

**POSGRADO EN CIENCIAS Y BIOTECNOLOGÍA DE
PLANTAS**

UNIDAD DE RECURSOS NATURALES

**Efecto de la temperatura en la fenología de
Chamaedorea seifrizii Burret (Arecaceae)**

Tesis que para obtener el grado de
Maestro en Ciencias presenta:

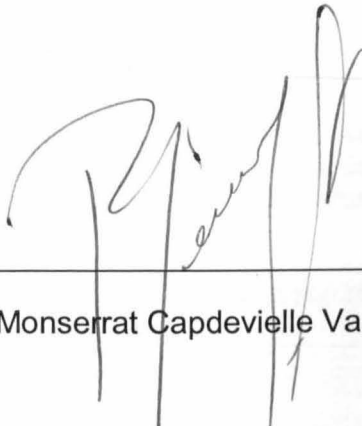
Renée Monserrat Capdevielle Vargas

Centro de Investigación Científica de Yucatán

Mérida, Yucatán, México, 2010

Declaración de propiedad

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos Experimentales, los Resultados y Discusión de este documento provienen de las actividades de experimentación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán y que dicha información le pertenece en términos de la ley de propiedad industrial, por lo que no me reservo ningún derecho sobre ello.

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Renée', is written over a horizontal line. The signature is stylized with long, sweeping strokes.

Renée Monserrat Capdevielle Vargas

AGRADECIMIENTOS

A las autoridades del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. (CICY) particularmente a la unidad de Recursos Naturales por las facilidades otorgadas para hacer uso del material, equipo e instalaciones, durante la realización de este estudio.

A las autoridades de la Reserva de la Biosfera Calakmul, por las facilidades otorgadas durante nuestra estancia en la Reserva a lo largo del periodo de estudio.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada No. 231180.

Al Dr. Roger Orellana lanza por haber aceptado dirigir y ser parte de esta tesis, por sus consejos, tiempo, dedicación y compromiso; además de sus enseñanzas y su amistad.

A las técnicas Dra. Celene Espadas y Biol. Lilia Carrillo por su ayuda en las salidas a campo, toma de datos, realización de mapas y por todo el apoyo.

Al sínodo conformado por el Dr. Roger Orellana Lanza, Dra. Ivón Ramírez Morillo, Dra. Lourdes Villers Ruiz, Dra. Casandra Reyes García y al Dr. Hermilo Quero Rico, a quienes agradezco los comentarios y observaciones para la mejora de este trabajo.

A mi madre, mi padre y mi hermana por su apoyo incondicional en estos años lejos de casa y por ser mi inspiración en la vida.

A mis amigos, Aris, Clau, Omar, Cel, Horacio, Isaac, Roger, Luis, Juan Pablo, Rodrigo, Luvia, y Edilia, por su amistad, gran ayuda en momentos difíciles, por hacerme sentir en familia y por hacer la vida más bella.

A mis compañeros del CICY, por los momentos compartidos.

Índice

Agradecimientos.....	I
Lista de Figuras.....	VII
Lista de cuadros.....	IX
Resumen.....	XI
Abstract.....	XIII
Índice de abreviaturas.....	XV

Introducción.....	1
Bibliografía	3
Capítulo I. Antecedentes	5
1.1 Arecaceae.....	5
1.2 Requerimientos para el crecimiento de especies del género <i>Chamaedorea</i> Wild	6
1.3 <i>Chamaedorea seifrizii</i> Burret	7
1.4 Calentamiento global y cambio climático.....	8
1.5 Área de muestreo	11
1.5.1 Reserva de la Biosfera Calakmul	11
1.5.2 Relieve.....	12
1.5.3 Vegetación.....	12
1.5.4 Fauna.....	12
1.5.5 Clima.....	13
1.6 Justificación	15
1.7 Hipótesis	17
1.8 Objetivos	19
1.8.1 Objetivo general	19
1.8.2 Objetivos particulares.....	19
1.9 Materiales y método.....	20
1.9.1 Diseño experimental.....	20
1.9.2 Individuos en su hábitat natural.....	21
1.9.3 Fase experimental.....	21
1.10 Bibliografía	22

Capítulo II. Fenología de <i>Ch. seifrizii</i> (Burret) en la Reserva de la Biosfera Calakmul	25
2.1 Antecedentes	25
2.1.1 Arquitectura	26
2.2 Materiales y métodos.....	29
2.2.1 Sitio de muestreo.....	29
2.2.2 Diseño experimental	30
2.2.3 Observaciones fenológicas	30
2.2.4 Fenofases	30
2.2.4.1 Vegetativa.....	30
2.2.4.2 Reproductiva	30
2.2.4.3 Fotosíntesis	31
2.2.5 Parámetros ambientales.....	31
2.2.6 Revisión de ejemplares de herbario.....	31
2.2.7 Análisis estadístico de resultados	32
2.3 Resultados	33
2.3.1 Variación diurna de las variables ambientales en la Reserva de la Biosfera Calakmul.....	33
2.3.2 Fenología.....	36
2.3.2.1 Fenofase vegetativa	36
2.3.2.2 Producción de hojas	38
2.3.2.3 Fotosíntesis	40
2.3.2.4 Fenofase reproductiva (fenograma)	41
2.4 Discusión	47
2.5 Bibliografía	52
 Capítulo III. Respuestas fenológicas de <i>Ch.a seifrizii</i> Burret a incrementos de temperatura ambiente	55
3.1 Antecedentes	55
3.1.1 Fotosíntesis y temperatura: efectos y adaptaciones.....	55
3.1.2 Interacción entre luz y altas temperaturas	56
3.1.3 Fotosíntesis bajo el esquema de calentamiento global	56
3.2 Materiales y métodos.....	58

3.2.1 Diseño experimental.....	58
3.2.2 Fase experimental.....	58
3.2.3 Cámaras con temperaturas máximas de 30, 35 Y 45 °C.....	58
3.2.4 Observaciones fenológicas	59
3.2.5 Fenofases consideradas	59
3.2.6 Parámetros ambientales.....	59
3.2.7 Análisis numérico	59
3.2.8 Análisis estadístico de resultados	60
3.3 Resultados.....	61
3.3.1 Variación diurna de las variables ambientales al interior de las cámaras	70
3.3.2 Fenofase vegetativa	65
3.3.3 Ganancia de carbono y fotosíntesis.....	68
3.3.4 Fenofase reproductiva.....	71
3.4 Discusión.....	75
3.5 Bibliografía	79
4. Discusión general.....	81
4.1 Bibliografía.....	83
5. Conclusiones.....	85
6. Perspectivas.....	87

LISTA DE FIGURAS

Página

1.1	Distribución geográfica de la familia Arecaceae a nivel mundial.....	5
1.2	Distribución actual del género <i>Chamaedorea</i> en el continente americano.....	6
1.3	Localización de la zona de estudio, Reserva de la Biosfera Calakmul.....	11
1.4	Mapa de climas de la Península de Yucatán.....	13
1.5	Diagrama diseño experimental.....	20
2.1	Modelo de Tomlinson (1990). Diagrama de desarrollo.....	26
	en una palma representando su crecimiento. 1) Hojas, 2) Inflorescencias y 3) Ejes pleonánticos). Tomado de: Tomlinson (1990).	
2.2	Tallo erecto o trepador, cespitoso de <i>Chamaedorea seifrizii</i> Burret. Modificado de Dransfield (2008).....	27
2.3	Variación diurna de los valores de (A) humedad relativa (%),(B) luz ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y (C) temperatura ($^{\circ}\text{C}$) por temporada climática en la Reserva de la Biosfera Calakmul durante el periodo de estudio.....	34
2.4	Curso diurno del déficit de presión de vapor a temperatura ambiente y presión de vapor a saturación, en tres temporadas climáticas sequía (abril), lluvia (septiembre) y nortes (febrero) en el sitio de muestreo.....	36
2.5	Tasa de crecimiento (altura) de una muestra de la población de <i>Chamaedorea seifrizii</i> durante el periodo de estudio comprendido de abril del 2008 a marzo del 2009 en la Reserva de la Biosfera Calakmul.....	37
2.6	Crecimiento en altura de una muestra de la población de <i>Chamaedorea seifrizii</i> en la Reserva de la Biosfera Calakmul.....	38
2.7	Tasa de producción foliar de una muestra de la población de <i>Chamaedorea seifrizii</i> durante el periodo de estudio comprendido de abril del 2008 a marzo del 2009 en la Reserva de la Biosfera Calakmul.....	39
2.8	Producción foliar de <i>Chamaedorea seifrizii</i> en su hábitat natural en tres temporadas climáticas.....	39
2.9	Actividad fotosintética de una muestra de la población de <i>Chamaedorea seifrizii</i> durante el periodo de estudio comprendido de abril del 2008 a marzo del 2009 en la Reserva de la Biosfera Calakmul.....	40
2.10	Fenograma de floración y fructificación de ejemplares de herbario de <i>Chamaedorea seifrizii</i> de 1980 a 2002, donde se muestra el pico de floración y fructificación.....	41
2.11	Floración de <i>Chamaedorea seifrizii</i> en la Península de Yucatán, ejemplares de herbario, (A) de 1959-1992 y (B) de	

	1993 – en adelante, datos obtenidos a partir de ejemplares de herbario.....	43
2.12	Fructificación de <i>Chamaedorea seifrizii</i> en la Península de Yucatán, ejemplares de la Península de Yucatán (A) de 1959-1992 y (B) de 1993 – en adelante, datos obtenidos a partir de ejemplares de herbario.....	45
3.1	Marcha diurna de las variables ambientales: luz (A), y humedad relativa (B) en tres temporadas climáticas, al interior de las cámaras de crecimiento.....	63
3.2	Marcha diurna de la temperatura ambiental en tres temporadas climáticas, al interior de las cámaras de crecimiento.....	64
3.3	Crecimiento en altura de <i>Chamaedorea seifrizii</i> bajo diferentes temperaturas 30° C, 35° C, 45° C y grupo control. Durante un ciclo anual de abril 2008 a marzo 2009, lo que corresponde a tres temporadas climáticas (sequía, lluvia y nortes).....	65
3.4	Tasa de producción foliar de hojas de <i>Chamaedorea seifrizii</i> en tres tratamientos 30°C, 35°C, 45°C y de temperatura máxima y grupo control en un ciclo anual (sequía, lluvia y nortes) de abril 2008 a marzo 2009.....	67
3.5	Tasa de producción de rametos de <i>Chamaedorea seifrizii</i> en tres tratamientos 30°C, 35°C, 45°C y grupo control en un ciclo anual (sequía, lluvia y nortes) de abril 2008 a marzo 2009.....	68
3.6	Marchas diurnas de la actividad fotosintética de <i>Chamaedorea seifrizii</i> bajo condiciones controladas de temperatura y el grupo control en tres temporadas climáticas: sequía (A), lluvia (B) y nortes (C).....	70
3.7	Fenograma de floración de <i>Chamaedorea seifrizii</i> bajo condiciones controladas de temperatura máximas de 30, 35 y 45 °C durante un año, de abril 2008 a marzo 2009.....	73
3.8	Floración de <i>Chamaedorea seifrizii</i> en tres tratamientos con temperaturas máximas de 30, 35 y 45°C.....	74

LISTA DE CUADROS

2.1	Comparación múltiple (q de Tukey) de la humedad relativa ambiental registrada en la Reserva de la Biosfera Calakmul en tres temporadas.....	35
2.2	Comparación múltiple (q de Tukey) de la temperatura ambiental registrada en la Reserva de la Biosfera Calakmul en tres temporadas climáticas.....	35
3.1	Comparación múltiple (Tukey) del FFF recibido dentro de las cámaras de crecimiento y el grupo control durante la temporada de lluvia.....	62
3.2	Comparación múltiple (Tukey HSD) entre tratamientos del crecimiento en altura de <i>Chamaedorea seifrizii</i>	66
3.3	Comparación múltiple de la actividad fotosintética durante la temporada de Sequía en los tres tratamientos y el grupo control.....	69
3.4	Comparación múltiple de la actividad fotosintética durante la temporada de Nortes en los tres tratamientos y el grupo control.....	69
3.1	Fenología de <i>Chamaedorea seifrizii</i> bajo diferentes condiciones de temperatura.....	72

Resumen

Los cambios en la fenología vegetativa y reproductiva de las plantas son influenciados por variaciones ambientales, y la temperatura es uno de los principales elementos del clima responsable del crecimiento y desarrollo de las plantas. Actualmente, y como consecuencia del cambio climático, se han registrado incrementos en la temperatura ambiente a nivel global. Las especies vegetales tropicales de rápido crecimiento representan un buen modelo de estudio ante este fenómeno. Tomando esto en cuenta, el objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de la temperatura ambiental sobre la fenología vegetativa y reproductiva de *Chamaedorea seifrizii* Burret con relación al calentamiento global. Las variables ambientales y la fenología de una población natural de *Ch. seifrizii* se monitorearon durante tres temporadas climáticas, sequía, lluvia y nortes. Adicionalmente, se investigó el efecto de temperaturas máximas 30, 35 y 45 °C sobre la fenología de individuos de *Ch. seifrizii* en condiciones semicontroladas, comparado con los efectos observados en un grupo control en condiciones similares a las de su hábitat natural. Los resultados obtenidos mostraron que la fenología vegetativa de la población natural de *Ch. seifrizii* no responde a variaciones en los componentes del clima y que estos cambios, en realidad, están determinados por factores intrínsecos de la especie. Sin embargo, bajo condiciones controladas, los individuos expuestos a temperaturas máximas de 45 °C mostraron diferencias significativas con respecto a los de los otros tratamientos, incluyendo los de la población natural y los del grupo control. Es importante mencionar que el grupo de plantas mantenido a 45 °C mostro el mayor número de individuos en floración durante el período de estudio y que estos resultados coinciden con los observados en la población natural de *Ch. seifrizii*, en la que se observo que la floración es influenciada por la temperatura ambiente y esta fenofase ocurre durante la temporada más calurosa.

Abstract

Changes in vegetative and reproductive phenology of plants are influenced by environmental variations, and temperature is one of the key environmental factors responsible for plant growth and development. Presently, and as a consequence of climatic change, an increase in air temperature has been registered at global level. Tropical plant species with fast growth represent a good model to study this phenomenon. Taking this into account, the main objective of this work was to evaluate the effect of air temperature in the vegetative and reproductive phenology of *Chamaedorea seifrizii* Burret as related to global warming. Environmental factors and the phenology of a natural population of *Ch. seifrizii* were monitored during three climatic seasons, "sequía", "lluvia" and "nortes". Additionally, the effect of air temperatures of 30, 35 y 45 °C on the vegetative and reproductive phenology of *Ch. seifrizii* individuals kept under semi-controlled conditions, when compared to that on a control group, was also investigated. The results obtained showed that the vegetative phenology of the natural population of *Ch. seifrizii* does not respond to variations in the climate components and that these changes are actually determined by intrinsic factors of the species. However, under controlled conditions, individuals exposed to maximum temperatures of 45 °C showed significant differences when compared to other treatments, including those of the natural population and of the control group. It is important to point out that the group of plants kept at 45 °C showed the highest number of flowering individuals during the time course of the study and that these results are in agreement with those seen in the natural population of *Ch. Seifrizii*, where it was observed that flowering is influenced by the temperature, with this phenophase taking place during the hottest part of the season.

Índice de abreviaturas

EI	Efecto Invernadero
ENSO	El Niño Southern Oscillation
IPCC	Intergovernmental Panel on Climate Change
RBC	Reserva de la Biosfera Calakmul
CICY	Centro de Investigación Científica de Yucatán
FFF	Flujo de Fotones para la Fotosíntesis
h	Horas
MEXU	Herbario Nacional de México
UNAM	Universidad Nacional de México
ENCB	Escuela Nacional de Ciencias Biológicas
fr1	Fruto verde
fr2	Fruto intermedio
fr3	Fruto maduro
ANOVA	Analysis Of Varianza
DPV	Déficit de presión de Vapor
HSD	Honestly Significant Differences

Introducción

La fenología es la disciplina encargada del estudio de la secuencia de eventos biológicos recurrentes o fenofases en los seres vivos durante su ciclo de vida. En plantas, particularmente, se distinguen dos fenofases: la vegetativa y la reproductiva; la primera comprende la producción y caída de hojas; mientras que la segunda la floración y fructificación (Williams-Linera y Meave, 2002); los cambios entre cada fenofase son influenciados por factores próximos y distales, que en conjunto establecen la periodicidad del organismo a lo largo de un año solar (Badeck *et al.*, 2004, Cleland *et al.*, 2006, Mishra *et al.*, 2006 y Sherry *et al.*, 2007). Los próximos son factores ambientales tales como temperatura, humedad, precipitación y fotoperíodo encargados de detonar la abscisión de hojas, producción de yemas, floración y fructificación, mientras que los distales como presión local, dispersión geográfica y competencia intra e interespecífica, entre otros, son fuerzas evolutivas capaces de desencadenar estos procesos (Lobo *et al.*, 2003).

Existe un supuesto que sugiere que la fenología tiene influencia principalmente filogenética, y ésta es más fuerte que las presiones locales selectivas, de forma que, miembros del mismo taxa tendrán patrones fenológicos similares sin importar la ubicación geográfica (Johnson, 1992 y Wright y Calderón, 1995). Sin embargo, pocos estudios han evaluado factores próximos y distales en patrones fenológicos de plantas en diferentes ambientes o regiones geográficas (Lobo *et al.*, 2003). Bajo este esquema y de acuerdo con Lobo *et al.* (2003), Badeck *et al.* (2004) y Sherry *et al.*, (2007), es importante evaluar los efectos de la temperatura y la precipitación; ya que estos son los dos principales factores encargados de detonar los eventos fenológicos, siendo la primera la más importante en relación a muchos de los procesos biológicos en el ciclo de vida de las especies de plantas.

En este sentido es importante resaltar que recientemente, a nivel global se ha incrementado de manera considerable la temperatura (IPCC 2001b, Stenseth y Mysterud 2002, y Borchert *et al.*, 2005), esto provoca que se desarrolle un clima más caliente y variable. Lo anterior debido principalmente al incremento en la concentración de gases de efecto invernadero (GEI) producto de actividades antropogénicas tales como la deforestación, cambio de uso de suelo y quema de combustibles fósiles. Sin embargo, el incremento en la temperatura también se da de manera habitual debido a procesos exógenos naturales, como el vulcanismo, variaciones en la órbita terrestre y en la intensidad y frecuencia de fenómenos climáticos como El Niño y La Niña (Arellano y De la Rivas, 2006).

La temperatura y el CO₂ son variables clave que afectan el crecimiento, desarrollo y función de las plantas. Estas se ven afectadas con los

cambios ambientales globales. Una clara manifestación de estos cambios es el aumento en la concentración de CO_2 atmosférico que durante el siglo pasado incrementó de 280 a 360 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (Morison y Lawlor, 1999). Esto representa una tasa de incremento de 1.5 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ por año. De seguir así, a finales del siglo XXI habremos alcanzado niveles que duplicarán las concentraciones que se tenían antes de la revolución industrial, alcanzando cerca de 560 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (Schimel *et al.*, 1996).

Actualmente se desconocen todas las consecuencias que el calentamiento global pueda acarrear sobre los ecosistemas. Se sabe que en regiones templadas del hemisferio norte, donde el crecimiento y desarrollo de las especies está principalmente determinado por la temperatura, se han registrado alteraciones sobre las fases fenológicas de esas especies (Borchert *et al.*, 2005). Basados en la evidencia de los cambios anuales en los elementos del clima, Badeck *et al.* (2004) proponen que la fenología de plantas, además de ser una variable fácil de observar, es un buen estimador de las principales respuestas de las plantas al cambio climático.

