo una mitad de la raíz). Observan que la biomasa radical total fue significativamente baja en los tratamientos WD, DD y RE con respecto a los tratamientos WW. Registraron una marcada disminución en el tratamiento DD, aunque la biomasa radical fue mayormente reducida en el compartimiento seco del tratamiento WD comparado con el tratamiento DD, mientras que en el compartimiento húmedo, la acumulación radical fue similar al tratamiento en riego WW.

Nardini, *et al.* (1998), evalúan conductancia hidráulica radical ( $K_R$ ) *in situ* durante tres meses (Mayo, Agosto y Noviembre de 1996), de plántulas de *Fagus sylvatica*, ***Quercus ilex***, ***Quercus suber*** y ***Quercus pubescens***, para relacionar el flujo hídrico radical con el índice ecológico continente/océano, de cuatro Bosques diferentes. La suficiencia del sistema radical para el buen suministro a las hojas, fue estimada dividiendo la conductancia hidráulica por la superficie de área foliar de las plántulas, obteniendo  $K_{RL}$ . En primavera  $K_{RL}$  fue mayor para *Fagus sylvatica* con respecto del resto de las especies, siendo menor para *Q. pubescens*. En todas las

especies se registró una marcada disminución antes del invierno, excepto para *Q. suber*, la cual mantuvo su  $K_{RL}$  aproximadamente constante durante el periodo de estudio. Cuando el total de la superficie de área foliar ( $A_L$ ) fue comparada con  $K_{RL}$  se pudo ver que la  $K_{RL}$  de *Q. pubescens* se incrementó de forma proporcional con  $A_L$ , mientras que  $K_{RL}$  de *Fagus sylvatica* fue inversamente relacionada con  $A_L$ . Lo anterior, al registrarse en verano para *Q. pubescens*, fue interpretado como ventajoso para esta especie (al estar adaptada a ambientes semiáridos) donde la raíz es capaz de suministrar agua eficientemente durante una situación adversa pudiendo así sostener el crecimiento de las hojas aún en verano. Estadísticamente no se encontró relación significativa del índice continental calculado para las cuatro especies estudiadas sobre la base de su distribución Europea. No obstante sus datos, señalan posibilidad de ser usados para futuras revisiones las cuales tengan por objetivo realizar una mejor interpretación del área de distribución típica de estas plantas.

Cavender y Bazzas (2000), reportan que durante sequía prolongada los árboles maduros de *Quercus rubra* fueron capaces de restaurar su potencial hídrico al transcurso de la noche, mientras que en plántulas y juveniles, el estrés hídrico se enfatizó cada vez más debido a la poca profundidad de las raíces de las plántulas al contar con la lluvia como única proveedora de agua. En contraste, los árboles maduros no son dependientes de la precipitación al poseer sus raíces mayor capacidad de impedancia mecánica de penetración de estratos profundos, de esta manera obtienen agua de los estratos más profundos para el divio de su demanda hídrica.

En este estudio observan que un cambio ambiental como lo es la sequía, tiene efectos diferentes de acuerdo con la edad de la planta, ambos en términos de la tasa de asimilación de carbono y el número de horas por día que la asimilación es posible.

La biomasa, la producción y la mortalidad de raíces finas de plántulas de *Quercus ilex* fue estudiada por López *et al.* (2001) por medio de la metodología de mini rizotróf. La biomasa de raíces finas presentó los valores más altos en otoño e invierno y los más bajos en primavera y verano. En verano, la producción de biomasa y mortalidad fueron los más bajos del año.

Gazd y Kubisque (2003), describieron la sensibilidad de raíces de plántulas de un año de edad de *Quercus pagoda* y *Quercus shumardii* a cambios de humedad ambiental, en relación a las características radicales iniciales y al tiempo de plantación. Reportan que la tasa de intercambio gaseoso fue significativamente relacionada con la proporción de la longitud de las raíces laterales con respecto al peso inicial del tallo (LRSR) durante periodos de disponibilidad hídrica y sequía; sin embargo la manera en la cual la longitud de las raíces laterales al tiempo de plantación afectan los patrones diurnos de intercambio gaseoso fue diferente entre especies. Durante el periodo de sequía *Quercus pagoda*, mantuvo sus estomas parcialmente cerrados, disminuyendo el potencial hídrico de medio día, mismo que fue recuperado hacia la tarde. *Q.*

*shumardi* durante el mismo periodo, presentó una recuperación total basada en la proporción de la conductancia estomatal y la tasa transpiratoria. La LRSR fue negativamente correlacionada con el intercambio gaseoso y el estado hídrico, sugiriendo que la pérdida excesiva de agua de plántulas con alto volumen radical puede afectar negativamente el vigor de éstas frente a la sequía. Debido a que el sistema radical de *Q. shumardi* resultó ser el más grande, sus plántulas desarrollaron una mayor y más favorable LRSR sosteniendo así un alta tasa de intercambio gaseoso (conductancia estomática y tasa transpiratoria) tanto en el periodo de sequía como en aquel con disponibilidad hídrica.

#### 6.4 ANÁLISIS DE RESULTADOS.

Tema	Especies	Resultados	Autor y Año
Hojas esderófilas	<i>Quercus ilex</i> y <i>Quercus dba</i>	Las especies de sitios secos mostraron una mayor LMA ( <i>Quercus ilex</i> aumenta 10% su grosor foliar, mientras que <i>Q. robur</i> , <i>Q. canalicans</i> , <i>Q. castanea</i> y <i>Q. rugosa</i> tiran sus hojas) y valores de potencial osmótico más negativos con respecto a las especies de sitios húmedos.	Richards y Lamont 1996
Morfología foliar	<i>Quercus coccifera</i> , <i>Q. ilex</i> y <i>Q. faginea</i>	Para la primera especie, no registran relación significativa entre la densidad, masa foliar y la precipitación. <i>Quercus ilex</i> mostró una menor área foliar, mayor grosor y masa foliar específica según aumentaba la precipitación en la zona, mientras que para <i>Quercus faginea</i> no registraron cambios foliares según la precipitación.	Castro-Diez et al. 1996
Características fenológicas.	<i>Quercus canalicans</i> , <i>Q. castanea</i> , <i>Q. crassipes</i> , <i>Q. rugosa</i>	Tiran sus hojas en épocas de mayor evapotranspiración y de déficit hídrico, como una medida de evasión a la sequía.	Olvera et al. 1997
Defoliación por herbívoros.	<i>Quercus robur</i> (plántulas)	Citan que la habilidad de las plántulas de <i>Quercus robur</i> es más afectada por la cantidad de carbohidratos reservados en la raíz que por un déficit hídrico, aunque éste último si afecta el peso foliar y por lo tanto las reservas de carbohidratos y la capacidad fotosintética. La sequía afecta su crecimiento radical, pero producen brotes grandes	Kulberg y Welander 2001
Parámetros morfológicos-	<i>Quercus ilex</i>	Registran un aumento del 10% en grosor y una reducción en la superficie foliar de 34% ,	Bussotti, et al. 2002

anatómicos		además de marcadas características de esclerofilia en los individuos creciendo en el sitio seco. El parénquima esponjoso en empalizada aumentó 20%.	
Diámetro de tallo	<i>Quercus alba</i> y <i>Quercus prinus</i> (adultos)	Observaron que incrementos en las tasas de respiración en primavera y verano de 1993 marcaron incrementos en la tasa de crecimiento excepto durante el periodo de sequía, cuando éste disminuyó a cero y la respiración aumento.	Edwards y Hanson 1996
Características del xilema.	<i>Quercus faginea</i> , <i>Quercus cocifera</i> y <i>Quercus ilex</i>	<i>Quercus faginea</i> , no mostró cambios significativos en respuesta a la precipitación. <i>Quercus cocifera</i> en respuesta a la aridez realiza un ajuste a nivel de diámetro de vasos de xilema, mientras que <i>Quercus ilex</i> ajustó su capacidad de flujo hídrico junto con su área foliar.	Villar-Salvador, et al. 1997
Incremento radial de tallo	<i>Quercus suber</i>	Registraron una relación estrecha entre la cantidad de precipitación y el ancho de los anillos del tallo, especialmente durante otoño e invierno.	Caritat, et al. 2000
Comportamiento radial.	<i>Quercus robur</i>	Registran una mayor biomasa radial en los tratamientos en riego, con respecto a los tratamientos de sequía.	Fort, et al. 1997
Conductancia hidráulica radial	<i>Quercus ilex</i> , <i>Quercus suber</i> y <i>Quercus pubescens</i>	<i>Quercus suber</i> , fue la especie que mantuvo estable su conductancia hidráulica radial a lo largo del periodo de estudio, mientras que para el resto de las especies, éste valor disminuyó marcadamente antes del invierno.	Nardini, et al. 1988
Raíz	<i>Quercus rubra</i> Plántulas y maduros	Los individuos adultos de <i>Quercus rubra</i> son capaces de restaurar su potencial hídrico gracias a su desarrollado sistema radial.	Cavender y Bazzos 2000
Biomasa radial	<i>Quercus ilex</i>	La mayor cantidad de biomasa radial se registró en otoño e invierno, y los más bajos en primavera y verano.	López et al. 2001
Características radicales e intercambio gaseoso.	<i>Quercus pagoda</i> y <i>Quercus shumardii</i>	Presentó un mayor sistema radial obteniendo así una mejor LRSR, en periodos de sequía y con disponibilidad hídrica. Reportan que el intercambio gaseoso se relaciona significativamente con la proporción de la longitud de raíces laterales.	Gazd y Kubisque, 2003

## 6.5 DISCUSIÓN.

Cada una de las especies analizadas en cuanto a características foliares, muestran respuestas propias. De manera general, resalta la esclerofilia como una respuesta ante las limitaciones hídricas. A este respecto, es *Quercus ilex*, quién en condiciones de estrés aumenta en un 10% su grosor foliar y disminuye en un 34% su superficie foliar, seguramente como una medida para disminuir el área de exposición solar. Por otra parte especies como *Quercus robur*, *Q. candicans*, *Q. castanea* y *Q. rugosa* no presentan adaptaciones foliares por déficit hídrico, su

respuesta consiste en tirar gran cantidad de hojas posiblemente para evadir la incidencia solar y la pérdida excesiva de agua. La estructura foliar de las especies esderófilas, frecuentemente esta relacionada con las condiciones ambientales en las que se desarrollan. Algunas de las características foliares de estas especies son: escasez de espacios intercelulares, mayor densidad del mesófilo y cutículas gruesas, además, estas especies son fotosintéticamente activas durante un largo periodo del año pero frecuentemente tienen bajas tasas de intercambio gaseoso.