La relación entre los patrones fenológicos y el clima, particularmente en zonas tropicales, ha sido determinada en varios estudios, por la variabilidad y la distribución de los periodos de lluvia y la intensidad de la temporada de sequía (Borchert *et al.*, 2005). Al respecto y tomándolo como ejemplo, Urrego y Del Valle (2001) al estudiar esta relación con dos especies de palmas (*Bactris gasipaes* Kunth y *Euterpe oleraceae* Mart.) y 15 especies más que crecen en humedales forestales en Colombia, sugieren que además de estos periodos, la radiación solar y la temperatura intervienen en la floración y fructificación. Estos resultados no difieren de lo reportado anteriormente para otras zonas tropicales y subtropicales de América.

Sin embargo, se sabe poco acerca de la fenología de especies en zonas de transición entre lugares templados y tropicales.. Borchert *et al.* (2005) establecen que existe una correlación única entre la temperatura y la fenología de árboles de zonas con clima frío-templado, donde las bajas temperaturas constituyen la única variable que determina la duración de la fase de crecimiento de estas especies. Por otro lado, en lo que respecta a bosques tropicales, estos mismos efectos se adjudican a cambios en la disponibilidad de agua.

Los eventos reproductivos determinan la dinámica de las poblaciones y la adecuación de futuras generaciones. Debido a que la floración y fructificación son procesos sensibles a cambios en los componentes climáticos, tales como temperatura, humedad y fotoperíodo, es importante determinar el posible impacto del calentamiento global y regional sobre la fenología de especies. Para tal fin hemos elegido a la palma *Chamaedorea seifrizii* Burret, ya que esta resulta un buen modelo para el estudio del cambio climático y su relación con la fenología.

BIBLIOGRAFÍA

- Arellano, J. y De la Rivas, J. 2006. Plantas y cambio climático. *Investigación y Ciencia* **354**:42-50.
- Arriaga, L., Espinoza, J., Aguilar, C., Martínez, E., Gómez, L. y Loa, E. 2000. Regiones Terrestres Prioritarias de México. CONABIO.
- Badeck, F., Bondeau, A., Böttcher, K., Doktor, D., Lucht, W., Schaber, J., y Sitch, S. 2004. Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist* **162**: 295-309.
- Borchert, R., Robertson, K. y Schwartz, M. 2005. Phenology of temperate trees in tropical climates. *International Journal of Biometeorology* **50**: 57-65.
- Carabias, J., Provencio, E., de la Maza E. y Rodríguez de la Gala, M. 2000. Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Montes Azules. Instituto Nacional de Ecología. UNAM. México. 270 pp.
- Cleland, E., Chiariello, N., Loarie, S., Mooney, H., y Field, B. 2006. Diverse responses of phenology to global changes in grassland ecosystem. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences* **103 (37)**: 13740-13744.
- Diario Oficial de la Federación. 1994. Norma Oficial Mexicana, que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas, en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial. México, D.F. 16 de Mayo, **10**: 1-60.
- Díaz, G., Castillo, A. y García, G. 2002. Distribución espacial y estructura arbórea de la selva baja subperennifolia en un ejido de la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México. *Universidad y Ciencia* **35**: 11-28.
- Dransfield, J. 1978. Growth forms of rain forest palms. In Tomlinson P.B. y M. H. Zimmermann (Eds.). *Tropical trees living systems*, pp. 247-268. Cambridge University Press, Cambridge.
- Dransfield, J., Uhl, N., Asmussen, C., Baker, W., Harley, M. y Lewis, C. 2008. *Genera Palmarum. The evolution and classification of palms*. Kew Publishing, Royal Botanical Garden. London. pp. 732.
- Encalada, V., Orellana, R. y García-Contreras, G. 2004. Mapa de Climas 1:250,000. Plan Ecoregional de las Selvas Maya Zoque y Olmeca. The Nature Conservancy y Pronatura Península de Yucatán.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen UNAM. Quinta Edición. México.
- Granados, S., Hernández G., López R. y López S. 2004. El cultivo de la palma Camedor (*Chamaedorea sp.*) en sistemas agroforestales de Cuichapa, Veracruz. *Revista Fitotecnia Mexicana* **27 (3)**: 233-241.
- Hodel, D. 1992. *Chamaedorea Palms. The species and their cultivation*. Allen Press Inc. U.S.A. pp. 338.
- IPCC, 2001: Climate Change. Impacts, adaptation, and vulnerability. Contribution to work group II to the third assessment report of

- the Intergovernmental Panel on Climatic Change. McCarthy, J., Canziani, O., Leary, N., Dokken, D. and White, K. Ed. Cambridge University Press, Cambridge, 881.
- Jones, D. 1995 Palms throughout the world. Smithsonian Institution Press Washington D.C. U.S.A. pp 410.
- Lobo, J., Quesada, M., Stroner, K., Fuch, E., Herrerias-Diego, Y., Rojas, J. y Saborio, D. 2003. Factors affecting phenological patterns of Bombacaceus trees in seasonal forests in Costa Rica and Mexico. American Journal of Botany 90 (7): 1054-1063.
- Mishra, R., Upadhyay P., Val S., Mohapatra, P., y Mohanty R. 2006. Phenology of species of moist deciduous forest sites of Similipal Biosphere Reserve. Lyonia 1: 5-17.
- Morison, J. y Lawlor, D. 1999. Interactions between increasing CO₂ concentration and temperature on plant growth. Plant Cell and Environment 22: 659-682.
- Quero, R. 1992. Las palmas silvestres de la Península de Yucatán. Publicaciones Especiales del Instituto de Biología UNAM. México. pp. 63.
- Quero, R. y Flores J. 2004. Etnoflora Yucatanense. Universidad Autónoma de Yucatán. Fascículo 23. México. 119 pp.
- Schimel, D., Ives, D., Enting, I., Heimann, M., Joos, F., Raynaud, D. y Wigley, T. 1996. CO₂ and the Carbon Cycle. In Climate Change. 1995. (Eds. Houghton, L. G., Meira Filho, B. A., Callendar, N., Harris, A., Kattenberg and Maskell, K.), pp.65-131, IPCC, Cambridge University Press, Cambridge.
- Sherry, R., Zhou, X., Gu, S., Arnone III, J., Schimel, D., Verburg, P., Wallace, L. y Luo, Y. 2007. Divergence of reproductive phenology under climate warming. Proceedings of the Natural Academy of Sciences 104 (1): 198-202.
- Sol-Sánchez, A. 2007. Ecological and economic factors affecting the sustainable production of camedor palm (*Chamaedorea elegans* Mart.) in Petén, Guatemala and Veracruz, Mexico. Phd. Tropical Agricultural Research and Higher Education Center. Costa Rica. pp 157.
- Stenseth, N. y Mysterud, A. 2002. Climate, changing phenology, and other life history traits: Nonlinearity and match-mismatch to the environment. Proceedings of the Natural Academy of Sciences 99 (21): 13379-13381.
- Tomlinson, P. 1990. The structural biology of palms. Clarendon Press, Oxford. USA. pp. 477.
- Urrego, L. y Del Valle J. 2001. Relación fenología-clima de lagunas especies de los humedales forestales (Guandales) del pacífico sur colombiano. Interciencia 26: 150-156.
- Williams-Linera, G. y Meave, J. 2002. Patrones Fenológicos. En: Guariguata, M.R. y Kattan, G.H. Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales. Editorial Universitario Regional, San José, Costa Rica. pp. 407-431.
- Wright, J. y Calderon, O. 1995 Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. Journal of Ecology 83: 937- 948.

Capítulo I. Antecedentes

1.1 ARECACEAE Bercht. & J. Presl

Plantas monocotiledóneas, leñosas, perennes, dentro del orden Arecales. Tallo (estípite) raramente ramificado, se mantiene con el mismo diámetro de la base al ápice, marcado por cicatrices foliares o cubierto por las bases de los peciolo persistentes, con una yema terminal y coronado por una roseta de hojas en el ápice. Las frondas u hojas, por lo general pecioladas, presentan un limbo ancho, el cual es entero o sólo se divide en el curso de su desarrollo. Hojas grandes, flabeladas o pinnadas (Dransfield, 1978, Dransfield *et al.*, 2008).

Las palmas tienen un número relativamente grande de caracteres florales primitivos (Tomlinson, 1990). Las flores, numerosas e inconspicuas, se reúnen en una inflorescencia ramificada, apicales o laterales y están rodeadas por una o dos espatas, generalmente leñosas. Las flores pueden ser hermafroditas o unisexuales, pueden hallarse sobre un mismo individuo o sobre plantas distintas. El fruto es una baya o drupa, con pericarpio carnoso o fibroso, generalmente con una a tres semillas (Tomlinson, 1990).

Las palmas se distribuyen y alcanzan su máxima abundancia en los trópicos y subtropicos, aunque rebasan los límites en climas templados y áridos (Fig. 1.1), esta familia tiene cerca de 200 géneros y alrededor de 2,500 especies (Jones, 1995, Granados *et al.*, 2004 y Sol-Sánchez, 2007).

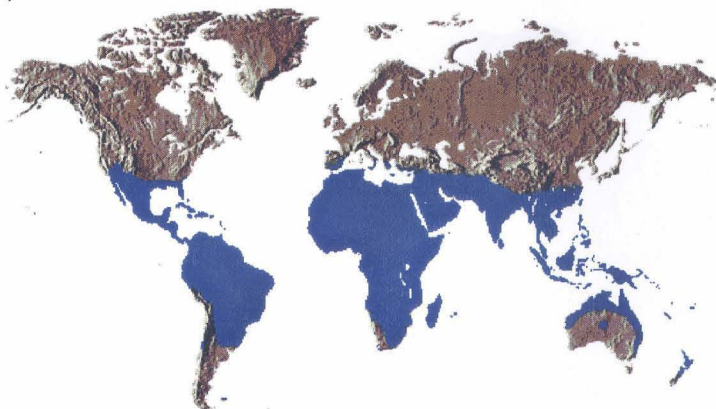


Figura 1.1 En azul la distribución geográfica de la familia Arecaceae a nivel mundial (Sol-Sánchez, 2007).

El género *Chamaedorea* se restringe particularmente a los bosques tropicales húmedos y subhúmedos en las vertientes del Pacífico y del Atlántico de América. Sus especies se distribuyen a lo largo de las

selvas húmedas desde el sur de Tamaulipas, México, hasta porciones de Colombia, Brasil, Ecuador, Perú y Bolivia; un gran número de éstas se concentra en el área montañosa del sur de México y zonas adyacentes a Guatemala (Fig. 1.2) (Hodel, 1992). México posee la mayor diversidad de especies del género en el mundo con cerca de 50 especies (Granados *et al.*, 2004).

Las especies pertenecientes a este género pueden prosperar y alcanzar su mejor desarrollo foliar a temperaturas medias de 26 a 28 °C, con una precipitación media anual de 1,600 a 4,000 mm y alrededor del 50% de luz bajo la protección de un dosel (Granados *et al.*, 2004). En la Península de Yucatán, particularmente, se han registrado dos especies: *Chamaedorea oblongata* Burret y *Chamaedorea seifrizii* Burret (Quero, 1992, Quero y Flores 2004).

1.2 REQUERIMIENTOS PARA EL CRECIMIENTO DE ESPECIES DEL GÉNERO *CHAMAEDOREA*

Los sustratos donde pueden crecer las especies de este género son muy variados, desde suelos de origen volcánico hasta suelos ricos en humus, también se le puede encontrar en suelos calcáreos. En cuanto a los requerimientos de temperatura y luz, la mayoría de las especies de *Chamaedorea* pueden sobrevivir a bajas temperaturas. Sin embargo, se tienen registros de algunas especies que resistieron incremento en la temperatura de hasta 44 °C por tres meses sin afectar hojas ni raíces (Sol-Sánchez, 2007).



Figura 1.2. Distribución geográfica actual del género *Chamaedorea* Wild en el continente americano (Sol-Sánchez, 2007).

1.3 *Chamaedorea seifrizii* Burret

Planta nativa de la Península de Yucatán y áreas adyacentes de México, Belice, norte de Guatemala y noreste de Honduras (Hodel, 1992).

Palmas dioicas, generalmente coloniales, en ocasiones forman grupos muy densos; tallos anillados, delgados hasta 5 m de alto y de 1-2 cm de diámetro, entrenudos alargados, con 4-6 hojas. **Hojas** pinnadas de 30-50 cm de largo, pecíolo de 4-10 cm, raquis de 20-50 cm de largo, con 10-20 pares de pinnas; pinnas lineares a lanceoladas, las más largas hasta 30 cm, 1-2 cm de ancho, presenta dos nervios prominentes en sus márgenes. **Inflorescencia** infrafoliar, normalmente constituye una panícula racemosa, corta, generalmente de 20 cm, pedúnculos cortos, de 3-6 cm de largo con 4-5 brácteas con las dos últimas sobrepasando el pedúnculo; inflorescencia masculina con 6-12 raquillas simples, hasta 10 cm de largo, con flores arregladas en espiral; inflorescencia femenina más corta que la masculina, de 4-6 raquillas simples hasta 10 cm de largo, de color rojizo en la fructificación. **Flores** masculinas amarillentas, cáliz imbricado; pétalos valvados; estambres con filamentos cortos y anteras bífidas en la punta; pistilodio columnar. Flores femeninas amarillas, sépalos imbricados, pétalos imbricados de 3 mm de largo; estaminodios presentes; pistilo globoso con estigmas sésiles, madurando uno solo de los carpelos, aunque en ocasiones se desarrolla otro que no alcanza la madurez. **Fruto** es una drupa globosa hasta de 1 cm de diámetro, negra en la madurez. Semilla globosa de 7-8 mm de diámetro, embrión cercano a la porción media (Hodel, 1992, Quero, 1992 y Quero y Flores 2004).

1.4 CALENTAMIENTO GLOBAL Y CAMBIO CLIMÁTICO

La Tierra tiene una temperatura de equilibrio característica, debido a la distancia que tiene con la fuente lumínica o calorífica (el Sol) llamada "efectiva". Esta no es más que el resultado del balance entre la radiación solar de onda corta absorbida por la Tierra y la de onda larga que es emitida o reflejada (albedo). Dado el balance térmico y la distancia al Sol, la temperatura efectiva de la Tierra debería ser -18°C , sin embargo la temperatura promedio anual y global es de $+15^{\circ}\text{C}$, 33°C por encima de lo esperado. Esta diferencia en la temperatura efectiva y la real se debe al efecto invernadero, que se lleva a cabo en la Tierra debido a la presencia de una atmósfera compuesta principalmente de N_2 , H_2O , CO_2 y CH_4 (Martínez y Fernández, 2004).

La atmósfera es entonces un filtro, de forma que deja pasar radiación de onda corta y refleja la radiación de onda larga. De este modo, la radiación que logra atravesar la atmósfera es absorbida por la superficie terrestre y por sus componentes, los cuales, en algún momento pueden reemitirla a la atmósfera, donde no puede salir y se queda en un ciclo de reemisión, reflejo y calentamiento. A este fenómeno es al que llamamos efecto invernadero (EI). En términos generales a este proceso se le llama convección atmosférica, en el que, el aire más frío que se encuentra en la parte inferior de la atmósfera se dilata, al calentarse por contacto directo con la radiación, se aligera y asciende, al mismo tiempo que descienden las porciones frías (superiores) descienden (Garduño, 2004).

De este modo se entiende que el calentamiento se ha dado de manera natural durante millones de años y que el clima varía en diferentes escalas temporales, desde fluctuaciones interanuales hasta variaciones en escala de millones de años (García, 2004 b). Sin embargo, este proceso ahora se ha exacerbado por alteraciones y cambios en la estructura terrestre, ya sea por causas naturales o antropogénicas, que en los últimos años se ha puesto de manifiesto como la causa principal del calentamiento global.

Dentro de las causas naturales podemos hablar de fenómenos climáticos como El Niño y La Niña que influyen de manera directa en la temperatura del océano (elemento importante en la regulación del clima) y por consiguiente en la temperatura atmosférica. Esto ha dado como resultado periodos de altas y bajas temperaturas dependiendo del evento que se presente (El Niño South Oscillation ENSO). Es importante establecer que no es la única fuente de variación climática, pero sí una de las más importantes.

Actualmente, se cuenta con herramientas que facilitan a los investigadores plantear posibles futuros escenarios del clima de acuerdo con las condiciones actuales según el Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) (2001) en los que la influencia antropogénica

es clave en el comportamiento del clima. Un claro ejemplo de esto es el incremento en las concentraciones de CO₂; que hasta antes de la revolución industrial era de 280 ppm, concentración que después de este suceso ha ido en incremento. Hasta mediados del siglo XX, las concentraciones eran de 360 ppm y los modelos plantean un incremento aún mayor durante el siguiente período (Schimel *et al.*, 1996).

El CO₂ y la temperatura de manera conjunta, son variables clave que afectan el crecimiento, desarrollo y funcionamiento de las plantas. Es necesario vislumbrar los posibles escenarios ante tal acontecimiento. Uno de los más importantes es el impacto sobre las especies de plantas que configuran la vegetación, así como la productividad, estructura y composición de los ecosistemas (Morison y Lawlor, 1999).

1.5 ÁREA DE MUESTREO

1.5.1 RESERVA DE LA BIOSFERA CALAKMUL (RBC)

Esta reserva forma parte de la segunda región de selva tropical más grande del continente americano. Se localiza al sureste del estado de Campeche dentro del municipio de Calakmul, al Este limita con el estado de Quintana Roo y al Sur con Guatemala (fig 1.3). La reserva ocupa 723.185 has, y en esta se protege la mayor superficie de selva tropical en México. Su topografía es heterogénea y el intervalo altitudinal va de los 260 a los 385 msnm (Díaz *et al.*, 2002).

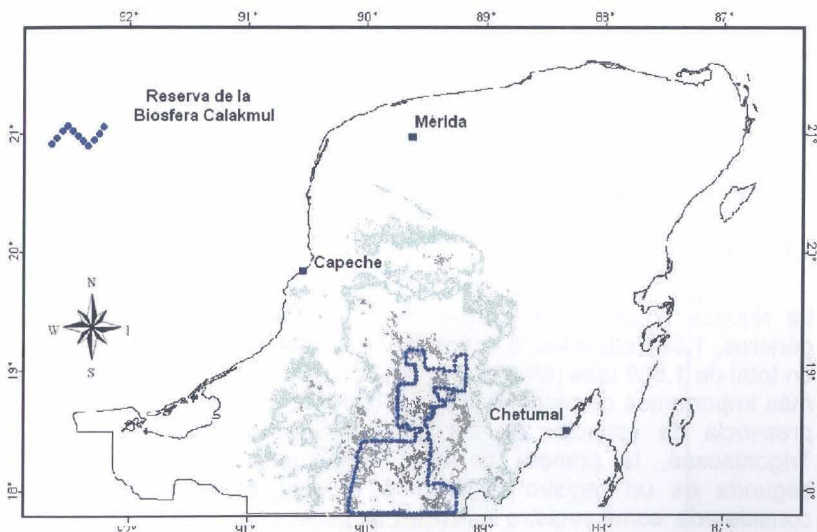


Figura 1.3. Localización de la zona de estudio, Reserva de la Biosfera.