Respecto a las respuestas de la raíz a la sequía, los estudios anteriores confirman que las plantas con sistemas radicales profundos, evitan la limitación de disponibilidad de agua sin depender de la lluvia estacional. *Quercus pubescens* y *Quercus ilex* se reportan como especies tolerantes al déficit hídrico, la primera debido a capacidad de mantener su conductancia radical relacionada con un aumento en su área foliar a pesar de condiciones de sequedad, y la segunda al no presentar cambios en la misma variable, permitiéndoles, a ambas especies, mantener el equilibrio hídrico interno. Además se reporta a *Quercus shumardii* como tolerante al estrés por un sistema radical profundo. El aumento de la biomasa radical, de acuerdo a lo anteriormente reportado, para las plántulas de *Quercus ilex* resultó favorecido por una baja temperatura, así como por una disminución de contenido hídrico del suelo, pero su mortalidad o disminución de biomasa radical fue aumentada por altas temperaturas en el suelo. Estos datos resultan importante, puesto que al pensar en realizar un el trasplante, deben de considerarse las características del mismo.

En lo que se refiere a los tallos de especies como *Quercus coccifera*, *Quercus ilex* y *Quercus suber*, la cantidad de agua disponible, influye en las características de su tallo, ya sea el diámetro de su tejido maderable o de los conductos xilemáticos. Cabe resaltar que las primeras dos especies muestran cambios como un aumento en el diámetro de xilema y en su flujo hídrico respectivamente en respuesta en la disponibilidad hídrica, sugiriéndose como candidatas, de acuerdo a dichos comportamientos, con posibilidades de establecimiento en sitios con suelos de bajo contenido hídrico. Un ejemplo de la importancia de conocer las respuestas de las especies forestales importantes a un nivel industrial es *Quercus suber*, que al encontrarse sometido a estrés, disminuye su diámetro de tallo y por lo tanto la cantidad de materia prima para la elaboración de corcho, producto de importancia comercial en la región del Mediterráneo.





## Capítulo 7.

# Efecto del Estrés Hídrico sobre los estados fenológicos del género *Quercus* sp.



## 7.1 SEMILLAS.

Como ya vimos, las semillas recalcitrantes se caracterizan por poseer altos niveles de humedad y una alta sensibilidad a la desecación, por consecuencia su viabilidad en almacenamiento es limitada. Diversos autores han sugerido que el incremento de la sensibilidad a la desecación en semillas recalcitrantes almacenadas, se debe a la iniciación de eventos asociados con la germinación y que puede ser análogo a la sensibilidad a la germinación de semillas de especies ortodoxas. Como parte de un modelo para identificar la conducta recalcitrante en semillas de diversas especies Farrant *et al.* (1996), resaltan la importancia de diferenciar entre la pérdida de volumen y la estructura hídrica, argumentando que la pérdida de volumen hídrico de las semillas recalcitrantes podría deberse a efectos sobre el metabolismo, lo que la llevaría a la desestabilización de estructuras subcelulares, incluyendo membranas, y por último a la pérdida de viabilidad (Finch-Savage, 1992).

Finch-Savage *et al.* (1992), estudian las respuestas de frutos, semillas y ejes embrionarios de ***Quercus robur*** con base a su conducta recalcitrante; adicionalmente reportan una diferencia en la tolerancia a la desecación entre ejes embrionarios y cotiledones de acuerdo con su contenido hídrico. Antes de iniciar con la experimentación los autores eliminaron las posibilidades de realizar una clasificación errónea de éstas al someter a diferentes regímenes de secado a semillas provenientes de cosechas prematuras, maduras y de almacenamiento comercial, lo anterior debido a que si se induce dormancia en las semillas al realizar alguna práctica inadecuada en su tratamiento, podrían confundirse como recalcitrantes; análisis del cual obtienen una relación lineal entre la prueba de viabilidad y el contenido hídrico de dichas semillas independientemente de la presencia del pericarpio, año de cosecha o tratamientos de secado, sus datos muestran que la pérdida de la viabilidad de las semillas es debido al daño por desecación, sin olvidar los efectos del envejecimiento de éstas durante el proceso de secado. Observan también que cuando las semillas son sometidas a tratamientos de secado rápido (20°C, 30% H.R.) pueden sobrevivir a bajos contenidos de humedad, lo anterior varía de acuerdo con el peso y tamaño de cada semilla. En lo que se refiere a los ejes embrionarios, observan que pueden sobrevivir a contenidos hídricos aún más bajos que las semillas intactas después de la remoción de los cotiledones cuando son sometidas a tratamientos de secado rápido con respecto de los que fueron secados lentamente que pierden la capacidad germinativa, aunque citan que no queda claramente establecido si la más alta sobrevivencia de los ejes embrionarios se debe al tratamiento de secado o a la ausencia de material cotiledonario.

Bonner, (1996) analizó las semillas de ***Quercus nigra*** para determinar si las diferentes tasas de desecación afectan la conducta recalcitrante de las mismas. Evaluó el contenido de humedad, y el porcentaje de germinación a tres niveles de desecación (alto, medio y bajo) y 24 y

40°C. Obtiene que el porcentaje de germinación disminuyó según la desecación en ambas temperaturas. Refiere que sus datos corroboran los resultados de otro autor (Tompsett, 1984), quién enuncia que la pérdida de viabilidad es independiente del nivel y método de desecación, aunque una temperatura de 40°C limitan dicho principio, porque a ésta temperatura se obtienen efectos no favorables como son el envejecimiento y la acción de microorganismos sobre las mismas. Colateralmente, la disminución de la germinación fue acompañada por un aumento significativo de aminoácidos, probablemente debido a la desnaturización de sus proteínas. Las semillas con un contenido hídrico entre 10 a 12% se consideraron en estado crítico. Con respecto a la conductividad eléctrica, el autor registró un aumento con respecto a la disminución de contenido hídrico pero este factor no fue considerado como indicador de la pérdida de viabilidad. Se consideró que un secado rápido y moderado a 27°C por 10 días son las condiciones favorables para una prueba de recalcitrancia en las especies de *Quercus*. La desecación de las semillas es considerada como un requisito para completar el ciclo de vida de las plantas superiores y es generalmente interpretado como una estrategia para facultar la supervivencia y de ésta manera asegurar la diseminación de las especies.

Velázquez *et al.* (1996), estudiando el porcentaje de germinación de semillas de *Quercus crassipes*, apuntan que las diferencias en el tamaño de la semilla entre las especies han sido relacionadas con condiciones ecológicas en las que las plantas se establecen, con especies de hábitat abiertos que tienen menor masa promedio que las especies de hábitat cerrados, entre otras. Las semillas grandes tienen mayor ventaja en ambientes competitivos cuando sus plántulas experimentan defoliación, sombra o estrés hídrico.

El procedimiento para almacenar semillas de especies de *Quercus* resulta de gran importancia, puesto que depende de éste la viabilidad de las mismas y por ende su capacidad germinativa. Semillas de *Quercus robur* pueden mantener su viabilidad cuando son sometidas a procedimientos de secado rápido, mientras que en las semillas de *Quercus nigra* su capacidad de germinación es disminuida, de acuerdo con el reporte, lo relacionan con una acumulación de aminoácidos debido a la desnaturización de sus proteínas. Por lo anterior, podemos darnos cuenta de que cada especie responde de manera diferente a las condiciones de almacenamiento. Sería adecuado revisar si dichas características influyen en la capacidad de establecimiento de las plántulas al momento de ser plantadas en un sitio determinado. No debe olvidarse el tamaño de la semilla como otro aspecto fundamental por su relación un mayor reservorio de carbohidratos hace más probable el establecimiento y sobrevivencia de la plántula.

## 7.2 Plántula.

Leiva y Fernández-Alés (1997), evaluaron, entre otros parámetros, el porcentaje y tiempo de emergencia del brote de *Quercus ilex* a partir de semillas crecidas en invernadero, provenientes de seis diferentes plantas madre. Los autores reportan que la progenie con un mayor porcentaje de emergencia (80-90%) también registró el menor tiempo de emergencia de brote (categoría de emergencia temprana); por su parte, la progenie con menor porcentaje de emergencia (43%), se registró como una categoría de emergencia tardía. El tiempo de emergencia de brote no presentó correlación significativa con el peso fresco/ peso seco de la semilla. La biomasa del grano, varió con la biomasa total de la plántula y con cada uno de sus componentes, es decir biomasa del tallo, raíz, foliar. La conductancia de vapor de agua por las hojas varió de acuerdo a la planta madre de la cual provenían correlacionando tanto con la proporción vástago raíz como con el área foliar total de las plántulas, pero no con la biomasa total de las plántulas. Solo uno de los seis árboles madre estudiados produjeron plántulas con una significativa proporción vástago/raíz, área foliar más pequeña, hojas más pequeñas, alta área foliar específica y tallos más cortos que las plántulas producidas por cualquier otro árbol madre quienes además presentaron una alta conductancia de vapor de agua 15 y 30 días después del periodo de sequía y un alto contenido hídrico foliar al final del experimento con respecto de las otras plántulas. De la misma forma como el área foliar determina, entre otros aspectos, diferencias en potencial hídrico y conductancia foliar entre las plántulas de diferentes especies expuestas a la sequía, la distribución relativa de la biomasa a raíces y brotes es un factor crucial en la estrategia de las plantas con relación al contenido de humedad. La proporción vástago/raíz varía entre las plántulas crecidas a lo largo de un gradiente natural de disponibilidad hídrica, a este respecto los autores citan que las diferencias en estrategia de las plantas en relación a la humedad no son exclusivas a especies o condiciones ecológicas, pero aplica a individuos de una población dada. Esta diversidad de las plantas a la respuesta a las condiciones de sequía puede jugar un papel muy importante en el enfrentamiento de cambios climáticos. Conducen que existe una importante variación en la biología reproductiva de las especies y también a nivel individual, por lo que las diferencias en la biomasa de grano las relacionan con una heterogeneidad micro ambiental, a diferencias genéticas o a la interacción entre ambos factores.

Las expresiones fenotípicas para características morfológicas han demostrado correlaciones genéticas relativamente buenas. En particular, la selección para características funcionales como la fotosíntesis pueden a menudo operar indirectamente vía correlaciones con otras características enfatizando la importancia de caracterizar dichos fenotipos como una función integrada del crecimiento, la morfología, la historia de vida y la fisiología de la planta (Arntz y Delph, 2001). Los estudios que miden una variedad de características a lo largo del fenotipo y comparan estas variaciones respecto a la adecuación, contribuyen a entender como la selección opera y como la

correlación de características evolutiva. A causa de que la plasticidad influye la tolerancia al ambiente, las distintas respuestas plásticas pueden contribuir a las diferencias que explican el rango de ambientes habitado por las especies.

Bonfil (1998), analiza los factores del ambiente sobre la capacidad de *Q. rugosa* para establecerse y sobrevivir en tres condiciones diferentes de una zona, encontrando que:

- a) existe un marcado efecto sobre las bellotas por roedores, aunque hay un número importante de semillas que sobreviven y se mantienen viables para germinar, dándose las condiciones adecuadas.
- b) la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas son más bajas en sitios perturbados, que en el borde o en el interior del bosque;
- c) Las causas de mortalidad de las plántulas son diferentes en cada sitio, destacando la condición de sequía en el sitio perturbado. En el borde del bosque se presenta la mayor supervivencia, y en el caso de una temporada de sequía extrema, adquiere una gran importancia, el microambiente que ocupan las plántulas, ya que se registra una mayor supervivencia en micrositios parcialmente sombreados, en comparación con aquellos sitios abiertos o totalmente sombreados.
- d) El borde de bosque presenta una correlación positiva entre tamaño de la semilla y supervivencia de las plántulas;
- e) Se encuentra también que el crecimiento de las plántulas es menor en el interior del bosque.

Löff y col. (1998) establecieron dos ensayos utilizando un herbicida (glyphosate) en una zona abierta y dentro de un bosque, el cual fue aplicado dejando, eliminando o mezclando con la capa de humus superficial. Posteriormente se sembraron plántulas de encino (*Quercus robur*). La cantidad de luz en los controles fue de 60% y 20% respecto a la luz solar para la zona abierta y dentro del bosque respectivamente. Se evaluó el efecto de los tratamientos por tres años encontrando que en todos los casos fue prevenido de forma similar el crecimiento de vegetación herbácea o arbustiva alrededor de los encinos permitiendo su establecimiento. Como el crecimiento de las plántulas, a pesar de las diferencias en cantidad de luz incidente fue el mismo, conduyeron que la luz no fue el factor clave en el control de su crecimiento. Los efectos combinados del contenido de agua y la intensidad de la luz pudieron influenciar el crecimiento del encino. De esta forma al medir el contenido de agua en el suelo dentro del bosque este fue mayor respecto al control sin herbicida. A su vez, en la zona abierta las plántulas fueron probablemente afectadas por estrés hídrico en general en todos los tratamientos que de acuerdo con las medidas de potencial hídrico foliar efectuadas, las plántulas parecieron más afectadas por estrés hídrico en esta. Con base en estos elementos se conduyó que en general, la preparación del sitio de establecimiento para disminuir la competencia es recomendada en la práctica forestal para mejorar el crecimiento

de plántulas de encino durante el proceso de regeneración. La razón principal estriba en que la vegetación adyacente al reducir el agua en el suelo pueden provocar la reducción en el crecimiento de los encinos.

Gratani, *et al.* (2003), analizan la plasticidad funcional y estructural de plántulas de *Q. ilex*, especie de raíces profundas ampliamente distribuida en la cuenca del Mediterráneo el cual exhibe una gran plasticidad fenotípica, característica que ha sido considerada como un indicador de adaptabilidad. Los resultados de este tipo de estudios pueden ser útiles para la selección de ecotipos tolerantes al estrés para programas de regeneración. En este trabajo se propuso la siguiente hipótesis: las bellotas procedentes de lugares secos tiene una resistencia intrínseca mayor a la sequía con respecto a las plántulas de bellotas procedentes de sitios menos extremos. Entre los resultados obtenidos, la tasa fotosintética expresada sobre la base de área foliar y temperatura fotosintética óptima estuvieron muy relacionados con las temperaturas de los lugares de procedencia de las bellotas. A su vez las plántulas procedentes de padres adaptados a condiciones con un período prolongado de sequía (localidad de Frassanito) exhibieron tasas fotosintéticas significativamente superiores (33%) a temperaturas de 31-33°C con respecto a las bellotas períodos de sequía no tan extremos. A su vez, la reducción de la pérdida de agua fue en función de la reducción del potencial hídrico permitiendo el mantenimiento de la eficiencia de uso de agua. Con referencia al índice de plasticidad fenotípica el cual fue calculado como la diferencia entre el valor medio mínimo y máximo dividido por el valor medio máximo para cada característica morfológica y fisiológica este aumentó en las bellotas procedentes de condiciones favorables (localidad de Castelporziano) y decreció en ambientes no tan favorables incluyendo especialización de acuerdo a la procedencia (localidad de Frassanito condiciones de sequía y Nago condiciones frías). Ello determinó una mayor eficiencia fisiológica en la respuesta a factores estresantes específicos. Los resultados de este estudio indican que las plántulas de *Q. ilex* de distintas procedencias y creciendo en un espacio común están caracterizadas por atributos adaptativos potenciales como una expresión del clima de su sitio de origen. Las plántulas de bellotas provenientes de sitios más secos presentaron mayor tolerancia a la sequía con una mayor eficiencia de uso de agua cuando fueron sometidas a temperaturas altas. (10% más que las otras plántulas). Adicionalmente, tuvieron la menor reducción en la tasa fotosintética y el mejor estatus hídrico foliar. A su vez también mostraron la más alta sensibilidad estomática a los cambios de potencia hídrico (es decir se ajustaron a la sequía para un mayor control de la transpiración) permitiendo un mayor CRA al compararlo con las otras bellotas. Las características estructurales en Frassanito al presentar una más alta proporción grosor de células en el parénquima empalizada / células del mesófilo a medida que se reducía el área foliar y la reducción del área foliar en respuesta al frío son prueba del valor adaptativo de estos ecotipos. En conclusión, Frassanito resultó ser un ecotipo con un alto potencial para programas de restauración en áreas más áridas.

Asbjornsen *et al.* (2004), realizaron un estudio sobre claros menores de 1 Ha, mayores de 1 Ha en una zona muy fragmentada y una zona de referencia con un grado mínimo de alteración. Cada área fue estratificada a 4 micrositios a lo largo de un transecto a partir del centro del claro. Las especies utilizadas en este estudio fueron *Dodonea viscosa* (especies arbustivas sucesional primarias), *P. oaxacana* (especie arbórea sucesional media), *Q. acutifolia* y *Q. castanea* (especies arbóreas sucesionales tardías). Las plántulas fueron monitoreadas cada seis meses (en tiempo de lluvias y de secas) midiendo variables como número y longitud de hojas, altura de la planta, producción de yemas, senescencia, abscisión foliar y mortalidad. Al cabo de dos años se cosecharon las plántulas para medir potencial hídrico al amanecer, área foliar, así como la distribución de biomasa (raíz, y vástago). Entre los resultados obtenidos, determinaron en términos generales que las especies sucesionales tempranas presentaron mayores tasas de crecimiento, seguidas de *Pinus oaxacana* y por último, las dos especies de encino aunado también a una mayor tasa de mortalidad. La producción de biomasa de todas las especies fue significativamente mayor en plántulas creciendo en micrositios abiertos.

Los encinos tuvieron la más baja biomasa y los arbustos la más alta a lo largo de los micrositios analizadas. En las especies de encino fue donde se acumuló la mayor cantidad de biomasa en la raíz (58-77%) y la menor en hojas (4.9.- 18%) comparada con las otras especies. El área individual de las especies de encino fue la menor (1.6–2.9 cm), intermedio para *D. viscosa* (3.6–5.1 cm) y mayor para *R. virens* (5.7–13.5 cm). Para todas las especies el área foliar mayor se registro dentro del bosque y de forma inversa la biomasa foliar fue observada en micrositios abiertos donde la más alta fue en *Q. Acutifolia* (35.3 mg/cm), seguido de *R. virens* (24.9 mg/cm), *Q. castanea* (20.8 mg/cm) y *D. viscosa* (15.3 mg/cm). Los encinos exhibieron una abrupta caída en biomasa foliar asociada a su alta mortalidad en los otros micrositios. El número de hojas en sitios abiertos en ambas especies de encino aumentaron de forma significativa durante los años con mayor precipitación. El número total de hojas senescentes fue mayor en micrositios abiertos y en zona de arbustos aumentados durante la estación seca.