Por su posición geográfica, la reserva alberga una gran biodiversidad representativa de las zonas tropicales de México y Centroamérica. Se considera que en esta se alberga cerca del 80% de las especies de la flora peninsular (aproximadamente 1,600 especies de plantas vasculares) (Díaz *et al.*, 2002). Aquí se localiza la selva baja subperennifolia más conservada de México (Carabias *et al.*, 2000 y Díaz *et al.*, 2002). Se encuentra en laderas de poca pendiente, tienen altitudes mayores a los 30 m y cubren una superficie menor a las 10,000 ha. Las selvas medianas subcaducifolias cubren la mayor superficie de la reserva con más de 480,000 ha y son comunidades vegetales de 15 a 25 m de altura en donde un 25 a 50 % de las especies pierden sus hojas durante la sequía. También están presentes las selvas bajas inundables subcaducifolias, que tienen una superficie importante de alrededor de

85,000 ha, la altura del dosel va de los 4 a 15 m y un 25 a 50 % de las especies pierden sus hojas (Arriaga *et al.*, 2000).

1.5.2 RELIEVE

La RBC forma parte de la planicie yucateca y de El Petén de Guatemala, en sus lomeríos alcanza elevaciones algo superiores a los 400 msnm. Los sistemas de drenaje de la región son el cárstico y el fluvial. Los flujos son principalmente hacia el noroeste y oeste (Golfo de México). El área muestra una estructura anticlinal importante en el sur de Campeche, que se precipita al norte (Carabias *et al.*, 2000). La meseta de Zoh-Laguna tuvo su origen en levantamientos verticales y ligeros plegamientos. Toda la meseta está ocupada por la formación Xpujil cuya edad ha sido calculada del Cretácico superior. Esta formación se extiende hasta las fronteras con Belice y Guatemala y está constituida de capas de yeso que en algunos lugares alcanzan hasta 125 m de espesor; estas capas de yeso a veces se presentan expuestas en la superficie y otras cubiertas por calizas delgadas de edad más reciente, probablemente del paleoceno inferior (Martínez *et al.*, 2001).

1.5.3 VEGETACIÓN

La riqueza florística de la reserva se estima en 147 familias, 726 géneros, 1,537 especies, 5 subespecies, 23 variedades y 4 formas, con un total de 1,569 taxa (Martínez *et al.*, 2001). Las asociaciones vegetales más importantes corresponden al sapotal y al ramonal. Es relevante la presencia de especies de las familias Sapotaceae, Canellaceae y Trigoniaceae, la primera de ellas con importancia económica, la segunda es un registro único para el continente y la tercera es considerada como registro único en la península. Se han identificado cuatro especies amenazadas y dos raras (Díaz *et al.*, 2002).

1.5.4 FAUNA

Se han registrado 90 especies de mamíferos. En las aves, alrededor de 60 especies de las 235 registradas son migratorias y en los peces que habitan las aguadas, estudios recientes han mostrado la presencia de 18 especies nativas. Se encuentran listadas 10 especies en peligro de extinción, 11 amenazadas, seis raras y una sujeta a protección especial, enlistándose cinco especies endémicas (Diario Oficial de la Federación 1994).

La reserva de la Biosfera Calakmul constituye un corredor biológico para el paso de especies del norte de Yucatán hacia el sur y de las especies de climas húmedos y subhúmedos de Chiapas y el Petén hacia el Caribe (Díaz *et al.*, 2002).

1.5.5 CLIMA

El clima de la Reserva de la Biosfera Calakmul de acuerdo a la clasificación climática de Köppen modificada por García (2004), es cálido subhúmedo (Aw), con un claro gradiente de precipitación que disminuye de sur a norte. Como consecuencia de esta característica existen tres subtipos climáticos en un gradiente del subhúmedo Aw₁, al subhúmedo intermedio pero con alto porcentaje de lluvia invernal Aw_{1(x')} y finalmente en el sur el más húmedo de los subhúmedos Aw₂ (fig. 1.4), con lluvias en verano por influencia de vientos alisios y ondas tropicales. La precipitación anual es muy variable de un año a otro (Martínez *et al.*, 2001).

El 30% de la reserva está dentro de la zona cálido subhúmedo de mayor humedad Aw₂; el subtipo climático cálido subhúmedo Aw_{1(x')} comprende el 60% de la zona central del área de estudio y el subtipo cálido subhúmedo de menor humedad Aw₁ en el norte comprende 10% del área (García, 2004).

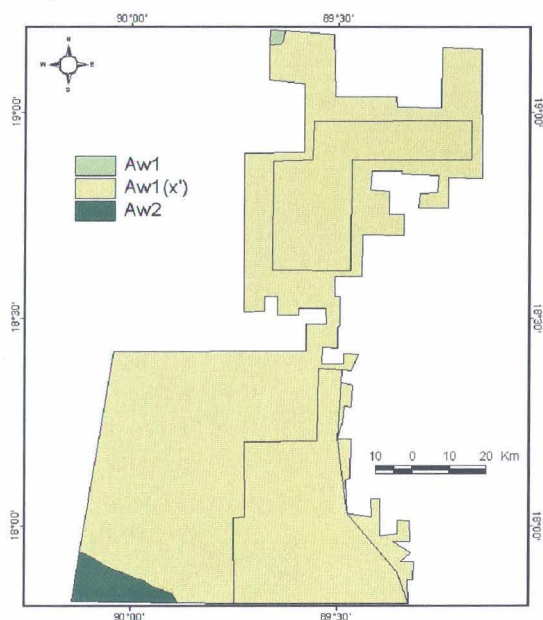


Figura 1.4. Mapa de climas correspondiente a la Reserva de la Biosfera Calakmul (Encalada *et al.*, 2004).

1.6 JUSTIFICACIÓN

El estudio de la fenología de las poblaciones y especies vegetales nos permite explicar las relaciones que tiene esta con el ambiente y así comprender el funcionamiento de los ecosistemas (Bernard, 2007). Al respecto existen diversos estudios sobre el efecto de cambios en el clima y su influencia en la fenología de poblaciones vegetales. Sin embargo, pocas investigaciones están enfocadas a la fenología de poblaciones y especies tropicales, así como su relación con la temperatura y el aumento de ésta. Algunas investigaciones se han llevado a cabo con especies de arecáceas, en particular con las pertenecientes al género *Chamaedorea* (Ibarra- Manríquez, 1992). Los eventos reproductivos determinan la dinámica de las poblaciones y la adecuación de futuras generaciones. Debido a que *Ch. seifrizii* es sensible a cambios en los componentes climáticos, tales como temperatura, humedad y fotoperíodo, es importante evaluar el posible impacto del cambio climático global y regional en la fenología de la especie. Por todo lo anterior, el presente trabajo propone estudiar los posibles efectos del aumento de la temperatura ambiente teniendo como modelo a *Ch. seifrizii*.

1.7 HIPÓTESIS

Ante el posible efecto del calentamiento global, nos hemos formulado una serie de preguntas acerca de las consecuencias que pudiera llegar a acarrear sobre especies vegetales en la Península de Yucatán, tales como:

¿Se están presentando cambios fenológicos, vegetativos o reproductivos, en algunas especies de palmas? En todo caso, ¿puede *Chamaedorea seifrizii* ser un modelo para entender estos posibles cambios? ¿Pueden variar las fenofases de esta especie a consecuencia del aumento de la temperatura? Para tratar de responder estas preguntas, nos hemos planteado la siguiente hipótesis:

La temperatura es uno de los principales factores que influye en los patrones fenológicos de las plantas. En zonas tropicales con selvas secas estacionales, como en la Península de Yucatán, las plantas presentan diferentes etapas fenológicas como respuesta a diferentes condiciones de tiempo o temporadas. Por lo tanto, se espera encontrar diferencias en los patrones fenológicos de individuos de *Ch. seifrizii*, que se encuentran bajo condiciones controladas de temperatura (máximas de 30°, 35° y 45°C), respecto a aquellas que se desarrollan en su hábitat natural.

1.8 OBJETIVOS

1.8.1 OBJETIVO GENERAL

Evaluar el efecto de la temperatura ambiental sobre la fenología vegetativa y reproductiva de *Chamaedorea seifrizii* en relación al calentamiento global o cambio climático.

1.8.2 OBJETIVOS PARTICULARES

- A. Caracterizar las variables ambientales en una muestra de la población de *Chamaedorea seifrizii* en su hábitat natural.
- B. Analizar y comparar las respuestas fenológicas de *Chamaedorea seifrizii* bajo diferentes condiciones controladas de temperatura y en su hábitat natural.
- C. Analizar la relación entre las variables ambientales y las respuestas fenológicas de *Chamaedorea seifrizii*.
- D. Establecer los tiempos de floración y fructificación de *Chamaedorea seifrizii* a partir de los datos obtenidos de ejemplares de herbario.
- E. Evaluar los posibles escenarios de respuesta fenológica de *Chamaedorea seifrizii* ante el aumento de temperatura máxima.

1.9 MATERIAL Y MÉTODO

1.9.1 DISEÑO EXPERIMENTAL

El método seleccionado para el cumplimiento del objetivo general planteado en este estudio, se ha dividido en dos partes: (Fig. 1.5) la primera consiste en una fase experimental en cámaras de crecimiento con tres temperaturas máximas controladas (30, 35 y 45 °C) y un grupo control ubicado en el Jardín Botánico del Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY), registrando la humedad relativa y la luz. La segunda; es un monitoreo de la población en su hábitat natural. En los dos casos el tiempo de estudio corresponde a un ciclo anual, de abril del 2008 a marzo del 2009.

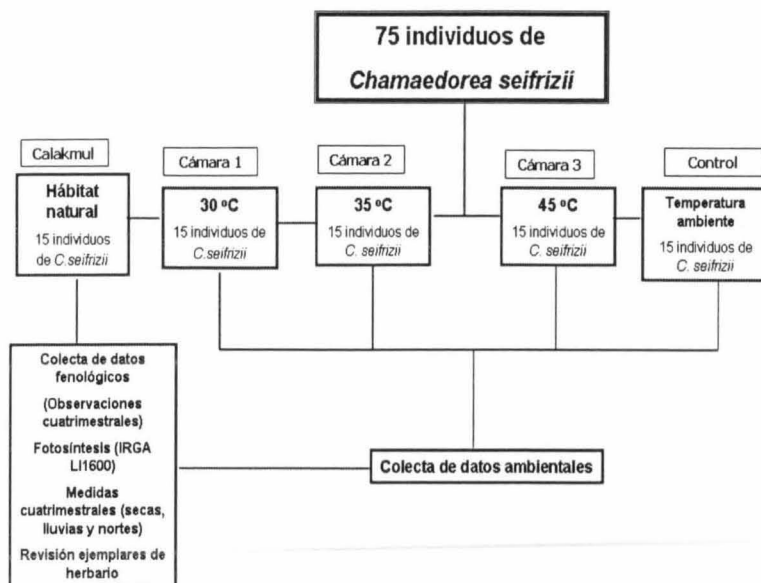


Figura 1.5. Diagrama diseño experimental

1.9.2 INDIVIDUOS EN SU HÁBITAT NATURAL

Con la finalidad de monitorear la fenología vegetativa y reproductiva de *Chamaedorea seifrizii* en su hábitat natural y su relación con la temperatura, se realizaron tres muestreos en la zona de estudio, correspondientes a la temporada de sequía, lluvia y nortes, se seleccionaron y marcaron 15 individuos de *Ch. seifrizii*, los cuales tenían aproximadamente la misma edad fisiológica que los individuos empleados en la fase experimental (dos años).

Las observaciones fenológicas cuatrimestrales consistieron en registrar el número de inflorescencias por planta y el número de flores por inflorescencia, el número de frutos, número de hojas, altura de la planta y número de rametos.

1.9.3 FASE EXPERIMENTAL

Se inició con la implementación de tres cámaras de crecimiento de 6 m², ubicadas en el CICY, en las que se calibraron temperaturas máximas de 30, 35 y 45 °C respectivamente, así como un grupo control, ubicado en el Jardín Botánico del CICY, en el que simulan condiciones similares a las que suceden en el medio natural, con la diferencia que eran regadas periódicamente para evitar el estrés hídrico. En cada tratamiento y en el control se contó con 15 individuos juveniles de *Ch. seifrizii* respectivamente. Para realizar las observaciones fenológicas se registró quincenalmente el número de hojas vivas, altura de la planta desde el ápice a la base, número de rametos, número de inflorescencias por planta, número de flores por inflorescencia y el número de frutos.

1.10 BIBLIOGRAFÍA

- Arriaga, L., Espinoza, J., Aguilar, C., Martínez, E., Gómez, L. y Loa, E. 2000. Regiones Terrestres Prioritarias de México. CONABIO.
- Carabias, J., Provencio, E., de la Maza, E., Rodríguez de la Gala, M. 2000. Programa de Manejo Reserva de la Biosfera. Instituto Nacional de Ecología. NAM. México. 270 pp.
- Diario Oficial de la Federación. 1994. Norma Oficial Mexicana, que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas, en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial. México, D.F. 16 de Mayo, 10: 1-60.
- Díaz, G., Castillo, A. y García, G. 2002. Distribución espacial y estructura arbórea de la selva baja subperennifolia en un ejido de la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México. Universidad y Ciencia 35: 11-28. Campeche, México.
- Universidad y Ciencia 35: 11- 28.
- Dransfield, J. 1978. Growth forms of rain forest palms. In P. B. Tomlinson and M. H. Zimmermann (Eds.). Tropical trees living systems, pp. 247-268. Cambridge University Press, Cambridge.
- Dransfield, J., Uhl, N., Asmussen, C., Baker, W., Harley, M. y Lewis, C. 2008. Genera Palmarium. The evolution and classification of Palms. Kew Publishing, Royal Botanical, Garden. London. pp. 732
- Encalada V., Orellana, R. y García-Contreras, G. 2004. Mapa de Climas 1:250,000. Plan Ecoregional de las Selvas Maya Zoque y Olmeca. T.N.C. y Pronatura península de Yucatán.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. UNAM. Quinta Edición. México.
- García, L. 2004 Evidencia de cambio climático: cambios en el paisaje. En: Martínez, J. y Fernández A. Cambio Climático: una visión desde México. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Instituto Nacional de Ecología. México. pp. 522.
- Guardiño, R. 2004. ¿Qué es el efecto invernadero? En: Martínez, J. y Fernández A. Cambio Climático: una visión desde México. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Instituto Nacional de Ecología. México. pp 522.
- Granados, S., Hernández G., López R. y López S. 2004. El cultivo de la palma Camedor (*Chamaedorea* sp.) en sistemas agroforestales de Cuichapa, Veracruz. Revista Fitotecnia Mexicana 27 (3): 233-24
- Hodel, D. 1992. Chamaedorea Palms. The species and their cultivation. Allen Press Inc. U.S.A. pp. 338 Jones, D. L. 1995. Palms Throughout the World. Smithsonian Institution Press Washington D.C U.S.A. pp 410 Academic Press.
- Jones, D. 1995. Palms Throughout the World. Smithsonian Institution Press Washington D.C. U.S.A. pp 410

- Martínez, J. y Fernández A. Cambio Climático: una visión desde México. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Instituto Nacional de Ecología. México. pp 522.
- Martínez, E., Sousa, M., y Ramos, A. C. XXII. Región de Calakmul, Campeche. BUNAM, 2001 55 páginas. ISBN 968-36-9770-4.
- Quero, R. 1992. Las palmas silvestres de la Península de Yucatán. Publicaciones Especiales del Instituto de Biología UNAM. México. pp. 63.
- Quero, R. y Flores J. S. 2004. Etnoflora yucatanense. Universidad Autónoma de Yucatán. Fascículo 23, México. 119 pp
- Schimel, D., Ives, D., Enting., Heimann, M., Joos, F., Raynaud, D. y Wigley, T. 1996. CO₂ and the Carbon Cycle. In Climate Change. 1995. (Eds. Houghton, L. G., Meira Filho, B. A., Callendar, N., Harris, A., Kattenberg and Maskell, K.), pp. 65-131, IPCC, Cambridge University Press, Cambridge.
- Sol-Sánchez, A. 2007. Ecological and economic factors affecting the sustainable production of camedor palm (*Chamaedorea elegans* Mart.) in Peten, Guatemala and Veracruz, Mexico. PHD. Tropical Agricultural Research and Higher Education Center. Costa Rica. pp 157
- Tomlinson, P. 1990. The structural biology of palms. Clarendon Press, Oxford. USA. pp. 477.

Capítulo II. Fenología de *Chamaedorea seifrizii* (Burret) en la Reserva de la Biosfera Calakmul

2.1 ANTECEDENTES

El crecimiento en plantas se define como el incremento en tamaño. Éste se restringe a zonas específicas formadas por células nuevas provenientes de una división celular de meristemos. El proceso de la división celular por sí solo, no causa incremento en tamaño, pero las células producto de esta división crecen y producen incremento en volumen, lo que puede considerarse como crecimiento (Barthelémy y Caraglio, 2007).

Todas las estructuras vegetales presentan dos tipos de crecimiento, el determinado y el indeterminado. Las estructuras determinadas son aquellas que crecen hasta alcanzar un tamaño y forma definidos, momento en el cual se detiene, provocando eventualmente senescencia y muerte (hojas, flores y frutos). Las indeterminadas crecen de forma indefinida debido a que sus zonas meristemáticas están activas permanentemente, con lo que se encuentran en constante renovación y crecimiento. Las estructuras que presentan éste tipo de crecimiento son sobre todo los ápices de tallos y raíces (Periasamy, 1965, Salisbury y Ross, 1991 y Perreta y Veggeti, 2005).

Debido a su gran plasticidad y a que el comportamiento del crecimiento no es generalizado en las plantas, algunas especies pueden responder como organismos determinados e indeterminados; las especies hapaxánticas florecen una sola vez; posteriormente mueren. Las pleonánticas florecen una o más veces durante su ciclo de vida, el meristemo regresa a un estado en el que solo produce órganos vegetativos de crecimiento. El crecimiento continuo o indeterminado es característico de plantas que crecen en climas húmedos. Las especies con este comportamiento presentan una producción constante de hojas o yemas a lo largo del año (Periasamy, 1965 y Barthelémy y Caraglio, 2007).

Las plantas crecen por la acumulación progresiva de elementos repetidos: hojas, yemas, entrenudos, ramas y flores que juntas forman un módulo (Maillete, 1985; Montenegro, 1992; Jones, 1985 y Begon *et al.* 1996). Una planta está formada por módulos morfológicamente distintos. Dependiendo de la especie, su plasticidad y variabilidad genética intrínseca generará los tipos de módulos (Montenegro, 1992 y Harper, 1974). Las monocotiledóneas presentan crecimiento continuo; en las palmeras, la composición de la corona es uniforme, una vez que se alcanza el estado adulto, y existe un potencial para la formación, crecimiento y pérdida final de hojas a una tasa constante. Por cada hoja nueva se pierde la hoja más vieja y la corona incluye una serie continua

de hojas que representan todos los estadios de desarrollo. En la fase reproductiva se observan inflorescencias (Hallé *et al.* 1978).

2.1.1 ARQUITECTURA

La estructura general de una palma presenta un tallo solitario o varios, y cada uno un brote con una sola zona meristemática encargada de producir hojas y un segmento de tallo; las hojas se arreglan en una corona en espiral. La axila de cada hoja potencialmente presenta una yema, una elongación del tallo entre la intersección de las hojas produce un entrenudo (Dransfield *et al.*, 2008). Un nudo, la hoja asociada, la yema apical y el entrenudo, se ha considerado como la unidad de crecimiento y se ha denominado módulo (Tomlinson, 1990).