Tanto la biomasa total como la mortalidad en encinos aumento progresivamente desde el bosque hasta los micrositios abiertos siendo más pronunciada durante las sequías *Q. castanea* y *Q. acutifolia* presentaron a partir del segundo año los más altos porcentajes de mortalidad (53% y 37%) seguido de *Pinus oaxacana* (35%), *D. Viscosa* y *R virens* (13 y 3 %).

El potencial hídrico edáfico determinado en los sitios de crecimiento de *Q. acutifolia* y *Q. castanea* s (4.0 y 3.8 MPa, respectivamente) se podría asociar a la alta mortalidad observada en estas especies. La respuesta fisiológica de las plántulas a la disponibilidad de humedad en el suelo como reflejo del  $\Psi_{pd}$  varió de forma significativa entre especies de la forma siguiente: *Q. castanea* (3.75 MPa), *Q. acutifolia* (3.89 MPa), *R. Virens* (3.14 MPa) y *D. Viscosa* (2.85MPa) y *Pinus*



*oaxacana* (2.21 MPa). Al comparar micrositios abiertos con el bosque para pinos y encinos no se observaron diferencias al compararlos. Ello no fue así para *D. viscosa* y *R. Virens* quienes presentaron diferencias significativas entre ambas categorías de micrositios al registrar valores menores (-3.50 y -3.36 MPa, respectivamente) dentro del bosque comparado con los micrositios abiertos (-2.37 y -2.93 MPa). Diferencia posiblemente debido a la limitada disponibilidad de agua a poca profundidad en el bosque como resultado de las altas tasas de incorporación de agua y evapotranspiración por parte de los árboles maduros.

Todo ello sugiere que las relativas altas tasas de crecimiento puede ser una desventaja bajo una condición de limitación de recursos especialmente durante períodos de sequía. Por su parte, la similitud de  $\bullet$  pd en plántulas de encino en bosque y en micrositios abiertos combinado con la alta mortalidad en estos últimos sugiere que otras causas además de la disponibilidad de agua del suelo como por ejemplo un alto déficit de presión de vapor atmosférico y poco control estomático pudieron haber contribuido al estrés fisiológico en sitios abiertos. Debido a sus hojas pequeñas y baja tasa de crecimiento, *Q. castanea* mostró ser más resistente a la sequía. *Q. acutifolia* presentó una tasa mayor de sobrevivencia. Ambas especies translocaron la mayor biomasa a la raíz con respecto al vástago lo cual es consistente con una estrategia adaptativa de especies de encino xéricas. *Q. acutifolia* observó una más alta tasa de crecimiento posibilitando una mayor biomasa y longitud radical y un aumento en su capacidad de incorporación de agua durante el segundo año de sequía. De forma general las diferencias en crecimiento entre especies de zonas secas y húmedas se ha encontrado son más acusadas respecto a plántulas y árboles de más edad. En contraste, la mortalidad de plántulas de arbustos no varió de forma significativa en el borde del bosque o en respuesta a una sequía severa lo cual puede ser explicado por sus capacidades diferenciales para acceder a una humedad edáfica limitada. Aunque los encinos son considerados como una de las especies más tolerantes a la sequía, las raíces relativamente pequeñas y poco profundas en sus fases iniciales de crecimiento podrían haber confinado la incorporación de agua al estrato superior donde la humedad es baja especialmente en los micrositios abiertos. Los pocos encinos que fueron capaces de sobrevivir en el entorno abierto produjeron más biomasa total respecto a la producida tanto en el borde como dentro del bosque lo cual pareció corroborar la noción de que para su sobrevivencia habrían desarrollado un sistema radical suficiente para abastecerse de agua y así beneficiarse de la elevada disponibilidad de luz. A su vez, la gran sobrevivencia observada en pinos y encinos dentro del bosque y zona de arbustos se podría relacionar con el papel facilitador de los árboles maduros sobre la regeneración de las plántulas.

Los encinos son dependientes de perturbaciones cuyas plántulas crecen a menudo más en espacios abiertos dados en áreas de arbustos o bosques (Quintana-Ascencio et al. 1992) donde el factor limitante para la regeneración con el aumento de la fragmentación del hábitat como resultado de la remoción de la cobertura vegetal puede ser la dispersión de las bellotas o la

ausencia de vectores efectivos. La interacción entre las condiciones microclimáticas y la sequía puede controlar fuertemente los patrones de regeneración en los cuales los arbustos oportunistas de más rápido crecimiento pueden determinar el éxito de establecimiento de otras especies. Aunque las plántulas de encino pueden sobrevivir en el bosque por largos períodos, la regeneración a largo tiempo requiere de altas condiciones de luminosidad propias de sitios más abiertos. En este estudio se concluye que la regeneración de encinos y pinos puede facilitarse en entornos de borde del bosque donde la presencia de árboles y arbustos maduros pueden dividir las condiciones de sitios al proveer de sombra, evaporación reducida y disponibilidad de agua superficial. El cambio hacia un mayor establecimiento de áreas de arbustos en paisajes fragmentados en el sureste de México, puede evitar la regeneración de encinos. Las acciones diseñadas para aumentar la resistencia de ecosistemas de encinos tropicales de tierras altas debe incluir el trasplante de encinos y pinos con un sistema radical bien desarrollado en el borde y sitios abiertos.

En lo que se refiere a la **floración** de los encinos y de acuerdo a la revisión de literatura realizada, solo podemos citar el estudio de Vargas *et al.* (1997), en el cual describieron etapas fenológicas de *Quercus candicans*, *Q. castanea*, *Q. crassipes* y *Q. rugosa*, mismas que coexisten en Manantlán Jalisco, México estudio en el cual reportan que la floración de las cuatro especies se presenta en tiempos distintos: *Q. candicans* floreció de enero a marzo, *Q. castanea* y *Q. rugosa* florecieron de marzo a mayo y *Q. crassipes* en abril, presentando el mayor número de flores en el mes de marzo para las primeras tres especies citadas. Se observó claramente la inexistencia de un patrón de coincidencia en las etapas fenológicas, posiblemente debido a factores intrínsecos de las especies (genéticos) asociados con factores ambientales. Los autores citan que la producción de flores en los encinares así como la liberación y dispersión de polen, son principalmente reguladas por las temperaturas elevadas. Las cuatro especies florecen durante la estación seca; por otra parte, *Q. candicans* y *Q. rugosa*, presentan requerimientos de humedad para la fructificación, mientras que *Q. crassipes* y *Q. castanea*, florecen en temporadas con menos humedad y fructifican en periodo de sequía. Por lo anterior concluyen que el patrón fenológico seguido por las especies evaluadas está asociado al tipo de hábitat de desarrollo en estrecha dependencia de los periodos estacionales, principalmente influenciados por la precipitación y la temperatura.

Aunque el estudio de los periodos de floración de las especies forestales, en este caso de *Quercus*, resulta de gran importancia al permitir conocer aspectos importante del ciclo fenológico, atributos de tolerancia o evasión a condiciones de estrés hídrico, la capacidad de producción de grano, entre otros aspectos, al revisar el material bibliográfico disponible sólo se encontró, referente a la floración de encinos, el estudio arriba citado. Con base en tal circunstancia, podemos darnos que los investigadores se han enfocado al estudio de múltiples variables en respuesta del

déficit hídrico, de las diferentes especies del género *Quercus*, teniendo en primera instancia como objeto de estudio a la etapa de plántula y el árbol maduro en segundo lugar. Lo anterior podría deberse a que la preocupación principal de los fisiólogos dedicados al estudio de las especies forestales ha sido dirigida, por lo menos en el periodo de tiempo revisado (de 1990 a la fecha), a la reforestación de zonas degradadas, así como a la ubicación de cuales son las especies de encino que tienen mayor capacidad de sobrevivencia y establecimiento, ya sea por estrategias de adaptación o por factores intrínsecos de cada especie.

### 7.3 ANÁLISIS DE RESULTADOS.

Tema	Especies	Resultados	Autor y Año.
Semillas y ejes embrionarios de acuerdo a su conducta recalcitrante	<i>Quercus robur</i> .	Las semillas sobreviven con bajos contenidos de humedad al ser sometidas a secado rápido, mientras que los ejes embrionarios sobreviven con contenidos de humedad aún más bajos.	Finch-Savage <i>et al.</i> 1992
Semillas y % de germinación de acuerdo a su conducta recalcitrante	<i>Quercus nigra</i>	Observan que el porcentaje de germinación disminuye de acuerdo al nivel de desecación y de la temperatura, además las semillas tratadas a temperaturas de 40°C, mostraron un mayor contenido de aminoácidos por desnaturización de proteínas.	Bonner, 1996
Germinación de las semillas	<i>Quercus crassipes</i>	Las diferencias en tamaño se relacionan con las características ecológicas del sitio en el cual las plantas se establecen, y las semillas grandes tienen mayores posibilidades de germinar aún al atravesar por periodos de estrés hídrico.	Velázquez <i>et al.</i> 1996
Porcentaje y tiempo de emergencia de brote	<i>Quercus ilex</i>	Citan que el tiempo de emergencia de brote no correlaciona con la peso fresco/peso seco de la semilla y que la distribución relativa de la biomasa a raíces y brotes es un factor crucial en la estrategia de las plantas relacionada con la heterogeneidad ambiental, a diferencias genéticas o a la interacción entre ambos factores.	Leiva y Fernández-Alés 1997.
Establecimiento y sobrevivencia	<i>Quercus rugosa</i>	Observa que la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas son más bajas en sitios perturbados, que en el borde o en el interior del bosque; además de que las causas de mortalidad de las plántulas son diferentes en cada sitio, destacando la condición de sequía en el sitio perturbado.	Bonfil, 1998
Crecimiento y establecimiento en áreas tratadas con herbicida	<i>Quercus robur</i>	Observan que en todos los casos fue prevenido de forma similar el crecimiento de vegetación herbácea o arbustiva alrededor de los encinos permitiendo su establecimiento.	Löff <i>et al.</i> 1998
Plasticidad funcional y estructural de plántulas	<i>Quercus ilex</i>	Los resultados indican que las plántulas de distintas procedencias y creciendo en un espacio común están caracterizadas	Gratani <i>et al.</i> 2003

		por atributos adaptativos potenciales como una expresión del clima de su sitio de origen.	
Adaptación y Supervivencia	<i>Quercus acutifolia</i> y <i>Quercus castanea</i>	En sitios abiertos la biomasa foliar fue mayor en <i>Q. acutifolia</i> , mientras que en otros sitios, experimentaron una abrupta caída foliar asociada a una alta mortalidad. Ambas especies acumularon mayor biomasa y longitud radical, aunque <i>Quercus castanea</i> predijo ser más resistente a la sequía respecto a <i>Q. acutifolia</i> por poseer hojas más pequeñas y presentar una baja tasa de crecimiento.	Asbjorsen <i>et al.</i> 2004

#### 7.4 DISCUSIÓN.

Los datos citados en la tabla anterior, muestran que las características de las semillas, en cuanto a tamaño y contenido de humedad se refiere, tienen gran influencia en el establecimiento y crecimiento de las plántulas que producen. En el caso de las semillas de *Quercus crassipes*, cita Velázquez y colaboradores en 1996, que depende de su tamaño la posibilidad de atravesar por un periodo de escasez de agua exitosamente. Para *Quercus robur*, reportan que mantienen su viabilidad al ser sometidas a secado rápido, mientras que para *Quercus nigra* puede un tratamiento de 40°C de temperatura ocasionar desnaturalización de proteína y perder la viabilidad, además de facilitar el crecimiento de microorganismos. De acuerdo Leiva y Fernández-Alés 1997 y Gratani *et al.* 2003, las semillas de *Quercus ilex* utilizan como estrategia la distribución relativa de la biomasa a raíces además, citan que las características intrínsecas de las mismas, van de acuerdo a las características climáticas del sitio del cual provienen, atributos trascendentes, pues hay que tomar en cuenta el sitio del cual son originarias para poder hipotetizar respecto a las posibilidades de establecimiento de las semillas en un sitio determinado. Las plántulas *Quercus rugosa*, muestran una baja posibilidad de establecimiento y supervivencia en sitios con déficit hídrico. Motivo por el cual, de tomarse en cuenta para reforestación, tendría que buscarse un sitio en las orillas del bosque, para obtener de éstas condiciones de sombra y humedad necesarias para su establecimiento. *Quercus castanea*, es reportada como especie tolerante a la sequía por acumular en mayor biomasa y longitud radical en condiciones de estrés hídrico.

**Capítulo 8.**  
**Expresión genética y estrés hídrico**  
**en el género *Quercus* sp.**



## 8.1 SECUENCIAS CODIFICANTES DE OSMORREGULADORES.

La variación genética ha sido efectivamente explotada para cubrir la demanda de recursos maderables, puesto que se han logrado grandes incrementos en producción de madera a partir de combinaciones de selección parental, selecciones clones e hibridación interespecífica.

La falta de investigaciones donde se hiciese referencia expresa a la evaluación por ejemplo de prolina, betaina o glicina-betaina en *Quercus*, llevó a la búsqueda de secuencias de nucleótidos, proteínas o genes involucrados como intermediarios u osmoprotectores específicamente asociados con endino y reportados en la base de datos Blast en la cual, se encontró lo siguiente:

- a) Proteína similar a betaina dehidro deshidrogenasa en *Quercus robur* numero de acceso AAR16528.1.
- b) Gen de proteína similar a betaina dehidro deshidrogenasa en *Quercus robur* numero de acceso AY438657.1
- c) Proteína similar a osmotina detectada en *Quercus robur* numero de acceso CAC22342.1
- d) En cDNA respecto a cultivo de células de *Quercus petraea* estresadas osmóticamente se encontró similitud con una secuencia de betaina dehidro deshidrogenasa presente en *Amaranthus hypochondriacus*. numero de acceso CF369274.1.

<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/>

Es necesario conocer los componentes del ambiente en que la planta crece antes de realizar cualquier intento por desarrollar variedades de plantas mejor adaptadas, ya que las respuestas de las plantas a la tensión hídrica dependen hasta cierto punto del tipo y la profundidad del suelo debido a que de acuerdo a la textura de éste va a ser la retención de humedad que posea. (Parsons, 1978). Por lo anterior, la atención del mundo se ha centrado en plantaciones de árboles genéticamente manipuladas para obtener árboles forestales de rápido crecimiento en espacios cerrados a partir de prácticas intensivas de cultivo. Las variaciones genéticas en crecimiento y desarrollo de árboles de bosque difieren entre las especies y plantas individuales, además, son particularmente evidentes en especies con una población grande: Esto porque el número de nuevas mutaciones en cada generación incrementa con el tamaño de la población; la tasa de tendencia genética que varía inversamente con el tamaño de la población y la variación ambiental generalmente se incrementa con el rango geográfico de las especies.

Se considera como un axioma que el crecimiento y productividad de una planta desarrollada en condiciones de falta de agua, será menor cuando su desarrollo ocurre con amplios suministros de humedad en el suelo; por lo tanto, no es posible obtener inmunidad biológica contra los efectos de la sequía. Sin embargo, por medio del mejoramiento de las plantas tal vez sea posible desarrollar cierto grado de tolerancia a estos.

## CONCLUSIONES FINALES.

La deforestación en los bosques de nuestro país aumenta día con día, esto como consecuencia de las intensas actividades resultado del aumento de las poblaciones, con el fin de obtener productos forestales y sitios adecuados para el establecimiento de zonas agrícolas y ganaderas. Considerando que los procesos de deforestación y degradación de los bosques de México, se hace entonces necesaria la realización de acciones para lograr la restauración de los mismos, entre las cuáles incluyen el buen uso, manejo y protección de las distintas áreas que han sido perturbadas.

Son innumerables las campañas de reforestación emprendidas, sin embargo, después de que las plántulas son establecidas en el sitio a restaurar, pocas veces se realizan seguimientos para asegurarse de haber logrado su cometido, además de que no son mantenidas en cuanto a aporte hídrico y de nutrientes se refiere. En la mayoría de los casos, al planear la selección de la especie utilizada para la restauración, en ocasiones se elige de acuerdo al volumen de semillas germinadas y plántulas producidas en condiciones de invernadero, mismas que no necesariamente tendrán la mejor interacción por ausencia de estudios de plasticidad acerca de su capacidad adaptativa a nuevos ecosistemas.

Varias de las especies de encino han sido reportadas por los investigadores especialistas en fisiología vegetal como tolerantes a condiciones de estrés hídrico. Tal circunstancia podría resultar prometedora por su potencial como género con una amplia utilización industrial a nivel internacional, mismo que podría ser lograda a nivel nacional, a partir del conocimiento integral de las especies y del entorno natural al cual pertenecen.

A partir del análisis realizado tenemos, en primera instancia, que cada una de las diferentes especies del género *Quercus* poseen capacidades intrínsecas para responder a condiciones de estrés hídrico, por ejemplo *Quercus macrolepis* y *Quercus pubescens* pueden mantener su equilibrio hídrico interno por un control estomacal eficiente, además de un mantenimiento de la conductancia hídrica radical sustentado en un eficiente uso de agua.

Especies como *Quercus petraea*, *Q. rubra*, *Q. ilex*, *Q. macrocarpa*, *Q. elipsodalis*, *Q. robur* y *Q. prinus*, presentaron características importantes en cuanto a la eficiencia fotosintética que poseen ante limitaciones hídricas. De forma particular *Quercus petraea*, manifestó características importantes en relación a los altos contenidos de clorofila que le confieren capacidades de mayor aprovechamiento de la incidencia solar a pesar de la humedad disponible. *Quercus prinus* es

citada por su propiedad de desplegar un importante ajuste osmótico; por otro lado *Quercus alba* se reporta como una especie que logra su estabilidad hídrica interna a través de la acumulación ácido abscísico (ABA).

Una más de las respuestas de especies como *Quercus robur*, *Q. candicans*, *Q. castanea* y *Q. rugosa* es la defoliación, es decir, desprenden sus hojas en periodos de déficit hídrico para evadir y/o disminuir la incidencia de la luz solar reduciendo así la pérdida de agua vía transpiratoria.