Para describir el hábito de crecimiento de una palma en términos de su arquitectura, es necesario tomar en cuenta la diversidad de hábitats donde se desarrollan. El modelo que describe la arquitectura y el hábito del género *Chamaedorea* es el modelo de Tomlinson (1990), el cual incluye individuos con el eje ramificado exclusivamente desde la base, y dependiendo de la ubicación del eje individual se reconocen dos subdivisiones: pleonánticos, o hapaxánticos (fig. 2.1); el 95% de las especies de palmas presentan crecimiento pleonántico en el que las inflorescencias aparecen en el eje de la hoja y la fase de floración es extensa e indeterminada.

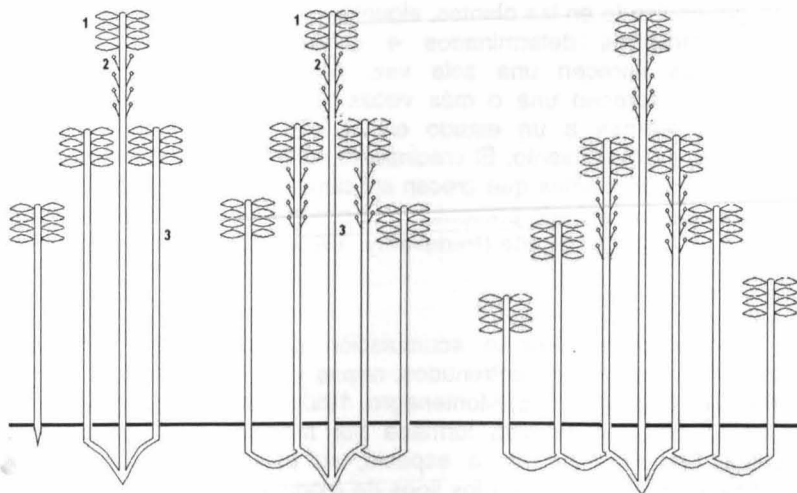


Figura 2.1. Modelo de crecimiento de Tomlinson. Diagrama de desarrollo en una palma representando su crecimiento. 1) Hojas, 2) Inflorescencias y 3) Ejes pleonánticos). Tomado de: Tomlinson (1990).

Un factor importante en la estructura de las palmas es la estatura, este es un atributo ecológico que determina la habilidad competitiva en las plantas. Dransfield (1978) reconoce cuatro categorías:

1. Arborescentes. Estas palmas alcanzan el dosel de la selva.
2. Arbustivas. Palmas pequeñas que se encuentran en el sotobosque.
3. Acaules. Palmas sin un tronco visible, el tallo verdadero puede ser subterráneo o si es aéreo es muy corto.
4. Trepadoras. Palmas con tallos angostos y entrenudos largos, que no se sostienen por si mismos, se anclan y trepan con ganchos.

Las palmas del género *Chamaedorea* pertenecen a la categoría de arbustivas, este término no es fácilmente aplicable para monocotiledóneas, en este caso se refiere a palmas con múltiples tallos, las cuales no exceden los 5 m de alto (Fig. 2.2).

Se consideran a los organismos modulares como una colonia genéticamente exacta (un genet), que conforma una población, donde, podemos ver subunidades bien estructuradas (rametos), la forma en la que están fisiológicamente integrados varía marcadamente entre especies, así como muchas características de la población y de la dinámica poblacional (Fig. 2.1) (Perreta y Veggeti, 2005).



Figura 2.2. Tallo erecto o trepador, cespitoso de *Chamaedorea seifrizii* (Burret) Arecaceae. Modificado de Dransfield (2008)

Los patrones de crecimiento definidos por modelos arquitectónicos y los eventos recurrentes están genéticamente determinados y su expresión solo se afecta bajo condiciones ecológicas extremas del ambiente (Perreta y Veggeti, 2005 y Barthélémy y Caraglio, 2007).

La fenología se encarga del estudio de la secuencia de eventos biológicos recurrentes (fenofases) en los seres vivos durante su ciclo de vida; los cambios entre cada fenofase están influenciados por factores próximos y distales, que en conjunto establecen la periodicidad del organismo a lo largo de un año. Dentro de la fenología se pueden distinguir dos categorías: vegetativa y reproductiva: la primera incluye básicamente la producción y caída de hojas; las fenofases reproductivas son la floración y la fructificación.

Es importante resaltar que los ciclos fenológicos de las plantas tropicales son más complejos que los de especies templadas, ya que presentan patrones irregulares de difícil reconocimiento, tanto en la fenología vegetativa como en la reproductiva, principalmente en estudios a corto plazo (Morellato *et al.* 2000; Bencke e Morellato, 2002).

2.2 MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1 SITIO DE MUESTREO

El sitio de muestreo, de acuerdo a las coordenadas geográficas (18° 14' 47" N y 89° 51' 48" O), se localiza en el kilómetro 27 dentro de la Reserva de la Biosfera Calakmul y pertenece a la zona climática, Aw₁(x') que corresponde al clima cálido subhúmedo con lluvias en verano y alto porcentaje de lluvia invernal. El tipo de vegetación es selva alta y mediana subperennifolia. La selva mediana subperennifolia es la más abundante en la zona, cubriendo más de la mitad de la meseta de Zohlaguna y los declives orientales; en los declives occidentales está restringida a las cañadas.

La cubierta vegetal del sitio está compuesta principalmente por *Piper amalago* L. (Piperaceae), *Malmea depressa* (Baill) R.E. Fr. (Annonaceae), *Brosimum alicastrum* Sw. (Moraceae), *Chamaedorea seifrizii* Burret (Arecaceae), *Hampea trilobata* Standl (Malvaceae), *Coccoloba acapulcensis* Standl. (Polygonaceae), *Manilkara zapota* (L.) P. Royen, *Pouteria unilocularis* (Donn. Sm.) Baehni, *Pouteria campechiana* (Kunth) Baehni (Sapotaceae), *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. (Bombacaceae) y *Bursera simaruba* (L.) Sarg. (Burseraceae).

Por ser una selva mediana subperennifolia, el suelo está cubierto por abundante hojarasca prácticamente durante todo el año, los árboles pueden alcanzar hasta los 18 m de altura formando un dosel cerrado con eventuales claros y ausencia del estrato herbáceo a excepción de algunas plántulas de *Brosimum alicastrum*, el micro clima al interior de la selva es cálido subhúmedo, con una temperatura que oscila entre los 19.3 y 32.6 °C, el flujo de fotones para la fotosíntesis (FFF) en el interior del dosel se registró entre 1.1 y 18.1 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, la mínima humedad relativa registrada es de 44.1% y una máxima de 100%.

Es interesante hacer notar que en la zona núcleo de la reserva, que es dónde se realizaron los muestreos, la única especie de palma en el sitio es *Ch. seifrizii*. En zonas más al sur, se presentan poblaciones residuales de *Bactris mexicana* Mart., *Gaussia maya* (O. F. Cook) H. Quero, *Sabal mauritiformis* (H. Karst.) Griseb. y H. Wendl., *Attalea cohune* Mart. y *Chamaedorea oblongata* Mart.

2.2.2 DISEÑO EXPERIMENTAL

El método seleccionado para el cumplimiento del objetivo planteado en este estudio, consistió en el monitoreo de una muestra de 15 individuos de una población de *Ch. seifrizii* que crece de manera natural en la Reserva de la Biosfera Calakmul, estos se marcaron y cada cuatro meses se registraron los cambios en las fenofases vegetativa y reproductiva.

2.2.3 OBSERVACIONES FENOLÓGICAS

Los datos fenológicos se obtuvieron por medio de observaciones cuatrimestrales en el periodo comprendido entre abril del 2008 a marzo del 2009, de acuerdo a la propuesta por Fournier (1974) en el que cada cambio se evalúa individualmente mediante una escala que varía entre 0 y 4, así: 0 (ausencia del evento), 1 (presencia del evento con una magnitud entre 1 y 25%), 2 (presencia del evento con una magnitud entre 26 y 50%), 3 (presencia del evento con una magnitud entre 51 y 75%) y 4 (presencia del evento con una magnitud entre 76 y 100%).

Por medio del analizador de gases en infrarrojo (IRGA LI-6400, LI-COR, Nebraska, USA) se llevó a cabo el monitoreo estacional de la actividad fotosintética correspondiente a tres temporadas climáticas sequía 15 y 16 de mayo del 2008, y lluvia 19 y 20 de septiembre del 2008 y nortes 8 y 9 de febrero del 2009, en diez individuos de *Ch. seifrizii*.

2.2.4 FENOFASES

2.2.4.1 VEGETATIVA

Para obtener los datos fenológicos pertenecientes a esta fenofase se midió de forma cuatrimestral en cada uno de los individuos; número de hojas, altura de la planta y número de rametos.

2.2.4.2 REPRODUCTIVA

La colecta de datos pertenecientes a la fenofase reproductiva se realizó registrando el número de inflorescencias por planta y el número de flores por inflorescencia. Las observaciones se realizaron por dos días cada cuatro meses.

2.2.4.3 FOTOSÍNTESIS

Por medio del analizador de gases en infrarrojo (IRGA LI1600), se llevó a cabo el monitoreo de la actividad fotosintética de 10 individuos de *Ch. seifrizii*, seleccionando aleatoriamente dos pinnas de hojas intermedias en cada individuo. La actividad fotosintética se midió realizando marchas diurnas con intervalos de tres horas comenzando a las 7h y terminando a las 17h, en tres temporadas climáticas: sequía, lluvia y nortes.

2.2.5 PARÁMETROS AMBIENTALES

En cada muestreo se colocaron de manera preferencial 3 data loggers (HOBO: temperature, Rh y LI) aproximadamente a 2 m de altura, para registrar los siguientes parámetros ambientales: temperatura, humedad y luz en un ciclo diurno, estos se retiraban al terminar el muestreo.

2.2.6 REVISIÓN DE EJEMPLARES DE HERBARIO

Adicionalmente a los datos fenológicos obtenidos en campo se realizó una revisión de 94 ejemplares de herbario de *Ch. seifrizii*, en los herbarios *U Najil Tikin Xiw* (CICY), Herbario Nacional de México (MEXU, Instituto de Biología, UNAM) y Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB), donde se tomaron datos fenológicos de la especie, correspondientes a la fenofase reproductiva, de colectas realizadas en la Península de Yucatán. A partir de estos datos se generó un fenograma con la floración y fructificación de la especie de 1980 a 2002.

De los datos obtenidos a partir de los ejemplares de herbario se realizaron mapas de distribución en la Península de Yucatán de acuerdo a su estado fenológico: floración y fructificación en tres temporadas climáticas (sequía, lluvia y nortes). Para su estudio la fructificación se dividió en tres diferentes estados de desarrollo: fr1, (fruto verde), fr2 (fruto intermedio) y fr3 (fruto maduro).

Los mapas de floración y fructificación se dividieron en dos periodos de tiempo uno de 1959 a 1992 que según el IPCC (2001), es el lapso en el cual no se apreciaban los efectos del cambio climático, el segundo periodo comprende de 1993 en adelante, en este periodo ya se aprecian cambios en los componentes del clima y se aprecian los efectos del cambio climático a nivel global.

2.2.7 ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE RESULTADOS

La comprobación de la existencia de diferencias significativas de las variables ambientales (temperatura, humedad relativa y luz) en tres temporadas climáticas en la Reserva de la Biosfera Calakmul se realizó por medio de una ANOVA de una vía y para establecer cuales medias son significativamente diferentes unas de otras se realizó una prueba adicional q de Tukey.

Para evaluar diferencias significativas en las fenofases entre temporadas climáticas se llevó a cabo un ANOVA de una vía.

Para analizar la actividad fotosintética se realizó un ANOVA de una vía y posteriormente para comparar la actividad fotosintética entre temporadas, se realizó una prueba q de Tukey.

2.3 RESULTADOS

2.3.1 VARIACIÓN DIURNA DE LAS VARIABLES AMBIENTALES EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA CALAKMUL

En términos de humedad relativa, los valores más altos se registraron durante la temporada de lluvia en el mes de septiembre de 2008 con un valor máximo durante todo el día de 100% de humedad relativa, sin presentar oscilaciones. Los valores más bajos de esta variable se registraron durante la temporada de sequía con valores mínimos de 44% de humedad relativa a las 13 h durante abril y máximas de 90% a las 7 h en la misma temporada. Durante la temporada de nortes, los valores de humedad oscilaron desde un mínimo de 45 % a las 7 h y hasta 85% a las 13 h (Fig. 2.3 A). Existen diferencias significativas en la humedad relativa ambiental entre temporadas climáticas en la Reserva de la Biosfera Calakmul (Fig. 2.3 A). Sin embargo, al comparar las temporadas climáticas por medio de una q de Tukey (cuadro 2.1), se observa que la humedad relativa durante la temporada de sequía y de nortes no presenta diferencias significativas.

La oscilación temporal de los valores de temperatura a la sombra, del sotobosque del sitio de muestreo elegido (Fig. 2.3 B), indica que durante la temporada de sequía y de lluvia se registraron los valores más altos de esta variable. El registro de mayor temperatura en el periodo de estudio se observa durante la temporada de lluvia con un valor de 33.22 °C a las 15 h durante septiembre de 2008. Los valores más bajos se registraron durante la temporada de nortes en febrero (2009) con oscilaciones de 19 °C (7 h) a 22 °C (13 h). Para establecer las diferencias de temperatura ambiental entre temporadas climáticas se realizó una comparación por medio de una q de Tukey (cuadro 2.2) donde se observa que entre las temporadas de lluvia y sequía en la reserva de la Biosfera Calakmul no existen diferencias significativas.

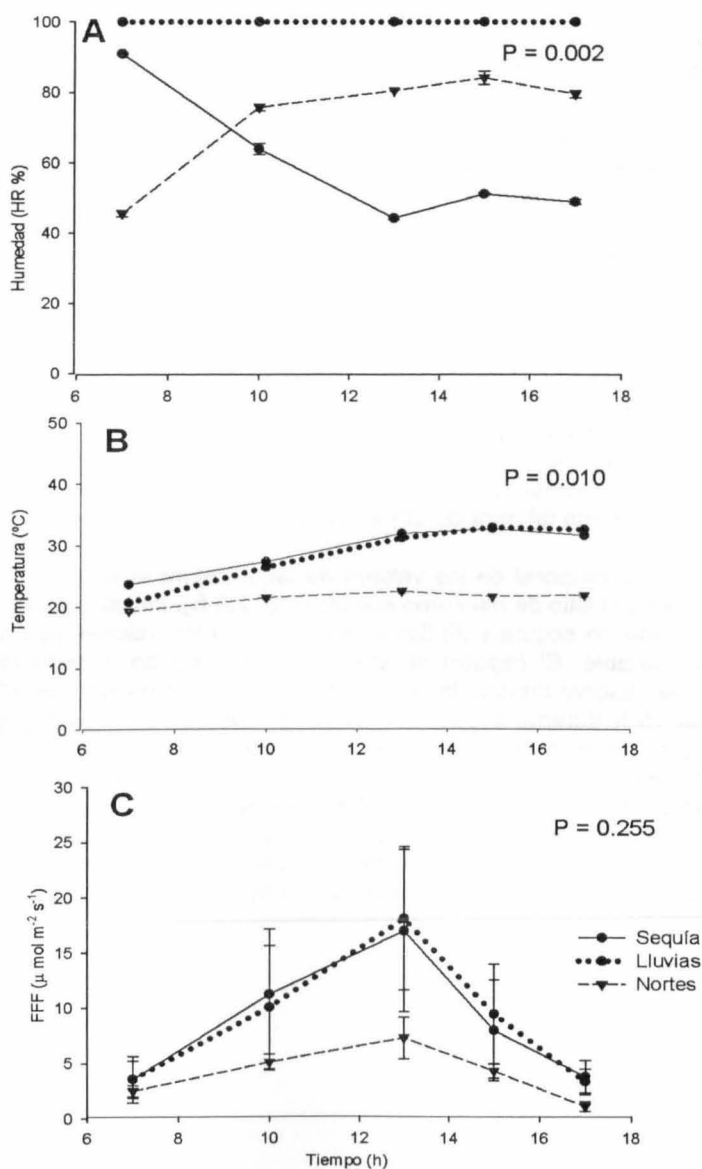


Figura 2.3. Variación diurna de los valores de (A) humedad relativa (%), (B) temperatura ambiente °C y (C) luz ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) por temporada climática en la RBC durante el periodo de estudio.

Cuadro 2.1. Comparación múltiple de la humedad relativa ambiental registrada en la RBC en tres temporadas climáticas, con los grados de significancia.

HUMEDAD		q- Tukey	
COMPARACIÓN	Dif. de medias	P	P<0.050
Lluvias vs. Sequía	40.273	0.002	Si
Lluvias vs. Nortes	26.99	0.027	Si
Nortes vs. Sequía	13.283	0.334	No

Referente a la luz (Fig.2.3 C), durante la temporada de nortes el mes de febrero (2009) presentó el intervalo más bajo durante el periodo de estudio, con valores de $2.63 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (7 h) a $7.38 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (13 h). Por otra parte la temporada de lluvia y sequía presentaron la mayor oscilación entre horas, y al mismo tiempo se comportan de manera similar al registrar un mismo valor mínimo a las 7 h ($3.86 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y un valor máximo muy similar, $17 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sequía y $18.1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ lluvia. Al realizar un ANOVA de una vía, observamos que no existen diferencias significativas respecto a la cantidad de FFF que incide en el sitio de estudio entre temporadas climáticas ($P= 0.225$).

Cuadro 2.2. Comparación múltiple de la temperatura ambiental registrada en la RBC en tres temporadas climáticas, con grados de significancia.

TEMPERATURA		q- Tukey	
COMPARACIÓN	Dif. de medias	P	P<0.050
Sequía vs. Nortes	8.094	0.015	Si
Sequía vs. Lluvias	0.698	0.955	No
Lluvias vs. Nortes	7.396	0.025	Si

Al observar diferencias significativas entre la temperatura y la humedad en al menos dos temporadas climáticas (lluvias y sequía), se realizó una gráfica de déficit de presión de vapor a temperatura ambiente y presión de vapor a saturación. En la figura 2.4 se observan diferencias significativas ($P<0.01$) en el déficit de presión de vapor entre temporadas, siendo durante la sequía cuando se observa menor déficit, mientras que en la temporada de lluvia no existe variación a lo largo del día con un déficit de presión de vapor de 0 (kPa). Al respecto, en nortes se presenta el comportamiento más anómalo de las temporadas por registrar lluvias intermitentes durante el día.

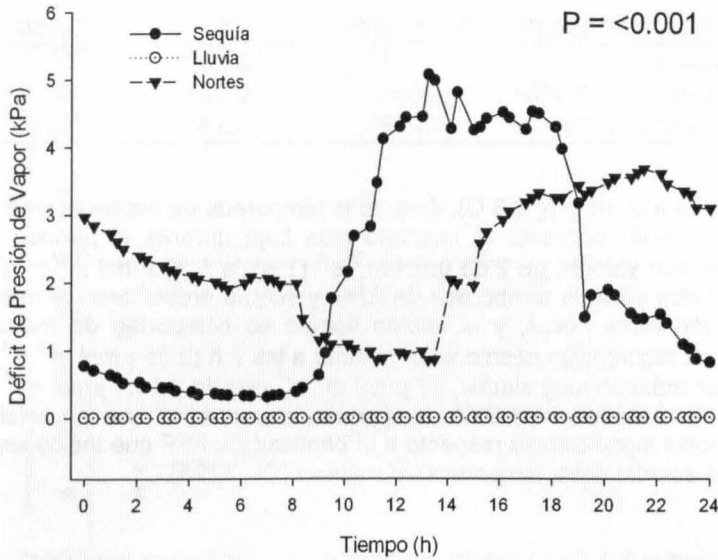


Figura 2.4. Curso diario del déficit de presión de vapor a temperatura ambiente y presión de vapor a saturación, en tres temporadas climáticas sequía (abril), lluvia (septiembre) y nortes (febrero) en el sitio de muestreo.

2.3.2 FENOLOGÍA

2.3.2.1 FENOFASE VEGETATIVA

Se observa que en la muestra de la población de esta especie en su hábitat natural no existen diferencias significativas ($P= 1.000$) en la tasa de crecimiento (altura) entre temporadas (Fig. 2.5) y el crecimiento vegetativo de *Ch. seifrizii* se da de manera continua durante todo el año (Fig. 2.6).

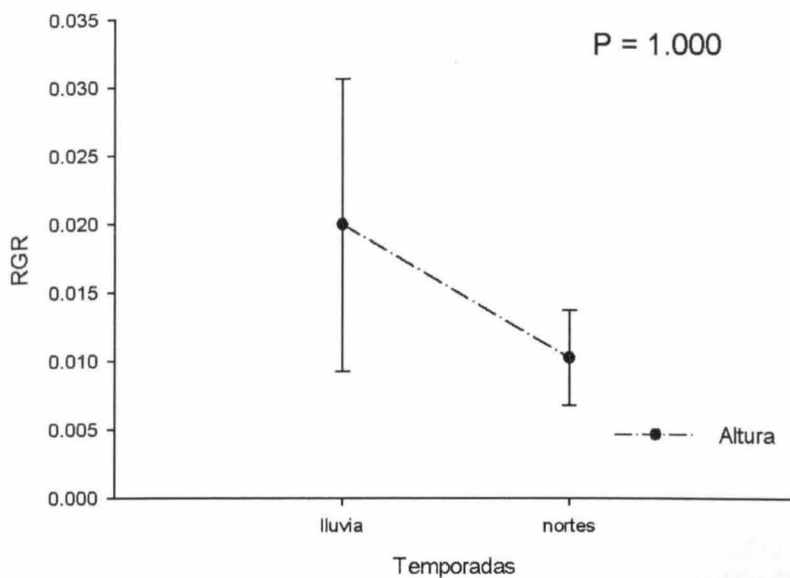


Figura 2.5. Tasa de crecimiento (altura) de una muestra de la población de *Chamaedorea seifrizii* durante el periodo de estudio comprendido de abril del 2008 a marzo del 2009 en la Reserva de la Biosfera Calakmul. $n = 15$

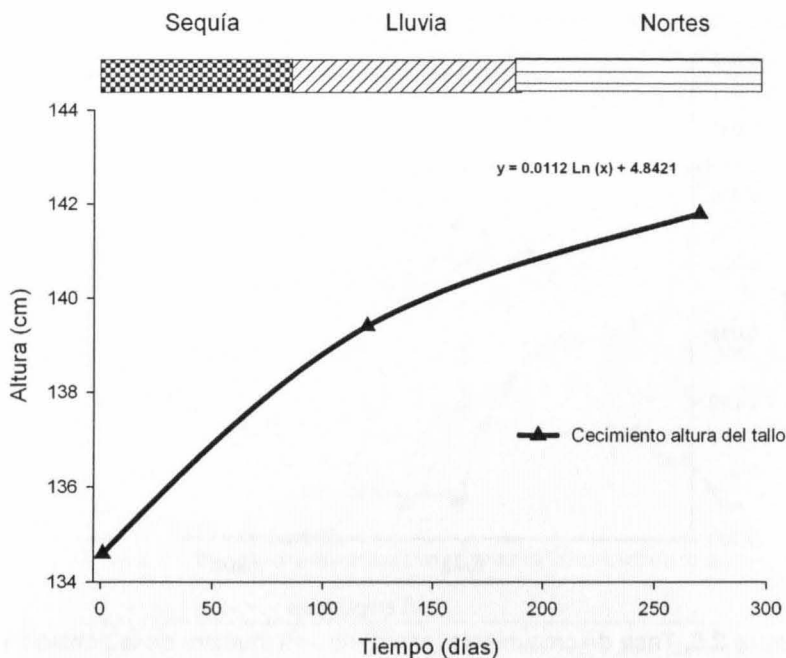


Figura 2.6. Crecimiento acumulado en altura del tallo de una muestra de la población de *Chamaedorea seifrizii* en la Reserva de la Biosfera Calakmul.

2.3.2.2 PRODUCCIÓN DE HOJAS

En cuanto a la producción de hojas de *Ch. seifrizii* en condiciones naturales se observa un crecimiento continuo durante todo el año (Fig. 2.7) y no se observan diferencias significativas ($P= 0.751$) entre temporadas (Fig. 2.8).

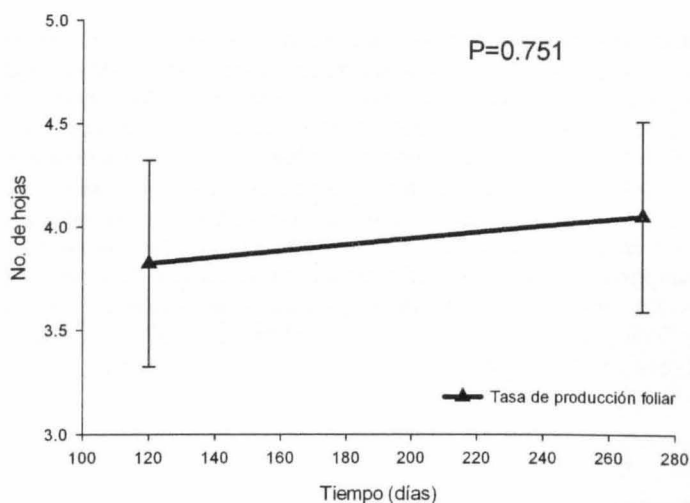


Figura 2.7. Tasa de producción foliar de una muestra de la población de *Chamaedorea seifrizii* durante el periodo de estudio comprendido de abril del 2008 a marzo del 2009 en la Reserva de la Biosfera Calakmul. $n=15$

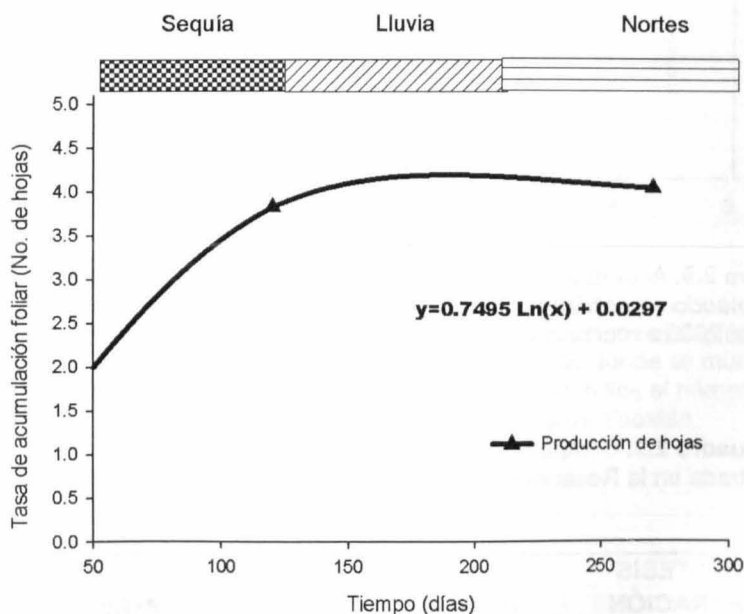


Figura 2.8 Producción foliar de *Chamaedorea seifrizii* en su hábitat natural en tres temporadas climáticas

2.3.2.3 FOTOSÍNTESIS

La actividad fotosintética de los individuos en su hábitat natural presentan diferencias significativas entre temporadas ($P=0.0082$), siendo mayor en la temporada de lluvia y menor en la de sequía (Fig. 2.9). Sin embargo, no se observan diferencias entre la temporada de lluvia y la de nortes (cuadro 2.3) teniendo a las 13 h un valor máximo de asimilación de CO_2 similar en estas dos temporadas, $2.754 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para nortes y $2.703 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en la temporada de lluvia. Comparando la asimilación de CO_2 en las temporadas de nortes y sequía, tampoco se aprecian diferencias significativas (cuadro 2.3), siendo en las primeras horas del día cuando los valores son muy similares principalmente a las 10 h con registros de $0.667 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para nortes y $0.629 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en la temporada de sequía.

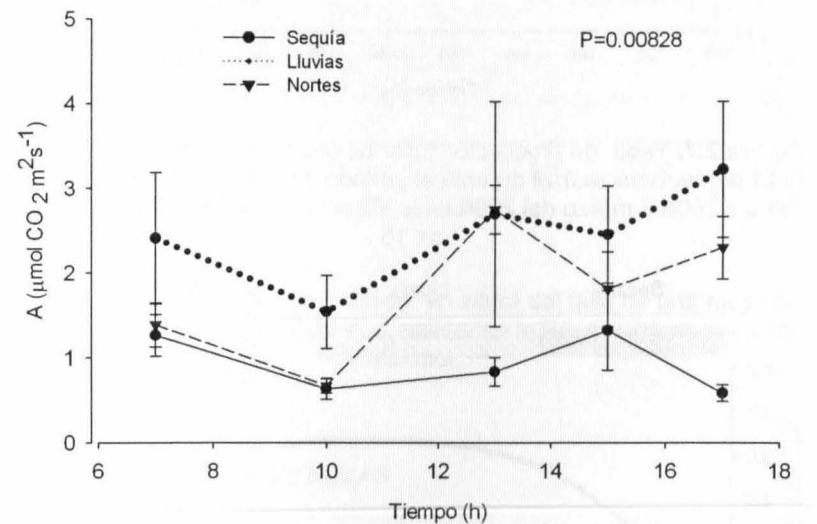


Figura 2.9. Actividad fotosintética de una muestra de la población de *Chamaedorea seifrizii* durante el periodo de estudio comprendido de abril del 2008 a marzo del 2009 en la Reserva de la Biosfera Calakmul. $n=10$

Cuadro 2.3. Comparación múltiple de la actividad fotosintética registrada en la Reserva de la Biosfera Calakmul en tres temporadas climáticas.

FOTOSÍNTESIS COMPARACIÓN	q- de Tukey		
	Dif. De medias	P	P<0.050
Lluvia vs. sequia	1.541	0.005	Si
Lluvia vs. Nortes	0.683	0.23	No
Nortes vs. sequia	0.858	0.113	No

2.3.2.4 FENOFASE REPRODUCTIVA (FENOGRAMA)

Siguiendo el método propuesto por Fournier (1974) y utilizando el diagrama fenológico agrícola, propuesto por Orellana (s/f), la floración en la muestra de la población en la reserva se presentó durante el mes de febrero con una magnitud de uno, observando únicamente dos individuos en floración.

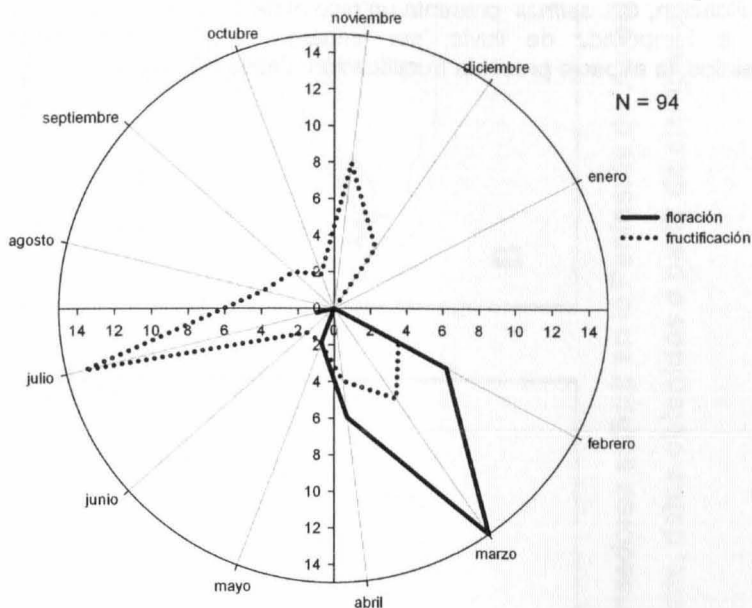


Figura 2.10. Fenograma de floración y fructificación de ejemplares de herbario de *Chamaedorea seifrizii* de 1980 a 2002, donde se muestra el pico de floración y fructificación. El eje numérico indica el número de individuos. Ejemplares de la península de Yucatán.
n=94

Tomando en cuenta que los datos de floración obtenidos en campo no fueron suficientes para establecer el comportamiento de la muestra como patrón de floración, se revisaron ejemplares de herbario pertenecientes exclusivamente a la Península de Yucatán. A partir del área de colecta, se generó un fenograma y un mapa de floración de *Ch. seifrizii* a lo largo del año (Fig. 2.10), con registros de floración desde 1980 hasta 2002, donde se observa la actividad fenológica reproductiva que incluye floración y fructificación de la especie en su hábitat natural; mostrando que la mayor parte de los ejemplares revisados presentaron flores en marzo, es decir durante la temporada de sequía, y el inicio de la floración es en los primeros días de febrero. En cuanto a la fructificación, *Ch. seifrizii* presenta un pico durante julio, esto concuerda con la temporada de lluvia, sin embargo, según los ejemplares revisados, la especie presenta fructificación desde febrero.



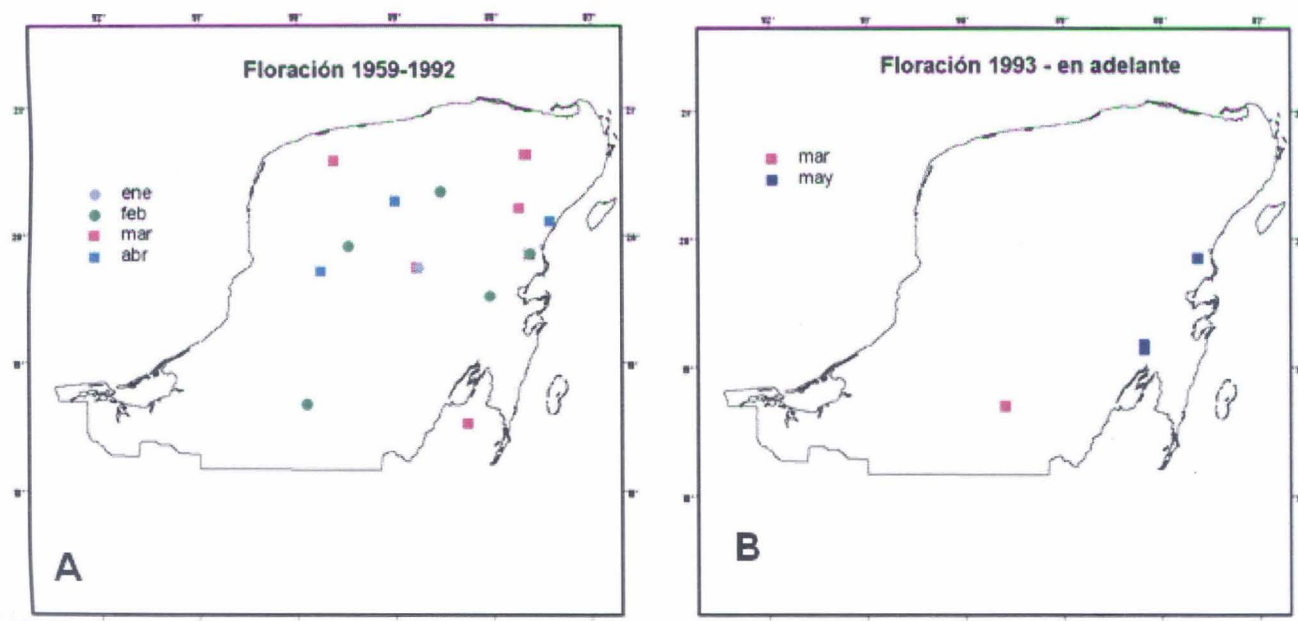


Figura 2.11. Floración de *Chamaedorea seifrizii* en la Península de Yucatán (A) de 1959-1992 y (B) de 1993 - en adelante, datos obtenidos a partir de ejemplares de herbario.

Con el fin de comparar si existen diferencias en los patrones de floración de *Ch. seifrizii* entre los periodos de 1959- 1992 y 1993 - en adelante (Fig. 2.11), se graficó el numero de registros de floración en ambos periodos, a partir de estos mapas se observa que la floración al norte de la península se presenta en dos temporadas climáticas, durante sequía (marzo y abril) y nortes (enero y febrero). Hacia el sur de la península, se aprecia que la floración más bien se concentra únicamente en la temporada de nortes (febrero). Sin embargo, no se observan diferencias significativas ($P= 0.199$) en los dos periodos de estudio. En el periodo de 1993 en adelante (Fig. 2.11 B), la fenofase reproductiva de floración de *Ch. seifrizii* en la Península de Yucatán se presentó únicamente en la temporada de sequía durante los meses de marzo y mayo.

Con respecto a la fructificación de *Ch. seifrizii* en el periodo de 1959 a 1992, la fructificación en la península se presentó en las tres temporadas climáticas, prácticamente durante todo el año, sin embargo, en el sur de la península la fructificación se restringe a la temporada de lluvia. No se observa un patrón en cuanto a la etapa de desarrollo del fruto de la palma en los ejemplares consultados, las etapas se presentan indistintamente en las tres temporadas climáticas (Fig. 2.12 A).