Cabe resaltar que de el total de especies estudiadas en las investigaciones aquí reportadas, *Quercus ilex* fue la especie que sumó la mayor cantidad de características de tolerancia al estrés hídrico, entre las cuáles se encuentran: capacidad fotosintética, fijación de CO<sub>2</sub>, conductancia hídrica radial continua, alta producción de biomasa radical, disminución de diámetro de conductos xilemáticos y engrosamiento de tejido foliar. Las características fisiológicas de dicha especie le propician el ser una candidata con buenas expectativas de establecimiento en áreas para reforestar. Desafortunadamente de acuerdo a Romero (1993), *Quercus ilex* no se encuentra reportada entre las especies de los bosques de México. Considerando lo anterior, si se tiene la intención de probar a este encino en un proyecto de restauración de áreas degradadas en nuestro país, tendría que hacerse un estudio más específico acerca de sus patologías o tipos de insectos con los que se relaciona, o bien, realizar estudios sobre las respuestas de los encinos mexicanos a condiciones de estrés hídrico y buscar características similares a las que presenta *Q. ilex* como indicador de especie tolerante antes de pensar en su introducción, inicialmente para estudios en condiciones de invernadero.

Para realizar una buena selección de especies para la restauración de los sistemas forestales en México, además de conocer sus características de crecimiento en función las características climáticas y topográficas a lo largo de gradientes altitudinales y longitudinales, se requiere de un bagaje suficiente de información sobre su biología y ecología, de manera que ello permita la identificación de sus limitaciones de establecimiento en dichos ecosistemas. Por lo anterior, el estudio de las condiciones ambientales en las que crecen, las respuestas, capacidades de adaptación y crecimiento de dicha especie en áreas con baja disponibilidad hídrica y alta incidencia solar, fundamenta la necesidad de dar valor diagnóstico a los estudios encaminados a la inducción de proyectos institucionales, es decir con apoyo gubernamental para la restauración forestal.



## REFERENCIAS.

- Asbjornsen, H.; Vogt, K. A.; Ashton, M. S. 2004. Synergistic responses of oak, pine and shrub seedlings to edge environments and drought in a fragmented tropical highland **oak** forest, Oaxaca, Mexico. *Forest Ecology and Management*. 192:313–334.
- Asanmaa, K., Söber, A., Hartung, W., Niinemets, Ü. 2002. Rate of stomatal opening, shoot hydraulic conductance and photosynthetic characteristics in relation to leaf abscisic acid concentration in six temperate deciduous trees. *Tree physiology*. 22:267-276.
- Auge, R. M., Moore, J. L. 2002. Stomatal response nonhydraulic root-to-shoot communication of partial soil drying in relation to foliar dehydration tolerance. *Environmental and Experimental Botany*. 47:217-219.
- Azcon, J. B., Tidon, M. 1993. *Fisiología y Bioquímica vegetal*. Ed. Interamericana-Mc Graw Hill. Madrid España. Pp. 650
- Bárcenas, P. G. 1985. Estado actual de conocimiento de la madera de **Encino**. II Seminario Nacional sobre utilización de Encinos. Mesa 4. Guadalajara Jalisco. Pp.238-276.
- Bean M-S y Bartsch, N. 2003. Early seedling growth of pine (*Pinus densiflora*) and oaks (*Quercus serrata*, *Q. mongolica*, *Q. variabilis*) in response to light intensity and soil moisture. *Plant Ecology* 167: 97–105.
- Bonfil, S. C. (1998) The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Quercus laurina* (Fagaceae) *American Journal Botany*. 85: 79
- Bonner, F. T. 1996. Responses to Drying of Recalcitrant Seeds of *Quercus nigra* L. *Annals of Botany*. 78:181-187
- Bray, A. E. 1997. Plant responses to water deficit. Elsevier Science. 2(2):48-53.

- Bussotti, F., Bettini, D., Grossoni, P., Mansuino, S., Nibbi, R., Soda, C., Toni, C. 2002. Structural and functional traits of **Quercus ilex** in response to water availability. *Environmental and Experimental Botany*. 47:11-23
  
- Caritat, A., Gutiérrez, E., Molinas, M. 2000. Influence of weather on cork-ring width. *Tree Physiology*. 20:893-900
  
- Castro, D. P., Villar, S. P., Pérez, R. C., Maestro, M. M., Montserrat, M. G. 1997. Leaf morphology and leaf chemical composition in three **Quercus** (Fagaceae) Species along a rainfall gradient in NE Spain. *Trees*. 11:127-134.
  
- Castro, D. P., Villar, S. P., Pérez, R. C., Maestro, M. M., Montserrat, M. G. 1997. Stem xylem features in three **Quercus** (Fagaceae) species along a climatic gradient in NE Spain. *Trees*. 12:90-96.
  
- Castro-Díez, P., Villar-Salvador, P., Pérez-Rantomé, C., Maestro-Martínez, M., Montserrat-Martí, G. 1997. Leaf morphology and leaf chemical composition in three **Quercus** (Fagaceae) species along a rainfall gradient in NE Spain. *Trees*. 11:127-134.
  
- Cavender-Bares, J., Bazzaz, F. A. 2000. Changes in drought response strategies with ontogeny in **Quercus rubra**: implications for scaling from seedlings to mature trees. *Oecologia*. 124: 8-18.
  
- Christiansen, M. N., Lewis, Ch. F. 1987. Mejoramiento de plantas poco favorables, México, Noriega Limusa. Pp 211-254.
  
- Carcuera, L., Camarero, J. J., Gil-Pelegrín, E. 2002. Functional groups in **Quercus** Species derived from the analysis of pressure-volume curves. *Trees*. 16:465-472.
  
- Damesin, C., Rambal, S., Joffre, R. 1997. Between-tree variations in leaf  $\delta^{13}C$  of **Quercus pubescens** and **Quercus ilex** among Mediterranean habitats with different water availability. *Oecologia* 111:26-35.

- Davis, M. A., Wrage, K. J., Reich, P. B., Tjoelker, M. G., Schaeffer, T., Muermann, C. 1999. Survival, growth and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecology*. 145:341-350.
- Devlin, M.R. 1980 *Fisiología Vegetal*. Ediciones Omega S.A. Barcelona España. Pp. 517.
- Drexhage, M., Huber F., Colin, F. 1999. Comparison of radial increment and volume growth in stems and roots of *Quercus petraea*. *Plant and Soil*. 217: 101-110.
- Edwards, N. T., Hanson, P. J. 1996. Stem respiration in a closed-canopy upland oak forest. *Tree Physiology*. 16:433-439.
- Epron, D. and Dreyer, E. 1993. Long-term effects of drought on photosynthesis of adult oak trees (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L. in a natural stand. *New Phytol*. 125:382-389.
- Epron, D., Dreyer, E., Breda, N. 1992. Photosynthesis of oak trees (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl) during drought under field conditions: diurnal course of net CO<sub>2</sub> assimilation and photochemical efficiency of photosystem II. *Plant Cell* 15:809-820.
- Faria, T., Silvério, D., Breia, E., Cabral, R., Abadía, A., Pereira, J. S., Chaves, M. M. 1998. Differences in the response of carbon assimilation to summer stress (water deficits, high light and temperature) in four Mediterranean tree species. *Physiology Plantarum*. 102:419-428.
- Finch-Savage, W. E. 1991. Embryo Water Status and Survival in the recalcitrant Species *Quercus robur* L.: Evidence for a Critical Moisture Content. *Journal of Experimental Botany*. 43 (250):663-669
- Flores, R. J. L. 1972. Notas del Simposium sobre Endinos colorados en Margentawn, West. Virginia. México y sus Bosques. México, D.F. 6:19-24.
- Fort, C., Fauveau, M.L., Muller, F., Label, P., Granier, A., Dreyer, E. 1997. Stomatal conductance and root signaling in young oak seedlings subjected to partial soil drying. *Tree Physiology* 17:281-289.

- Fotelli, M. N., Radoglou, K. M., Constantinidu, H-I. A. 2000. Water stress responses of seedlings of four Mediterranean **oak species**. *Tree Physiology*. 20: 1065-1075.
- Gazd, R. M., Kubiske, M. E. 2004. Influence of Initial root length on physiological responses of **cherry oak** and **shumardii oak** seedlings to field drought conditions. *Forest Ecology and Management* 189:295-305
- Gebre, G. M., Tschaplinski, T. J., Shirshac, T. L. 1998. Water relations of several hardwood species in response to throughfall manipulation in an upland **oak** forest during a wet year. *Tree Physiology*. 18: 299-305
- Gratani L., Pesali P. y Crescente M. F. 1998. Relationship between photosynthetic activity and chlorophyll content in isolated **Quercus ilex** L. tree during the year. *Photosynthetic* 35(3):445-451.
- Gratani, L., Meneghini, M., Pesali, P., Crescente M. F. 2003. Structural and functional plasticity of **Quercus ilex** seedlings of different provenances in Italy. *Trees* 17:515–521
- Hare, D. P., Cress, A. W., Vanstaden, J. 1998. Dissecting the roles osmolyte accumulation during stress. *Plant Cell and Environment*. 21:235-553.
- Jose, L. M., Fernández- Alés, R. 1998. Variability in seedling water status during drought within a **Quercus ilex** subsp. *Ballota* population, and its relation to seedling morphology. *Forest Ecology and Management*. 111:147-156
- Kramer, J.P.1989. Relaciones hídricas del suelo y la planta. Ed. Harla. México Pp 393-443.
- Leuschner Ch., Bokes, K., Hertel, D., Schipka, F., Schmitt, U., Terborg, O., Runge, M. 2001. Drought responses at leaf, stem and fine root levels of competitive *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. Trees in dry and wet years. *Forest Ecology and Management*. 149:33-46.
- Lof, M.; Gemmel, P.; Nilsson, U. Y Welander, N.T. 1998. The influence of site preparation on growth in **Quercus robur** L. Seedlings in a southern Sweden clear-cut and shelterwood. *Forest Ecology and Management* 109:241-249.