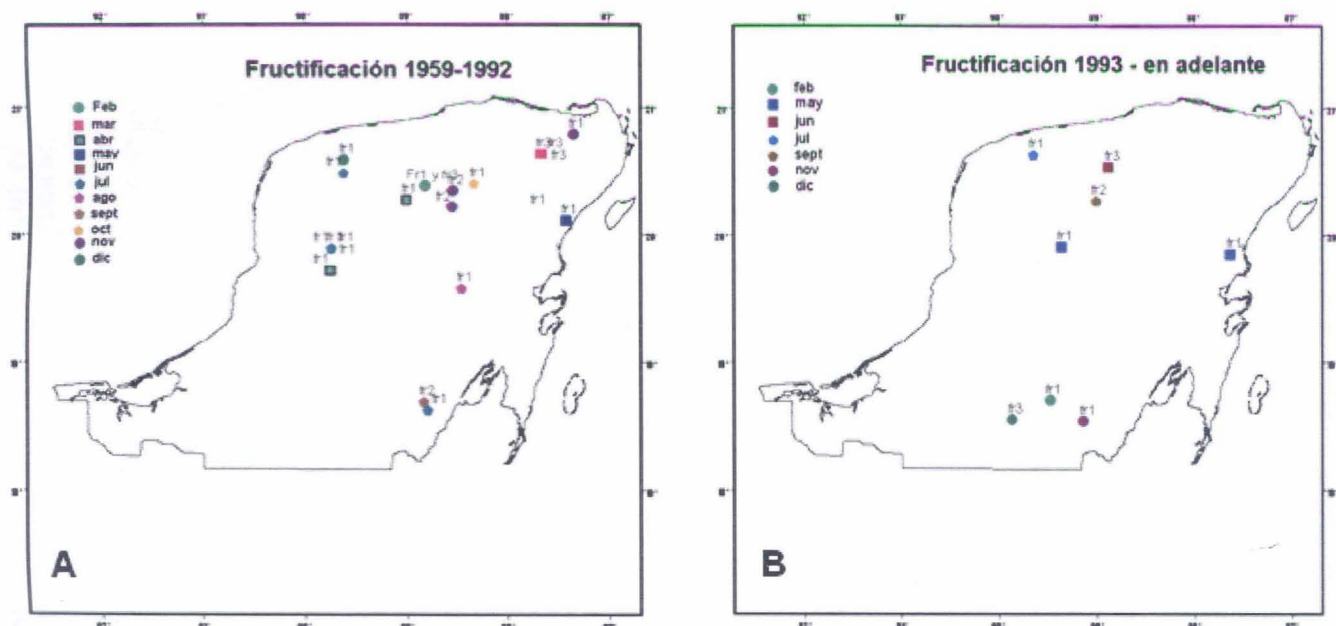


Figura 2.12. Fructificación de *Chamaedorea seifrizii* en la Península de Yucatán (A) de 1959-1992 y (B) de 1993 - en adelante, datos obtenidos a partir de ejemplares de herbario.
Etapas de desarrollo: fr1(fruto verde), fr2 (fruto intermedio) y fr3 (fruto maduro)

El mapa correspondiente al periodo comprendido de 1993 en adelante (Fig. 2.12 B) muestra que la fructificación durante este periodo se reduce a 7 meses, en el norte de la península esta fenofase se presenta en la temporada de sequía y de lluvia, no así, en el sur, donde esta se restringe a la temporada de nortes. No se observa ningún patrón espacial o temporal en cuanto a la etapa de desarrollo del fruto de *Ch. seifrizii*.

La fructificación de acuerdo a la clasificación que se eligió para este estudio, no presentó diferencias significativas ($P= 0.137$) en cuanto al estado de desarrollo en los frutos de *Ch. seifrizii* en los dos periodos analizados.

2.4 DISCUSIÓN

Una de las principales teorías acerca de los detonadores en los cambios en la fenología de las plantas, es la variación anual de los factores ambientales, sin embargo, se sabe que en los trópicos, estas variaciones no son tan marcadas o estacionales como en zonas templadas. El crecimiento de las plantas está limitado por factores abióticos: agua, radiación solar, CO_2 y nutrientes y su interacción entre ellos, de este modo, variaciones estacionales en cualquiera de los elementos puede causar efectos directos en el comportamiento fenológico de las poblaciones vegetales (Van Schaik *et al.*, 1993). Por esta razón se monitorearon los elementos del clima en función de probar la relación entre las variables ambientales con los cambios en las fenofases de una muestra de una población de *Ch. seifrizii*.

En general, la estacionalidad de las zonas tropicales está relacionada además de la temperatura, con la intensidad de la precipitación a lo largo del año (Borchert, 1996, Borchert, 1999, Badeck *et al.*, 2004 y Borchert *et al.*, 2005) y otro factor menos estudiado, pero con la misma influencia, es la variación en la radiación solar que está determinada por la nubosidad, la duración del día (horas luz) y la elevación solar (Van Schaik *et al.*, 1993).

El sitio de estudio se encuentra en la Reserva de la Biosfera Calakmul y forma parte de la segunda región de selva tropical más grande del continente americano (Díaz *et al.*, 2002). A pesar de su posición geográfica, donde la radiación solar recibida durante la temporada de sequía es 50% superior a la registrada en la temporada de lluvia según lo reportado por Van Schaik *et al.* (1993), en el sitio de estudio ($18^\circ 14' 47''$ N y $89^\circ 51' 48''$ O) la radiación recibida en estas temporadas climáticas no muestra diferencias significativas. Por el contrario, se observan valores máximos similares (16.9 y $18.1 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$, respectivamente).

Es durante la temporada de nortes cuando se registran los valores más bajos de radiación coincidiendo con Wright (1996), quien señala que en bosques tropicales, donde la precipitación es superior a 1000 mm, como en el caso de la Reserva, la mayor incidencia solar se registra en los meses de junio, julio, agosto y septiembre.

Esto coincide también con los valores más altos de temperatura que se registran durante la temporada de lluvia con un valor de 33.22°C a las 15 h durante septiembre de 2008. Los valores mínimos de temperatura se relacionan con el valor mínimo de radiación que se reporta para la temporada de nortes y es en la temporada de sequía donde se registra el mínimo de humedad, el valor máximo de humedad relativa se presenta durante la temporada de lluvia con un valor constante de 100%.

En este sentido las variables ambientales que mostraron diferencias significativas entre temporadas climáticas son la temperatura y la humedad relativa, que de acuerdo con Borchert (1999) son las variables que presentaron mayor oscilación a lo largo del año, tal y como sucedió en el sitio de estudio, de este modo, es importante relacionar las variables ambientales y para diferenciar temporadas climáticas y establecer condiciones atmosféricas específicas para cada temporada. De este modo, al obtener el déficit de presión de vapor (DPV) que según Wright, (1996) es un valor importante para definir condiciones ambientales en zonas tropicales, se pueden diferenciar claramente tres temporadas climáticas.

La actividad fotosintética de *Ch. seifrizii* en su hábitat natural se ve claramente influenciada por las condiciones ambientales, encontrando diferencias significativas entre dos temporadas climáticas: lluvia y sequía, esto se debe a que las condiciones ambientales son diferentes en las dos temporadas, siendo en sequía cuando se registró una mayor temperatura y una menor humedad relativa. Es en esta temporada, en la que se observa una menor actividad fotosintética, esto se debe a que incrementos en la temperatura tienen un efecto directo en las reacciones enzimáticas y en las acciones de la membrana, así, la temperatura afecta directamente el proceso fotosintético (Lawlor, 1993, Lambers *et al.*, 1998 y Zhou *et al.*, 2007).

Particularmente, al incrementar la temperatura en plantas C_3 como *Ch. seifrizii*, la actividad de la enzima Rubisco presenta mayor afinidad por el O_2 que por el CO_2 , de esta forma disminuye la carboxilación y se incrementa la oxigenación justo como sucedió en la temporada de sequía (Lawlor, 1993, Lambers *et al.*, 1998 Sherry *et al.*, 2007 y Zhou *et al.*, 2007). Sin embargo, la temperatura no es el único factor relacionado con la actividad fotosintética, hay que tomar en cuenta que existe un efecto indirecto de esta con otros factores ambientales como la radiación, humedad relativa y la disponibilidad de nutrimentos (Shaver *et al.*, 2000 y Zhou *et al.*, 2007). En este sentido observamos que la temperatura a lo largo del día en la temporada de nortes es menor que en las otras temporadas, registrando un valor máximo de $22.6\text{ }^{\circ}\text{C}$ y un mínimo de $19.3\text{ }^{\circ}\text{C}$ con un menor FFF ($1.1\text{ }\mu\text{mol m}^2\text{ s}^{-1}$), siendo en esta temporada cuando se registran los valores más altos de actividad fotosintética ($2.75\text{ }\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^2\text{ s}^{-1}$).

La producción de hojas de *Ch. seifrizii* durante el periodo de estudio se dio de manera continua, es decir, no se observa un periodo con mayor producción foliar, debido a que es una palma y como tal tiene un crecimiento vegetativo continuo (Tomlinson, 1990). El crecimiento en altura de esta palma es afectado principalmente por variaciones en el FFF, tomando en cuenta que *Ch. seifrizii* es una palma de sotobosque y como tal tiene una limitante de luz que se ve compensada parcialmente

por claros en el dosel (Wright, 1996), el incremento en altura de estás palmas es constante, pero aumenta durante la temporada de lluvia.

De los 15 individuos muestreados a lo largo del año en la Reserva de la Biosfera, sólo se tiene registro de dos individuos en floración con una inflorescencia cada uno, esto sucede hacia finales de la temporada de nortes, que de acuerdo con Borchert (1996), es característico de especies de sitios húmedos que retienen la mayoría de las hojas durante todo el año y la floración ocurre en un período continuo y sin relación temporal a cambios en los factores ambientales y a la duración del día.

Por el contrario, en el sitio de estudio se observa una estacionalidad en cuanto a los componentes del microclima, como es el caso de la humedad relativa (ambiental), que es mayor durante la temporada de lluvia (100%) y menor en la temporada de sequía (44%). Sin embargo, la humedad no actúa de manera aislada sobre las plantas, más bien, es un efecto sinérgico entre las variables. En este caso, al calcular el déficit de presión de vapor (DPV), se relaciona la temperatura y la humedad relativa, de este modo, se diferencian perfectamente tres temporadas climáticas, en función de la relación entre la temperatura y la humedad.

A pesar de esto, Badeck *et al.* (2004) sustentan que la floración se presenta durante la temporada con mayor temperatura y menor disponibilidad de agua, en el sitio de estudio, éstas condiciones corresponden a la temporada de sequía, cuando el valor máximo de temperatura registrado fue de 33.05 °C y un punto máximo de déficit de presión de 5.06 kPa. A pesar de que se cumplen con las características para la detonación de la floración, ésta no se presentó en esta temporada.

Una evidencia registrada por Wright, (1996) sugiere que las condiciones atmosféricas, en especial valores altos de DPV, son detonadores de la floración, siendo a finales de la temporada de nortes, cuando se presentan inflorescencias y los valores de DPV no son valores críticos como en la temporada de sequía. Aunado a esto Borchert *et. al* (2004) sugiere que la floración ocurre justo después del equinoccio de primavera, clasificando a este tipo de plantas como "especies de primavera".

El comportamiento de la floración de *Ch. seifrizii* concuerda con la hipótesis de estrés hídrico propuesta por Wright y Calderon (1995), siendo las formas de vida arbustivas y herbáceas, en este caso, palmas, tendrán su periodo de floración durante los meses con mayor estrés hídrico; esto, debido al sistema radical poco profundo que presentan estas especies, de este modo, según lo observado por Wright y Calderon (1995), el punto de mayor floración en especies de zonas tropicales estacionales se presentó en un rango de 4 meses, de marzo a agosto, esto concuerda con los datos obtenidos en este estudio.

Basándose en la teoría de estrés hídrico y obteniendo resultados contrastantes, Wright y Calderon (1995), formulan otra hipótesis (hipótesis filogenética) que consiste en probar la influencia filogenética sobre aquella ejercida por las condiciones ambientales del hábitat, en los patrones fenológicos de una especie, encontrando el mismo comportamiento en la floración que *Ch. seifrizii*, que no presenta modificaciones significativas en su floración a pesar de que su distribución en la península de Yucatán es amplia, cubriendo el gradiente de humedad, así, aunque la especie se distribuya en sitios con condiciones ambientales diferentes, los individuos compartirán los mismos meses de floración.

Según lo reportado por Sol-Sánchez (2007) los frutos de las especies del género *Chamaedorea* comienzan a producirse desde la temporada de lluvia hasta la mitad de la temporada de nortes. Esto es un indicio que la floración inicia cuatro meses antes de este evento, por lo tanto, la floración se encuentra a finales de la temporada de nortes y principios de la temporada de sequía, tal y como se registró en el sitio de estudio.

Se observó que los individuos de *Ch. seifrizii* que no pertenecían a los monitoreados en este trabajo y que se ubicaban en la orilla del camino, presentaron inflorescencias durante la temporada de sequía, posiblemente se debe a que por su ubicación, la incidencia solar (no medida) sea mayor a la registrada dentro del sitio de estudio y de acuerdo con Bonesso y Scariot (2008), la incidencia solar es el principal detonador de fenofases especialmente en sitios donde la disponibilidad de agua no es un agente limitante.

Sin embargo, dos individuos en floración no son evidencia significativa para aseverar este evento, es necesario además de los datos de campo, obtener datos de herbario, ya que resultan una vasta fuente de información fenológica, así como de la variación estacional y temporal de las variables ambientales (Borchert, 1996).

Al analizar los datos de herbario encontramos que la floración se concentra principalmente en tres meses, con un punto máximo en marzo, que corresponde al inicio de la temporada de sequía en la Península de Yucatán. Esto, concuerda con Bonesso y Scariot (2008), quienes encontraron el mismo patrón reproductivo en una palma de sotobosque (*Geonoma schottiana* Mart.), sugiere que la disponibilidad de luz es un factor determinante para el proceso reproductivo, similar a lo observado en el sitio de estudio en la temporada de sequía. Sin embargo, la luz no es el único factor que influye en la floración, la disponibilidad de agua también es un detonante. Ibarra- Manríquez (1992) describe que en este sentido, la floración de las palmas se encuentra en la temporada con menor precipitación, lo cual coincide en todos los ambientes que abarca *Ch. seifrizii* en la península de Yucatán, aunque la cantidad total de lluvia en cada sitio sea diferente.

Separando la floración en dos periodos de tiempo como lo considera el Panel Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC), el primero entre 1959 y hasta 1992, en el cual no se aprecian respuestas en los seres vivos como consecuencia del cambio climático; el segundo, comprende desde 1993 a la actualidad, y es en este periodo cuando se pueden ver los efectos de tal hecho; se observa que durante el segundo periodo *Ch. seifrizii* reduce el tiempo de floración y sólo se registra durante la temporada de sequía, no como ocurrió en el primer periodo, en el cual se presentó en dos temporadas climáticas, sequía y nortes; Primack *et al.* (2004) reportan, a partir de los ejemplares de herbario revisados, que los individuos de los géneros revisados (*Amelanchier*, *Cornus*, *Corylopsis*, *Enkianthus*, *Halesia*, *Magnolia*, *Malus*, *Prunus*, *Rhododendron*, y *Syringa*) florecieron en promedio, alrededor de 8 días antes en 1980 - 2003, tomando como referencia datos de floración de las mismas especies pero en años anteriores (1900 - 1920), esto es comparable con los datos obtenidos en este estudio, donde se observa que en el segundo periodo la floración solo ocurre durante la temporada de sequía, adelantando así esta fenofase.

En cuanto a la fructificación, el número de colectas no es el mismo en los dos periodos, debido a que estas se realizaron de forma más intensa durante el primer periodo. De acuerdo con Primack (2004) es un fenómeno común en las colectas de herbario y los datos se pueden analizar sin que afecte significativamente los resultados. A pesar de no encontrar diferencias significativas en la fructificación durante los dos periodos, se puede observar cierta tendencia a la reducción en tiempo de duración de esta fenofase. Primack (2004) a partir de los ejemplares revisados observó diferencias en la fructificación en dos periodos de tiempo. Además de comparó las temperaturas registradas en el año de colecta de cada ejemplar con el patrón de la floración; y así, obtuvo de manera más general las condiciones ambientales, en particular la temperatura. De este se hace necesario obtener más información sobre la floración y fructificación de *Ch. seifrizii*, así como datos fenológicos vegetativos de la especie y temperaturas ambientales de las colectas para poder realizar una regresión y establecer la relación entre las fenofases reproductivas y la temperatura.

2.5 BIBLIOGRAFÍA

- Azcon-Bieto, J., Fleck, I., Aranda, X. y Xambó, A. 2000. Fotosíntesis en un ambiente cambiante. En: Fundamentos de Fisiología Vegetal. McGraw-Hill Interamericana. España. pp 203 – 216.
- Badawy, M., Abou Dabah, M., Sarhan, Z. y Mansour A. 1987. Effect of growth location and NPK fertilization rate on growth of *Chamaedorea elegans* and *Ch. constricta*. Acta Horticulturae: **205**: 257-265.
- Badeck, F., Bondeau, A., Böttcher, K., Doktor, D., Lucht, W., Schaber, J., y Sitch, S. 2004. Responses of spring phenology to climate change. New Phytologist **162**: 295-309.
- Barthelemy, D. y Caraglio, Y. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and a comprehensive approach to plant form, structure, and ontogeny. Annals of Botany **99**: 375-407.
- Bencke, C. y Morellato, L. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação de fenologia de plantas, sua interpretação e representação. Revista Brasileira de Botânica **25**: 269-275.
- Begon, M., Mortimer, M. y Thompson, D. 1996. Population Ecology. A unified study of animals and plants. Third edition. Blackwell Science. pp. 247.
- Bonesso, S. y Scariot, A. 2008. Growth and reproduction of the understory palm *Geonoma schottiana* Mart. in the gallery forest in Central Brazil. Revista Brasileira de Botânica **31**: 433-442.
- Borchert, R. 1999. Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. IAWA Journal **20** (3): 239-247
- Borchert, R., Meyer, S., Felger, S. y Porter-Bolland, L. 2004. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forest. Global Ecology and Biogeography **13**: 409-425.
- Borchert, R., Robertson, K. y Schwartz, M. 2005. Phenology of temperate trees in tropical climates. International Journal of Biometeorology **50**: 57-65.
- Díaz, G., Castillo, A. y García, G. 2002. Distribución espacial y estructura arbórea de la selva baja subperennifolia en un ejido de la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México. Universidad y Ciencia **35**: 11-28.
- Dransfield, J. 1978. Growth forms of rain forest palms. In P.B. Tomlinson y M. H. Zimmermann (Eds.). Tropical trees living systems, pp. 247-268. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fitter, A. y Hay, R. 1987. Environmental physiology of plants. Academic Press. Second edition. U.S.A. 423 pp.
- Fournier, L. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. Turrialba **24**: 422-423.
- García, F. 2004. Demografía modular de una planta perenne mediterránea (*Retama sphaerocarpa*). Ecosistemas Revista

- Hallé, F., Oldeman, R. y Tomlinson, P. 1978. Tropical trees and forests and architectural analysis. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. New York. Pp. 441
- Harper, J. y White J. 1974. "The Demography of Plants", in *Studies on plant Demography a Festschrift for John L. Harper*, White, J. (ed). London Academic Press, UK. pp. 419-453.
- Ibarra- Manríquez, G. 1992. Fenología de las palmas de una selva cálida húmeda de México. Bulletin de l'Institut Français d'Etudes Andines **21**: 669-683.
- IPCC, 2001: Climate Change 2001: Impacts, adaptation, and vulnerability. Contribution to work group II to the third assessment report of the Intergovernmental Panel on climatic Change. McCarthy, J., Canziani, O., Leary, N., Dokken, D. y White, K. Ed. Cambridge University Press, Cambridge, 881.
- Jones M. 1985. Modular demography and form in Silver Birch. In: *Studies on plant Demography a Festschrift for John L. Harper*, White, J. (ed). London Academic Press, UK.
- Kaiser, W. 1982. Correlation between changes in photosynthetic activity and changes in total protoplast volume in leaf tissue from hygro-, meso- and xerophytes under osmotic stress. *Planta* **154**: 538-545.
- Lambers, H., Chapin III, F., y Pons T. 1998 Plant physiological ecology. Springer. U. S. A. 540 pp.
- Lawlor, D. 1993. Photosynthesis: molecular, physiological and environmental processes. Logman Scientific and Technical. Second edition. United Kingdom. 318 pp.
- Mahall, B. y Bormann, F. 1978. A quantitative description of the vegetative phenology of herbs in a northern hardwood forest. *Botanical Gazette* **139**:4 467- 481
- Maillette L. 1985. Modular Demography and Form in Silver Birch. In *Studies on Plant Demography a Festschrift for Jon Harper*. (Edited by J. White) pp. 339-255 London Academic Press.
- Montenegro G. y Ginocchio R. 1992. Modular Interpretation of Architecture in Shurb Species. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **65**: 2, 189-202.
- Morellato, C., Talora, D. C., Takahasi, A., Bencke, C. C. Romera, E. C. y Zipparro, V. B. 2000. Phenology of Atlantic rain forest trees: a Comparative Study. *Biotropica* **32**: 811-823.
- Periasamy, K. 1965. Morphological and ontogenetic studies in Palms. Growth pattern of the leaves of *Cocos nucifera* and *Borassus flabellifer* after the initiation of plications. *Australian Journal of Botany* **13**: 225-234
- Perreta , M. y Veggetti, A. 2005. Patrones estructurales en las plantas vasculares: una revisión. *Guayana Botánica* **1**: 9-19.