- López, B., Sabaté, S., Gracia, C. A. 2001. Annual and seasonal changes in fine root biomass of a **Quercus ilex L.** forest. *Plant and Soil*. 230: 125-134.
- Lowenstein, N.J., Pallardy, S. G. 1998. Drought tolerance, xylem sap abscisic acid and stomatal conductance during soil drying: a comparison of canopy trees of three temperate deciduous angiosperms. *Tree Physiology*. 18:431-439.
- Luo, Y., Mooney, H. A. 1999. *Carbon Dioxide and Environmental stress*. Academic Press. U.S.A. Pp.415.
- Marbottini, R.; Schraml, C.; Paolacci, A. R.; Sargona, A.; Raschi, A.; Rennenberg, H. y Badani, M. 2001. Foliar antioxidant status of adult Mediterranean oak species (**Quercus ilex L.** and **Q. pubescens** Willd) exposed to permanent CO<sub>2</sub>-enrichment and to seasonal water stress. *Environmental Pollution* 113: 413-423.
- Muñoz O., A. 1980. Resistencia a la sequía y mejoramiento genético. *Ciencia y Desarrollo* 33:26-35.
- Nardini, A., Salteo, S., Lo Gullo, M. A 1998. Seasonal changes of root hydraulic conductance (K<sub>RL</sub>) in four forest trees: an ecological interpretation. *Plant Ecology*. 139:81-90
- Olvera, V. M., Figueroa, R. B. L., Moreno, G. S., Solís, M. A. 1998 Resultados preliminares de la fenología de cuatro especies de **encino** en cerro Grande, Reserva de la Biosfera Sierra Manantlán. *Biotam*.9(1):7-18
- Parsons, L. R. 1987. Respuestas de la planta a la deficiencia de agua. En: Christiansen, M. N., Lewis, Ch. F. *Mejoramiento de plantas poco favorables*, México, Noriega Limusa. Pp 211-254.
- Quintana-Ascencio, P.F., González-Espinosa, M., Ramírez-Marcid, N. 1992. Acorn removal, seedling survivorship, and seedling growth of **Quercus crispilis** in successional forests of the highlands of Chiapas, Mexico. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 119 (1): 6-18.
- Ramanjulu, S., Bartels, D. 2002. Drought and desiccation induced modulation of gene expresión in plants. *Plant Cell and Environment*. 25(2):141-152.
- Romero, R. S. 1993. El género **Quercus** (Fagaceae) en México. Tesis UNAM- ENEP Iztacala Tlalnepantla de Baz. México. Pp. 151.

- Ruiz A. M., Candino M. R., López, T. J. 1985. El potencial de la madera de **encino** en México. II Seminario Nacional sobre utilización de Encinos. Guadaluajara Jalisco. Pp.189-200.
  
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. México. Pp. 432.
  
- Sheeler, P., Bianchi, D. E. 1993. Biología Celular "Estructura, bioquímica y Función" Editorial Limusa E.U. Pp. 443-452.
  
- Schwanz, P., Polle, A. 2001. Differential stress responses of antioxidative systems to drought in pedunculate oak (**Quercus robur**) and maritime pine (*Pinus pinaster*) grown under high CO<sub>2</sub> concentrations. Journal of experimental Botany. 52(354)133-143.
  
- Standley, P. C. 1922. Trees and Shrubs of México. Smithsonian Press. 2(23)171-197.
  
- Turnbull, M. H., Whitehead, D., Tissue, D. T., Schuster, W. S. F., Brown, K. J., Engel, V. C. and Griffin, K. L. 2001. Photosynthetic characteristics in canopies of **Quercus rubra**, **Quercus prinus** and *Acer rubrum* differ in response to soil water availability. Oecologia 130:515-524.
  
- Valenzuela, R. R. 1984. La comercialización de los **Encinos** en México. . II Seminario Nacional sobre utilización de Encinos. . Guadaluajara Jalisco. Pp. 387-421.
  
- Velázquez, R. J. M., Rodríguez, T., Bonilla, B. R. 1996. Evaluación de **Quercus crassipes** Humb. et Bonpl. en vivero, bajo diferentes tipos de sustrato e intensidades de luz. Revista Chapingo. 1:97-109.
  
- Villar, S. P., Planelles, R., Oñet, P. J. 1998. Efecto del estrés hídrico y de su duración en las relaciones hídricas de plántulas de **Quercus ilex**. Actas del 5to. Simposio Hispano-Luso sobre relaciones hídricas en plantas. Murcia.
  
- Werner, C., Correia, O. 1995. Photoinhibition in cork-oak leaves under stress: influence of the bark-stripping on the chlorophyll fluorescence emission in *Quercus suber* L. Trees. 10(5): 285-292.

[www.oaguanaste.ac.cr/rothschild/cv/\\$n/Textos/roble\\_encino.html](http://www.oaguanaste.ac.cr/rothschild/cv/$n/Textos/roble_encino.html)

[www.inegi.gob.mx](http://www.inegi.gob.mx)

[www.arbolesornamentales.com/Fagaceae.htm](http://www.arbolesornamentales.com/Fagaceae.htm)

[www.rrckis.es/~lluengo/foseluminosa.html](http://www.rrckis.es/~lluengo/foseluminosa.html)

[www.wwf.org.mx/bosques.php](http://www.wwf.org.mx/bosques.php)

[www.forest.ula.ve/~rubenhg/fotosintesis/](http://www.forest.ula.ve/~rubenhg/fotosintesis/)

[www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/)

- Zavala, CH, F., García, M. E. 1996. Frutos y Semillas de **Encinos**. Universidad Autónoma Chapingo.
- México. Pp. 47.

## REFERENCIAS.

- Asbjornsen, H.; Vogt, K. A.; Ashton, M. S. 2004. Synergistic responses of oak, pine and shrub seedlings to edge environments and drought in a fragmented tropical highland **oak** forest, Oaxaca, Mexico. *Forest Ecology and Management*. 192:313–334.
- Asanmaa, K., Söber, A., Hartung, W., Niinemets, Ü. 2002. Rate of stomatal opening, shoot hydraulic conductance and photosynthetic characteristics in relation to leaf abscisic acid concentration in six temperate deciduous trees. *Tree physiology*. 22:267-276.
- Auge, R. M., Moore, J. L. 2002. Stomatal response nonhydraulic root-to-shoot communication of partial soil drying in relation to foliar dehydration tolerance. *Environmental and Experimental Botany*. 47:217-219.
- Azcon, J. B., Tidon, M. 1993. *Fisiología y Bioquímica vegetal*. Ed. Interamericana-Mc Graw Hill. Madrid España. Pp. 650
- Bárcenas, P. G. 1985. Estado actual de conocimiento de la madera de **Encino**. II Seminario Nacional sobre utilización de Encinos. Mesa 4. Guadalajara Jalisco. Pp.238-276.
- Bean M-S y Bartsch, N. 2003. Early seedling growth of pine (*Pinus densiflora*) and oaks (*Quercus serrata*, *Q. mongolica*, *Q. variabilis*) in response to light intensity and soil moisture. *Plant Ecology* 167: 97–105.

- Bonfil, S. C. (1998) The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Quercus laurina* (Fagaceae) American Journal of Botany. 85: 79
  
- Bonner, F. T. 1996. Responses to Drying of Recalcitrant Seeds of *Quercus nigra* L. Annals of Botany. 78:181-187
  
- Bray, A. E. 1997. Plant responses to water deficit. Elsevier Science. 2(2):48-53.
  
- Bussotti, F., Bettini, D., Grossoni, P., Mansuino, S., Nibbi, R., Soda, C., Tani, C. 2002. Structural and functional traits of *Quercus ilex* in response to water availability. Environmental and Experimental Botany. 47:11-23
  
- Caritat, A., Gutiérrez, E., Molinas, M. 2000. Influence of weather on cork-ring width. Tree Physiology. 20:893-900
  
- Castro, D. P., Villar, S. P., Pérez, R. C., Maestro, M. M., Montserrat, M. G. 1997. Leaf morphology and leaf chemical composition in three *Quercus* (Fagaceae) species along a rainfall gradient in NE Spain. Trees. 11:127-134.
  
- Castro, D. P., Villar, S. P., Pérez, R. C., Maestro, M. M., Montserrat, M. G. 1997. Stem xylem features in three *Quercus* (Fagaceae) species along a climatic gradient in NE Spain. Trees. 12:90-96.
  
- Castro-Diez, P., Villar-Salvador, P., Pérez-Rantomé, C., Maestro-Martínez, M., Montserrat-Martí, G. 1997. Leaf morphology and leaf chemical composition in three *Quercus* (Fagaceae) species along a rainfall gradient in NE Spain. Trees. 11:127-134.
  
- Cavender-Bares, J., Bazzaz, F. A. 2000. Changes in drought response strategies with ontogeny in *Quercus rubra*: implications for scaling from seedlings to mature trees. Oecologia 124: 8-18.
  
- Christiansen, M. N., Lewis, Ch. F. 1987. Mejoramiento de plantas poco favorables, México, Noriega Limusa. Pp 211-254.



- Carcuera, L., Camarero, J. J., Gil-Pelegrín, E. 2002. Functional groups in **Quercus** species derived from the analysis of pressure-volume curves. *Trees*. 16:465-472.
- Damesin, C., Rambal, S., Joffre, R. 1997. Between-tree variations in leaf  $\delta^{13}C$  of **Quercus pubescens** and **Quercus ilex** among Mediterranean habitats with different water availability. *Oecologia* 111:26-35.
- Davis, M. A., Wrage, K. J., Reich, P. B., Tjoelker, M. G., Schaeffer, T., Muermann, C. 1999. Survival, growth and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecology*. 145:341-350.
- Devlin, M.R. 1980 *Fisiología Vegetal*. Ediciones Omega S.A. Barcelona España. Pp. 517.
- Drexhage, M., Huber F., Colin, F. 1999. Comparison of radial increment and volume growth in stems and roots of **Quercus petraea**. *Plant and Soil*. 217: 101-110.
- Edwards, N. T., Hanson, P. J. 1996. Stem respiration in a closed-canopy upland oak forest. *Tree Physiology*. 16:433-439.
- Epron, D. and Dreyer, E. 1993. Long-term effects of drought on photosynthesis of adult oak trees (**Quercus petraea** (Matt.) Liebl. and **Quercus robur** L. in a natural stand. *New Phytol*. 125:382-389.
- Epron, D., Dreyer, E., Breida, N. 1992. Photosynthesis of oak trees (**Quercus petraea** (Matt.) Liebl) during drought under field conditions: diurnal course of net CO<sub>2</sub> assimilation and photochemical efficiency of photosystem II. *Plant Cell* 15:809-820.
- Faria, T., Silvério, D., Breia, E., Cabral, R., Abadía, A., Pereira, J. S., Chaves, M. M. 1998. Differences in the response of carbon assimilation to summer stress (water deficits, high light and temperature) in four Mediterranean tree species. *Physiology Plantarum*. 102:419-428.
- Finch-Savage, W. E. 1991. Embryo Water Status and Survival in the recalcitrant species **Quercus robur** L.: Evidence for a Critical Moisture Content. *Journal of Experimental Botany*. 43 (250):663-669

- Flores, R. J. L. 1972. Notas del Simposium sobre Endinos colorados en Margentawn, West. Virginia. México y sus Bosques. México, D.F. 6:19-24.
- Fort, C., Fauveau, M.L., Muller, F., Label, P., Granier, A., Dreyer, E. 1997. Stomatid conductance and root signding in young **oak** seedlings subjected to partid soil drying. *Tree Physiology* 17:281-289.
- Fotelli, M. N., Radoglou, K. M., Constantinidu, H-I. A. 2000. Water stress responses of seedlings of four Mediterranean **oak species**. *Tree Physiology*. 20: 1065-1075.
- Gazd, R. M., Kubiske, M, E. 2004. Influence of Inital root length on physiological responses of **cherry oak** and **shumardii oak** seedlings to field drought conditions. *Forest Ecology and Management* 189:295-305
- Gebre, G M., Tschaplinski, T. J., Shirshac, T. L. 1998. Water relations of several hardwood species in response to throughfall manipulation in an upland **oak** forest during a wet year. *Tree Physiology*. 18: 299-305
- Gratani L., Pesali P. y Crescente M. F. 1998. Relationship between photosynthetic activity and chlorophyll content in isolated **Quercus ilex** L. tree during the year. *Photosynthetic* 35(3):445-451.
- Gratani, L., Meneghini, M., Pesali, P., Crescente M. F. 2003. Structurd and fundional plastiidity of **Quercus ilex** seedlings of dfferent provenances in Italy. *Trees* 17:515 –521
- Hare. D. P., Cress, A. W., Vanstaden, J. 1998. Dissecting the roles osmolyte accumulation during stress. *Plant Cell and Enviroment*. 21:235-553.
- Jose, L. M., Fernández- Alés, R. 1998. Variability in seedling water status during drought within a **Quercus ilex** subsp. Ballota population, and its relation to seedling morphology. *Forest Ecology and Management*. 111:147-156
- Kramer, J.P.1989. Relaciones hídrícas del suelo y la planta. Ed. Harla. México Pp 393-443.

- Leuschner Ch., Bakes, K., Hertel, D., Schipka, F., Schmitt, U., Terborg, O., Runge, M. 2001. Drought responses at leaf, stem and fine root levels of competitive *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. Trees in dry and wet years. Forest Ecology and Management. 149:33-46.
  
- Löf, M.; Gemmel, P.; Nilsson, U. Y Welander, N.T. 1998. The influence of site preparation on growth in *Quercus robur* L. Seedlings in a southern Sweden clear-cut and shelterwood. Forest Ecology and Management 109:241-249.
  
- López, B., Sabaté, S., Gracia, C. A. 2001. Annual and seasonal changes in fine root biomass of a *Quercus ilex* L. forest. Plant and Soil. 230: 125-134.
  
- Lowenstein, N.J., Pollardy, S. G. 1998. Drought tolerance, xylem sap abscisic acid and stomatal conductance during soil drying: a comparison of canopy trees of three temperate deciduous angiosperms. Tree Physiology. 18:431-439.
  
- Luo, Y., Mooney, H. A. 1999. Carbon Dioxide and Environmental stress. Academic Press. U.S.A. Pp.415.
  
- Marbottini, R.; Schraml, C.; Paolacci, A. R.; Sargona, A.; Raschi, A.; Rennenberg, H. y Badani, M. 2001. Foliar antioxidant status of adult Mediterranean oak species (*Quercus ilex* L. and *Q. pubescens* Willd.) exposed to permanent CO<sub>2</sub>-enrichment and to seasonal water stress. Environmental Pollution 113: 413-423.
  
- Muñoz O., A. 1980. Resistencia a la sequía y mejoramiento genético. Ciencia y Desarrollo 33:26-35.
  
- Nardini, A., Salleo, S., Lo Gullo, M. A 1998. Seasonal changes of root hydraulic conductance (K<sub>RL</sub>) in four forest trees: an ecological interpretation. Plant Ecology. 139:81-90
  
- Olvera, V. M., Figueroa, R. B. L., Moreno, G. S., Solís, M. A. 1998 Resultados preliminares de la fenología de cuatro especies de **encino** en cerro Grande, Reserva de la Biosfera Sierra Manantlán. Biotam.9(1):7-18
  
- Parsons, L. R. 1987. Respuestas de la planta a la deficiencia de agua. En: Christiansen, M. N., Lewis, Ch. F. Mejoramiento de plantas poco favorables, México, Noriega Limusa. Pp 211-254.

- Quintana-Ascencio, P.F., González-Espinosa, M., Ramírez-Marcid, N. 1992. Acorn removal, seedling survivorship, and seedling growth of *Quercus crispilis* in successional forests of the highlands of Chiapas, Mexico. Bulletin of the Torrey Botanical Club. 119 (1): 6–18.
  
- Ramanjulu, S., Bartels, D. 2002. Drought and desiccation induced modulation of gene expression in plants. Plant Cell and Environment. 25(2):141-152.
  
- Romero, R. S. 1993. El género *Quercus* (Fagaceae) en México. Tesis UNAM- ENEP Iztacala Tlalnepantla de Baz. México. Pp. 151.
  
- Ruiz A. M., Candino M. R., López, T. J. 1985. El potencial de la madera de **encino** en México. II Seminario Nacional sobre utilización de Encinos. Guadalajara Jalisco. Pp.189-200.
  
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. México. Pp. 432.
  
- Sheeler, P., Bianchi, D. E. 1993. Biología Celular "Estructura, bioquímica y Función" Editorial Limusa E.U. Pp. 443-452.
  
- Schwanz, P., Polle, A. 2001. Differential stress responses of antioxidative systems to drought in pedunculate oak (*Quercus robur*) and maritime pine (*Pinus pinaster*) grown under high CO<sub>2</sub> concentrations. Journal of experimental Botany. 52(354)133-143.
  
- Standley, P. C. 1922. Trees and Shrubs of México. Smithsonian Press. 2(23)171-197.
  
- Turnbull, M. H., Whitehead, D., Tissue, D. T., Schuster, W. S. F., Brown, K. J., Engel, V. C. and Griffin, K. L. 2001. Photosynthetic characteristics in canopies of *Quercus rubra*, *Quercus prinus* and *Acer rubrum* differ in response to soil water availability. Oecologia 130:515-524.
  
- Valenzuela, R. R. 1984. La comercialización de los **Encinos** en México. . II Seminario Nacional sobre utilización de Encinos. . Guadalajara Jalisco. Pp. 387-421.
  
- Velázquez, R. J. M., Rodríguez, T., Bonilla, B. R. 1996. Evaluación de *Quercus crassipes* Humb. et Bonpl. en vivero, bajo diferentes tipos de sustrato e intensidades de luz. Revista Chapingo. 1:97-109.

→ Villar, S. P., Planelles, R., Oiet, P. J. 1998. Efecto del estrés hídrico y de su duración en las relaciones hídricas de plántulas de **Quercus ilex**. Actas del 5to. Simposio Hispano-Luso sobre relaciones hídricas en plantas. Murcia.

→ Werner, C., Careia, O. 1995. Photoinhibition in cork-**oak** leaves under stress: influence of the bark-stripping on the chlorophyll fluorescence emission in *Quercus suber* L. Trees. 10(5): 285-292.

[www.caguacanaste.ac.cr/rothschildia/v5n/Textos/roble\\_encino.html](http://www.caguacanaste.ac.cr/rothschildia/v5n/Textos/roble_encino.html)

[www.inegi.gob.mx](http://www.inegi.gob.mx)

[www.arbolesornamentales.com/Fagaceae.htm](http://www.arbolesornamentales.com/Fagaceae.htm)

[www.arrokis.es/~lluengo/faseluminosa.html](http://www.arrokis.es/~lluengo/faseluminosa.html)

[www.wwf.org.mx/bosques.php](http://www.wwf.org.mx/bosques.php)

[www.forest.ula.ve/~rubenhg/fotosintesis/](http://www.forest.ula.ve/~rubenhg/fotosintesis/)

[www.ndb.nlm.nih.gov/entrez/](http://www.ndb.nlm.nih.gov/entrez/)

→ Zavala, CH, F., García, M. E. 1996. Frutos y Semillas de **Encinos**. Universidad Autónoma Chapingo.

→ México. Pp. 47.