- Peterson, R. 1992. Effects of water vapor pressure deficit on photochemical and fluorescence yields in tobacco leaf tissue. *Plant Physiology* **92**: 608-614.
- Powles, S. 1984. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annual Review of Plant Physiology* **35**:15-44.
- Primack, D., Imbres, C., Primack, R., Miller-Rushing, A. y Del Tredici, P. 2004. Herbarium specimens demonstrate earlier flowering times in response to warming in Boston. *American Journal of Botany* **91** (8): 1260-1264.
- Salisbury, F. y Ross, C. 1991. *Plant physiology*. Wadsworth Publishing Company. Four edition. U.S.A
- Shaver, R., Canadell, J., Chapin, F., Gurevitch, J., Harte, J., Henry, G., Ineson, P., Jonasson, S., Melillo, J., Pitelka, L., y Rustad, L. 2000. Global Warming and Terrestrial Ecosystems: A Conceptual Framework for Analysis. *BioScience* **50**: 871-882.
- Sherry, R., Zhou, X., Gu, S., Arnone III, J., Schimel, D., Verburg, P., Wallace, L. y Luo, Y. 2007. Divergence of reproductive phenology under climate warming. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences* **104** (1): 198-202.
- Sol-Sánchez A. 2007. Ecological and economic factors affecting the sustainable production of camedor palm (*Chamaedorea elegans* Mart.) in Petén, Guatemala and Veracruz, Mexico. PHD. Tropical Agricultural Research and Higher Education Center. Costa Rica. pp 157
- Tomlinson, P. 1990. *The structural biology of palms*. Clarendon Press, Oxford. USA. pp. 477.
- Van Schaik, C., Terborgh, J. y Wright, J. The phenology of tropical forests: Adaptative significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**: 353-377
- Wright, J. y Calderon, O. 1995 Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. *Journal of Ecology* **83**: 937-948.
- Wright, J. 1996. Phenological responses to seasonality in tropical forest plants. In: Stephen S. Mulkey; Robin L. Chazdon; Alan P. Smith (Ed.), *Tropical forest plant ecophysiology*: 440-496. New York: Chapman and Hall.
- Zhou, X., Liu, X., Wallace, L. y Luo, Y. 2007 Photosynthetic and respiratory acclimation to experimental warming for four species in a tallgrass prairie ecosystem. *Journal of Integrative Plant Biology* **49** (3): 270-281.

Capítulo III. Respuestas fenológicas de *Chamaedorea seifrizii* Burret a incrementos de temperatura ambiente

3.1 ANTECEDENTES

3.1.1 FOTOSÍNTESIS Y TEMPERATURA: EFECTOS Y ADAPTACIONES

Las plantas viven y fotosintetizan en una gran variedad de hábitats con fluctuaciones en los regímenes térmicos y de precipitación. A ello hay que añadir las oscilaciones térmicas diarias, mensuales y anuales, posición de la hoja, forma y tamaño; la temperatura de la planta está estrechamente relacionada con la temperatura ambiental, lo que significa que la fotosíntesis tiene que llevarse a cabo con un amplio margen de variación en la temperatura. De este modo, se puede encontrar actividad fotosintética próxima a los 0 °C, como es el caso de algunas plantas andinas, en el otro extremo térmico encontramos actividad en plantas sometidas a altas temperaturas, cerca de los 50 °C localizadas en desiertos cálidos (Fitter y Hay, 1987, Salisbury y Ross, 1991).

La temperatura tiene un mayor efecto en las reacciones enzimáticas y en las actividades de la membrana. Así, la temperatura afecta directamente el proceso fotosintético. Muchas plantas muestran un óptimo de temperatura para realizar fotosíntesis cercano al punto de crecimiento normal, bajo este óptimo, las tasas de actividad enzimática, asociadas principalmente con las reacciones oscuras se ven limitadas por la temperatura. Por el contrario, a altas temperaturas la reacción de la Rubisco muestra un incremento relativo en comparación con la carboxilación. Así, la fotorrespiración es proporcionalmente más importante, debido principalmente a que la solubilidad del CO₂ es menor en relación con la del O₂ (Lawlor, 1993 y Lambers *et al.*, 1998).

En el caso particular de las plantas C₃ la estimulación de la asimilación neta de CO₂ por la temperatura se ve compensada por un aumento de la fotorrespiración debido a la mayor pérdida de afinidad de la Rubisco por el CO₂ que por el O₂ (Azcón-Bieto *et al.*, 2000).

3.1.2 INTERACCIÓN ENTRE LUZ Y ALTAS TEMPERATURAS

La combinación de la luz y altas temperaturas es un evento característico de condiciones de verano en la mayor parte del mundo, no así en los trópicos, donde prevalecen estas condiciones durante todo el año. Conforme incrementa la temperatura sobre el óptimo decrece la tasa fotosintética, al principio lo hace de forma gradual y reversible, posteriormente decrece rápidamente y de forma irreversible. La inactivación irreversible refleja daño en los cloroplastos, el cual persiste durante un tiempo después de regresar a las condiciones favorables (Powles, 1984).

Como consecuencia de todos estos factores existe una importante variabilidad en la respuesta entre las temperaturas óptimas, máximas y mínimas en las diferentes especies. Es importante resaltar que el óptimo para plantas C_3 abarca de los 15 a los 30 °C, siendo el óptimo para plantas de sombra que oscilan entre los 10 y 20 °C y para las plantas de sol entre los 25 y 35°C; algunas plantas de desierto presentan su óptimo por encima de los 40 °C (Azcón-Bieto *et al.*, 2000).

La fotosíntesis es un proceso que no actúa de manera aislada, éste se relaciona con variables ambientales para su óptimo funcionamiento. Mahall y Bormann (1978) correlacionan la fenología y la fotosíntesis con cambios estacionales en la incidencia de luz en herbáceas de bosques maderables, donde la fotosíntesis es afectada por cambios estacionales debido a variaciones en fotoperíodo y esto tiene efectos en el crecimiento de las plantas.

3.1.3 FOTOSÍNTESIS BAJO EL ESQUEMA DE CALENTAMIENTO GLOBAL

La fotosíntesis es el proceso más importante para la vida sobre la tierra y está relacionado con un gran número de variables ambientales y características únicas de las especies, debido a su gran plasticidad. Cualquier cambio o alteración en el proceso tendrá repercusiones sobre el funcionamiento de las plantas. Actualmente existen pocos trabajos que enfatizan la relación entre estas variables; siendo la fenología el estudio cíclico del comportamiento estacional de los seres vivos (en éste caso particular, de las plantas), es importante establecer la relación entre las variables ambientales, la fotosíntesis y los cambios estacionales en las especies, como parte de las adaptaciones al medio.

Las actividades humanas como el transporte, industria, deforestación, quema de combustibles orgánicos, cambio de uso de suelo y agricultura, actualmente provocan un incremento en la concentración atmosférica de CO_2 y otros gases de efecto invernadero como metano, vapor de agua, óxidos de nitrógeno, ozono troposférico y cloro fluoro carbonados (gases

artificiales). La acumulación de estos gases tiene como consecuencia el incremento en la temperatura de la atmósfera, lo que conlleva al calentamiento acumulado de esta, lo puede acarrear cambios climáticos (precipitación y temperatura) a nivel regional (IPCC 2001). Se sabe que un aumento de CO_2 produce un incremento en la tasa fotosintética, especialmente en plantas C_3 . Sin embargo, cuando las plantas crecen con concentraciones elevadas de CO_2 se llevan a cabo cambios bioquímicos (actividad de la Rubisco) que disminuyen la capacidad fotosintética de las plantas (Azcón-Bieto *et al.*, 2000).

Si se llegaran a mantener condiciones elevadas de CO_2 de forma permanente en la atmósfera, los grandes incrementos iniciales de la fotosíntesis no se mantendrían en el transcurso del tiempo después de semanas o meses. A éste fenómeno se le conoce como aclimatación de la fotosíntesis. Esto, no permite que las plantas puedan expresar su máximo potencial fotosintético, lo que se ha relacionado con la acumulación de carbohidratos y la reducción de la concentración de enzimas fotosintéticas como la Rubisco (Azcón-Bieto *et al.*, 2000).

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1 DISEÑO EXPERIMENTAL

El método seleccionado para el cumplimiento del objetivo planteado en este estudio, consiste en una fase experimental con individuos de *Ch. seifrizii* bajo condiciones controladas de temperatura.

3.2.2 FASE EXPERIMENTAL

Para evaluar el efecto de la temperatura sobre la fenología de *Ch. seifrizii* en el periodo comprendido de abril del 2008 a marzo del 2009, se implementaron dentro del invernadero del Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY) tres cámaras de crecimiento preestablecidas de 2.30 m por 2.40m y 2.5 m de altura con temperaturas máximas de 30 °C, 35 °C y 45 °C.

3.2.3 CÁMARAS CON TEMPERATURAS MÁXIMAS DE 30, 35 Y 45 °C

Se utilizaron tres cámaras de crecimiento de 2.30m x 2.40m, ubicadas dentro del invernadero del (CICY). En cada cámara se colocó un termostato en el aire acondicionado, de modo que, las temperaturas máximas alcanzadas fueran de 30° C, 35° C y 45° C respectivamente. La cámara con temperatura máxima de 30° C tuvo una humedad relativa promedio de 72.98% y la luz promedio fue de 41.95 $\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$. La humedad relativa promedio dentro de la cámara con temperatura máxima de 35° C fue 88.67% y una luz de 40.7 $\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$. En la cámara con temperatura máxima de 45° C se registró en promedio una humedad relativa 93.84% y una luz de 36.59 $\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$.

Dentro de cada cámara se colocaron aleatoriamente 15 individuos de *Ch. seifrizii* aproximadamente de la misma edad fisiológica (dos años) en bolsas negras de polietileno 28 x 35 cm, los individuos se regaron semanalmente a capacidad de campo durante el período de estudio. Por otro lado, se estableció un grupo control, situado en el Jardín Botánico del CICY, con 15 individuos de *Ch. seifrizii* de la misma edad fisiológica; estos se ubicaron de forma preferencial en una zona del jardín donde las condiciones ambientales de luz, temperatura y humedad fueran similares a las características ambientales que encontramos en el sotobosque de una selva mediana subperennifolia, donde crece y se desarrolla de manera natural *Ch. seifrizii* en la RBC.

3.2.4 OBSERVACIONES FENOLÓGICAS

Los datos fenológicos se obtuvieron por medio de observaciones quincenales en cada una de las cámaras y el grupo control, en el periodo comprendido de abril del 2008 a marzo del 2009 de acuerdo a lo propuesto por Fournier (1974) en el que cada cambio se evalúa individualmente mediante una escala que varía entre 0 y 4, así: 0 (ausencia del evento), 1 (presencia del evento con una magnitud entre 1 y 25%), 2 (presencia del evento con una magnitud entre 26 y 50%), 3 (presencia del evento con una magnitud entre 51 y 75%) y 4 (presencia del evento con una magnitud entre 76 y 100%). Por medio del analizador de gases en infrarrojo (IRGA LI1600) se llevó a cabo el monitoreo de la actividad fotosintética correspondiente a tres temporadas climáticas sequía (marzo), lluvia (agosto) y nortes (febrero) en 15 individuos de *Ch. seifrizii*.

3.2.5 FENOFASES CONSIDERADAS

Vegetativa: para obtener los datos fenológicos pertenecientes a esta fenofase se midió de forma quincenal en cada uno de los individuos, en los tres tratamientos y el grupo control; crecimiento en altura de la planta, número de hojas, número de rametos y actividad fotosintética.

Reproductiva: la colecta de datos pertenecientes a la fenofase reproductiva se realizó registrando el número de inflorescencias por planta y el número de flores por inflorescencia.

3.2.6 PARÁMETROS AMBIENTALES

Dentro de cada una de las cámaras se colocaron tres data loggers, que registraron de manera mensual y cada 24 minutos variables ambientales: temperatura, (data logger HOBO temperature); humedad (data logger HOBO Rh) y luz (data logger HOBO LI).

3.2.7 ANÁLISIS NUMÉRICO

Con respecto a la información ambiental, se construyó una matriz de registros por tratamiento/mes, para llevar a cabo un análisis de las condiciones de las cámaras de crecimiento durante el periodo de estudio.

3.2.8 ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE RESULTADOS

La comprobación de la posible existencia de diferencias significativas de las variables ambientales (temperatura, humedad relativa y luz) en tres temporadas climáticas en los tres tratamientos y el grupo control se realizó por medio de una ANOVA de una vía y para establecer cuáles medias son significativamente diferentes unas de otras se realizó una prueba de Tukey.

Para corroborar diferencias significativas en las fenofases (vegetativa y reproductiva) entre temporadas climáticas y tratamientos se llevó a cabo una ANOVA de una vía y por medio de una prueba de Tukey se realizaron comparaciones múltiples entre tratamientos y temporadas climáticas.

Para analizar la actividad fotosintética se realizó un ANOVA de una vía y posteriormente para comparar la actividad fotosintética entre temporadas se realizó una prueba de Tukey, por medio del paquete estadístico Statistica 7.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 VARIACIÓN DIURNA DE LAS VARIABLES AMBIENTALES AL INTERIOR DE LAS CÁMARAS

En relación al FFF, al interior de las cámaras durante la temporada de sequía no hubo diferencias significativas ($P= <0.937$) entre los tratamientos, sin embargo, en el grupo control se observó un punto de mayor incidencia ($185 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$) que ocurrió a las 13 h en esta temporada (Fig. 3.1 A). Durante la temporada de lluvia en la misma variable se observan diferencias significativas ($P=0.017$) entre tratamientos, donde el valor máximo de FFF ($162.31 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$) se registró en la cámara con temperatura máxima de 30°C a las 15 h y el mínimo ($0.51 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$) se presentó en el grupo control a las 17 h. En la temporada de nortes no se reportan diferencias significativas ($P=0.940$) en la cantidad de FFF dentro de las cámaras de crecimiento y el grupo control, los valores más bien son similares a las primeras horas del día. En general, la incidencia de luz es menor durante la temporada de nortes, cuando los valores oscilan entre los 0 y $100 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$ en una marcha diurna en los tres tratamientos (cuadro 3.1).

La humedad relativa registrada para la temporada de sequía mostró diferencias significativas ($P= 0.004$) entre los tratamientos incluyendo al grupo control, observando que el valor máximo de esta variable (94.57%) se presenta en la cámara con temperatura máxima de 35°C a las 10h y el valor mínimo de humedad relativa en esta temporada se observó en el grupo control a las 17 h en relación a la humedad relativa durante la temporada de lluvia no existen diferencias significativas entre los tratamientos ($P=0.741$).

Con respecto a la humedad relativa en la temporada de nortes se observan diferencias significativas ($P=0.004$) entre los tratamientos y el mayor valor se presentó en la cámara con temperatura máxima de 45°C registrando 100 % durante todo el día, el control registró el menor valor en esta temporada con 50% a las 13 h. Durante todo el periodo de estudio los valores más altos de humedad relativa se presentaron en esta temporada para todos los tratamientos (Fig. 3.1). Del mismo modo se registraron las temperaturas por temporada dentro de las cámaras de crecimiento y el grupo control (Fig. 3.2)

Cuadro 3.1. Comparación múltiple (Tukey) del FFF recibido dentro de las cámaras de crecimiento y el grupo control durante la temporada de lluvia.

Comparación	Tukey	
	q	P<0.05
35 °C vs Control (28 °C)	4.233	SI
35 °C vs 30 °C	1.058	NO
35 °C vs 45 °C	0.907	NO
45 °C vs Control (28 °C)	3.323	SI
45 °C vs 30 °C	0.151	NO
30 °C vs Control (28 °C)	3.175	SI

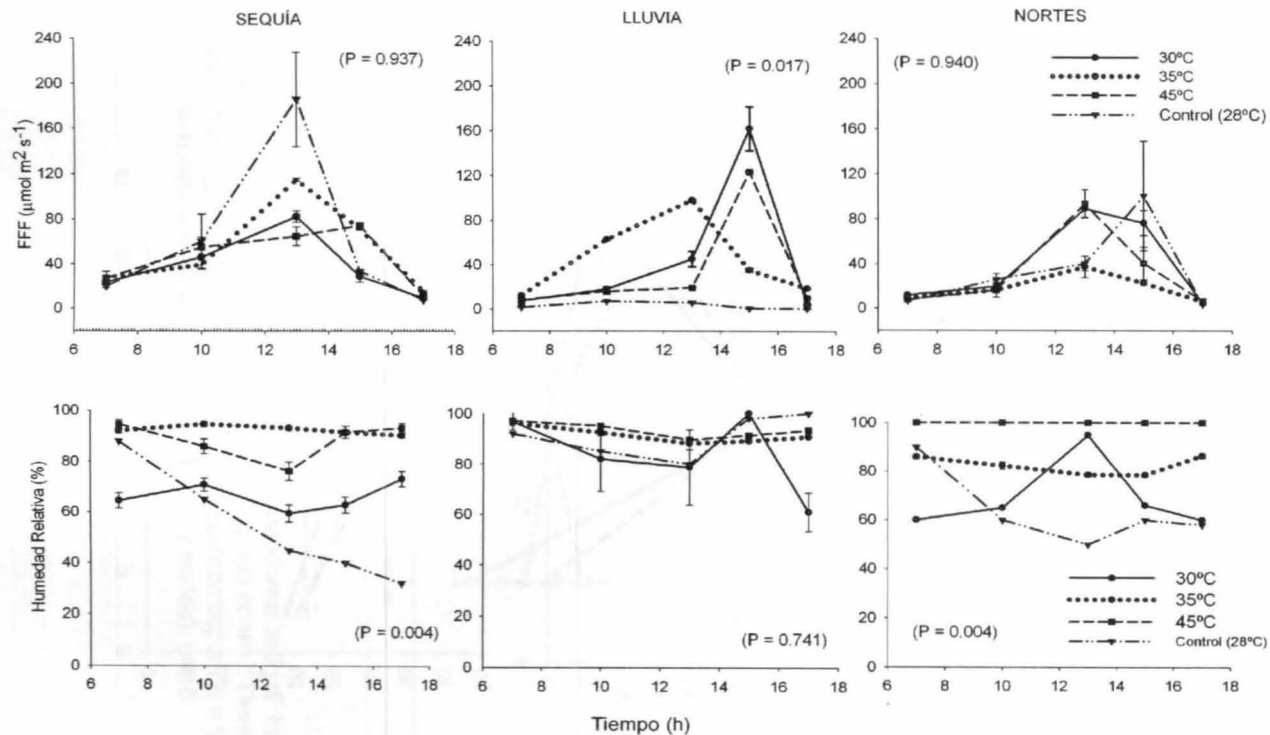


Figura 3.1. Marcha diurna de las variables ambientales: luz y humedad relativa en tres temporadas climáticas, al interior de las cámaras de crecimiento

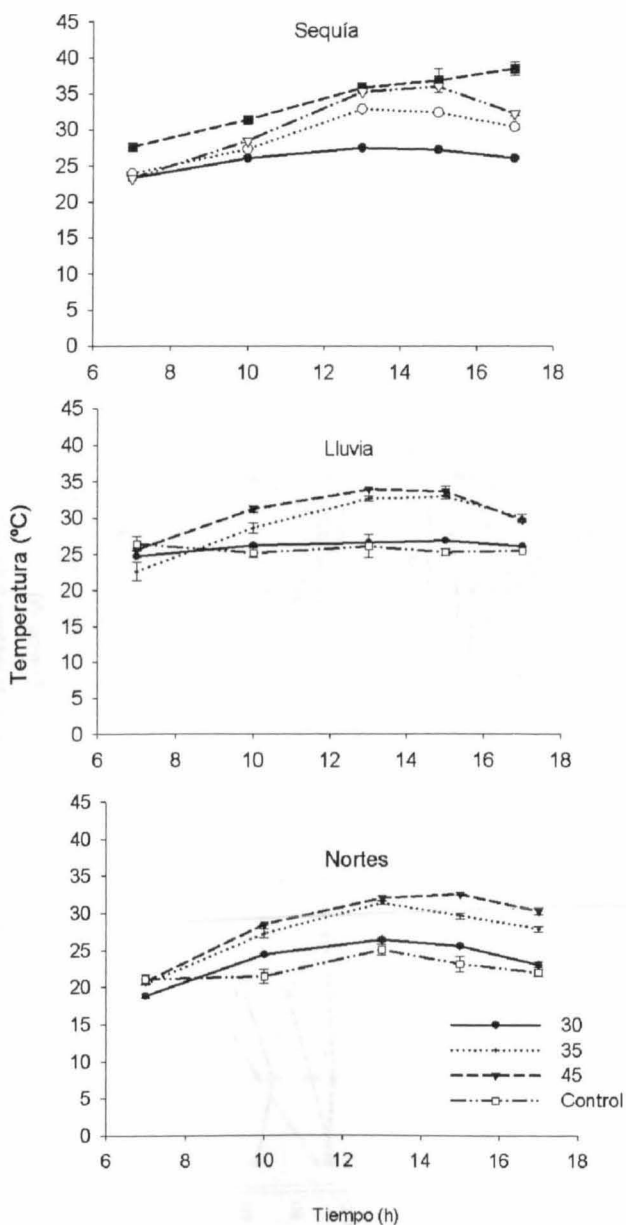


Figura 3.2. Marcha diaria de la temperatura ambiental en tres temporadas climáticas, al interior de las cámaras de crecimiento.

3.2 FENOFASE VEGETATIVA

El crecimiento en altura en las palmas sometidas a incrementos de temperatura y el grupo control muestra diferencias significativas ($P=0.001$) entre tratamientos en las tres temporadas climáticas. El grupo control y aquellas sometidas a 35 °C como temperatura máxima registran valores similares de crecimiento durante la temporada de lluvia, 0.74 y 0.75 respectivamente. En esta misma temporada el crecimiento en altura de *Ch. seifrizii* presentó valores similares a aquellos individuos sometidos a 35 y 45 °C como temperatura máxima (Fig. 3.3).

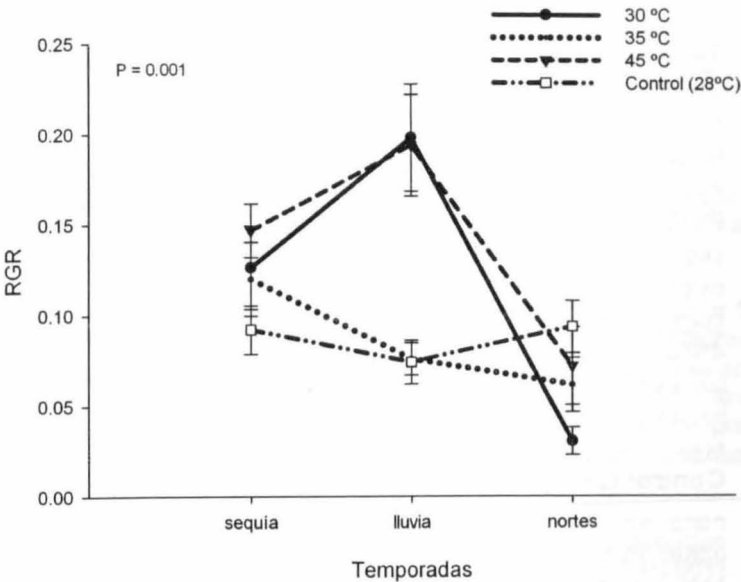


Figura 3.3. Crecimiento en altura de *Chamaedorea seifrizii* bajo diferentes temperaturas 30° C, 35° C, 45° C y grupo control. Durante un ciclo anual de abril 2008 a marzo 2009, lo que corresponde a tres temporadas climáticas (sequía, lluvia y nortes). $n=15$

Se realizó una comparación múltiple (Tukey HSD) para establecer diferencias significativas en los tratamientos a lo largo del periodo de estudio. En el de 30 °C se aprecian diferencias significativas en el crecimiento en altura en las tres temporadas climáticas, por el contrario, el crecimiento de las palmas sometidas a 35 °C no mostró diferencias significativas entre temporadas. Esta misma variable en las palmas con 45 °C mostró diferencias significativas excepto al comparar la temporada de lluvia y sequía (Cuadro 3.2). Con respecto al grupo control no se observan diferencias significativas en el crecimiento en altura de la palma en las tres temporadas climáticas.

Cuadro 3.2 Comparación múltiple (Tukey HSD) entre tratamientos del crecimiento en altura de *Chamaedorea seifrizii*.

Temporadas	Dif. de medias	Tukey q	P<0.05
30 °C			
lluvia vs. nortes	0.167	8.954	Si
lluvia vs. sequia	0.0713	3.815	Si
sequia vs. nortes	0.096	5.139	Si
35°C			
sequia vs. nortes	0.0585	3.13	No
sequia vs. lluvia	0.0443	2.372	No
lluvia vs. nortes	0.0142	0.758	No
45°C			
lluvia vs. nortes	0.121	6.496	Si
lluvia vs. sequia	0.0466	2.496	Si
sequia vs. nortes	0.0747	4	Si
Control (28°C)			
nortes vs. lluvia	0.0196	1.052	No
nortes vs. sequia	0.00156	0.0834	No
sequia vs. lluvia	0.0181	0.968	No

En cuanto a la tasa de producción foliar de *Ch. seifrizii* bajo condiciones de incremento de temperatura, se aprecian diferencias significativas en esta variable entre tratamientos y temporadas ($P=0.006$ y $P= 0.001$ respectivamente), de este modo, al realizar una comparación múltiple de Tukey se observó que en la temporada de sequía las diferencias se encuentran en el tratamiento de 35 y 45 °C. No sucede lo mismo para la temporada de lluvia; en esta no se observan diferencias significativas entre los tratamientos. En el caso de la temporada de nortes las diferencias se encuentran en el tratamiento de 45 °C y el grupo control (Fig. 3.3).

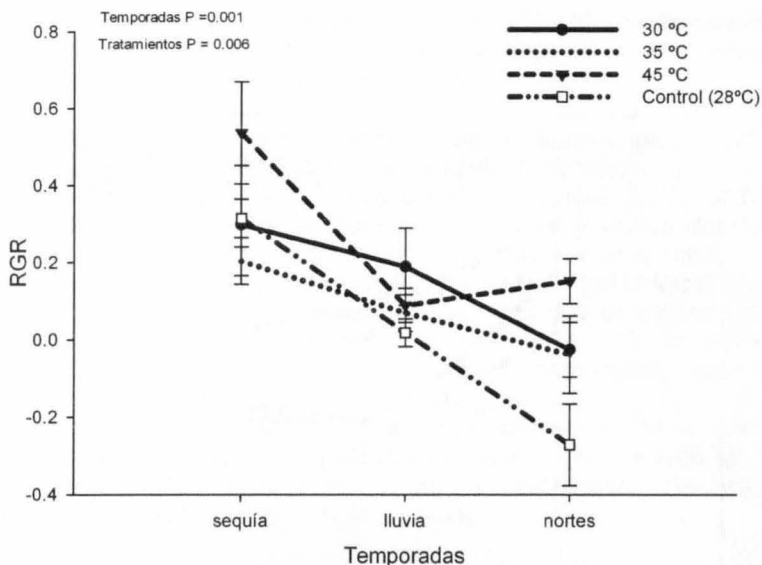


Figura 3.4. Tasa de producción foliar de *Chamaedorea seifrizii* en tres tratamientos 30 °C, 35 °C, 45 °C y grupo control en un ciclo anual (sequía, lluvia y nortes) de abril 2008 a marzo 2009. $n=15$

La tasa de producción foliar para aquellas palmas sometidas a 30 °C fue mayor durante la temporada de sequía y menor en la temporada de nortes, en el caso de las palmas con tratamiento de 35 °C, no se aprecia una temporada con mayor crecimiento, sin embargo, en aquellas con tratamiento de 45 °C existen diferencias en las tres temporadas climáticas, siendo en la temporada de sequía cuando se aprecia un mayor crecimiento (Fig. 3.3).

En cuanto al número de rametos, se observan diferencias entre tratamientos y temporadas climáticas ($P= 0.001$ y $P=0.001$). Para establecer en qué tratamientos específicamente se encontraban estas diferencias se llevó a cabo un análisis de comparación múltiple de Tukey, con el que se aprecia que en la temporada de sequía existen diferencias significativas en todos los tratamientos y el grupo control (Fig. 3.4). Por otro lado, al analizar la tasa de producción de rametos de los tratamientos y observar las diferencias significativas encontramos que en el tratamiento de 30 °C se presenta un mayor crecimiento durante la temporada de sequía y registra el mínimo en la temporada de nortes. Al hacer lo mismo con las palmas del tratamiento de 35 °C se aprecia que no existen diferencias significativas entre temporadas para esta variable, en el caso de aquellas sometidas a 45 °C se aprecian diferencias significativas, excepto entre las temporadas de lluvia y nortes. Las palmas que se encontraban en el grupo control no muestran

diferencias significativas entre temporadas durante todo el periodo de estudio en esta variable.

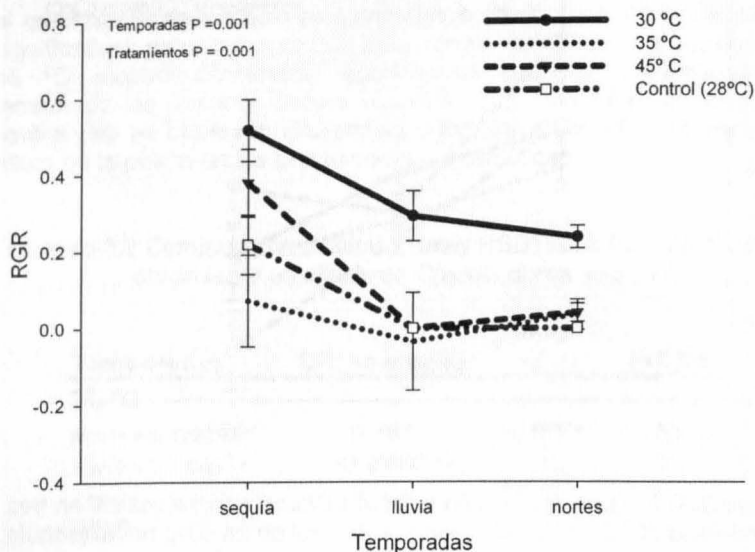


Figura 3.5. Tasa de producción de rametos *Chamaedorea seifrizii* en tres tratamientos 30°C, 35°C, 45°C y grupo control en un ciclo anual (sequía, lluvia y nortes) de abril 2008 a marzo 2009. **n=15**

3.3.3 GANANCIA DE CARBONO Y FOTOSÍNTESIS

Se obtuvieron registros de la actividad fotosintética correspondiente a tres temporadas climáticas de los individuos sometidos a incrementos de temperatura (30, 35 y 45 °C) y el grupo control (28 °C).

La actividad fotosintética de los individuos de *Ch. seifrizii* durante la temporada de sequía muestra diferencias significativas ($P=0.028$) en los tratamientos y el grupo control, siendo las plantas sometidas a 45 °C de temperatura máxima las que registraron la mayor actividad fotosintética ($4.02 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) a las 7 h. En la misma temporada la menor actividad fotosintética, se registró en los individuos que pertenecían al grupo control, con un valor de $1.293 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a las 15 h (Fig. 3.5). Durante la temporada de lluvia no se observaron diferencias significativas ($P=0.690$) en la actividad fotosintética de los individuos de *Ch. seifrizii* sometidos a incrementos de temperatura. En la temporada de nortes se observan diferencias significativas ($P=0.043$) en la actividad fotosintética entre tratamientos, donde los individuos que se

encontraban en la cámara con 35° C registraron los valores más altos en esta temporada (2.243 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$) y la menor actividad fotosintética (0.317 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$) se registró en los individuos sometidos a temperatura máxima de 45 °C.

Se realizó un análisis de comparación múltiple de Tukey para establecer diferencias entre temporada por tratamiento, encontrando que solo las plantas sometidas a 30 °C muestran diferencias en la actividad fotosintética durante las temporadas de sequía y nortes durante el periodo de estudio. En cuanto a aquellas palmas que se encontraban en la cámara con 35 °C presentan diferencias en la actividad fotosintética a lo largo de las tres temporadas climáticas. En los individuos de *Ch. seifrizii* sometidos a temperatura máxima de 45 °C se observan diferencias en la asimilación de CO_2 entre temporadas, excepto al comparar las temporada de nortes y lluvia.

En el grupo control (28 °C), se presentan diferencias en la actividad fotosintética durante las temporadas climáticas. Sin embargo, al igual que aquellas sometidas a 45 °C, no se encontraron diferencias al comparar las temporadas de nortes y lluvia.

Cuadro 3.3. Comparación múltiple de la actividad fotosintética durante la temporada de Sequía en los tres tratamientos y el grupo control.

Comparación múltiple	Dif. de medias	Tukey q	P<0.050
35 °C vs. 30 °C	1.24	4.121	Si
35 °C vs. 28 °C	0.988	3.285	No
35 °C vs. 45 °C	0.216	0.719	No
45 °C vs. 30 °C	1.023	3.402	No
45 °C vs. 28 °C	0.772	2.566	No
28 °C vs. 30 °C	0.251	0.836	No

Cuadro 3.4. Comparación múltiple de la actividad fotosintética durante la temporada de Nortes en los tres tratamientos y el grupo control.

Comparación múltiple	Dif. De medias	Tukey q	P<0.050
35 °C vs. 30 °C	1.01	4.294	Si
35 °C vs. 28 °C	0.797	3.39	No
35 °C vs. 45 °C	0.645	2.744	No
45 °C vs. 30 °C	0.364	1.55	No
45 °C vs. 28 °C	0.152	0.646	No
28 °C vs. 30 °C	0.213	0.904	No

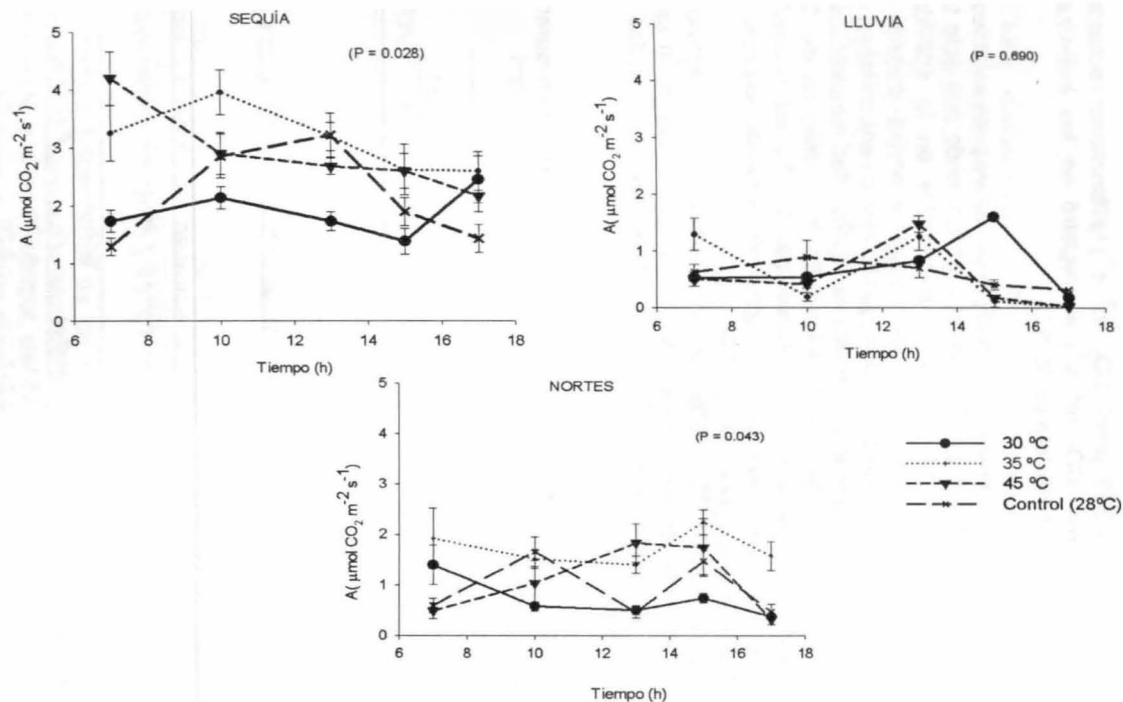


Figura 3.6. Marchas diurnas de la actividad fotosintética de *Chamaedorea seifrizii* bajo condiciones controladas de temperatura y el grupo control en tres temporadas climáticas: sequía, lluvia y nortes. $n=10$

3.3.4 FENOFASE REPRODUCTIVA

A partir del monitoreo de la fenofase reproductiva de los individuos de *Ch. seifrizii* sometidos a incrementos de temperatura, se observaron en el tratamiento 30° C de temperatura máxima, cuatro inflorescencias durante enero, cinco inflorescencias más en febrero, marzo, mayo, junio, julio, septiembre y octubre registraron una inflorescencia respectivamente. Se aprecia que el mayor número de inflorescencias se presentó durante la temporada de sequía (Cuadro 3.1).

Las palmas sometidas a temperatura máxima de 35 °C presentaron las dos primeras inflorescencias en mayo del 2008, las siguientes dos se presentaron hasta enero del 2009, se registraron cuatro más en febrero y el ultimo registro en marzo del mismo año, al igual que el tratamiento de 30 °C el pico de floración se encuentra en la temporada de sequía (Fig. 3.6).

En el tratamiento de 45 °C se registró la aparición de las primeras inflorescencias en abril del 2008, dos inflorescencias en febrero del 2009 y en marzo, durante la temporada de sequía se observó el pico más alto de floración en este tratamiento con diez inflorescencias. El grupo control (28 °C) registró únicamente dos inflorescencias en el mes de marzo. De acuerdo con estos resultados se realizó un ANOVA con el que se encontraron diferencias significativas ($P=0.007$) entre el tratamiento de 30 °C y el grupo control (28 °C). La floración se atañe generalmente a periodos de sequía, en este caso observamos que la floración en algunos casos ocurre durante la temporada de nortes y se prolonga hasta la sequía del siguiente año (cuadro 3.1).

[illegible]

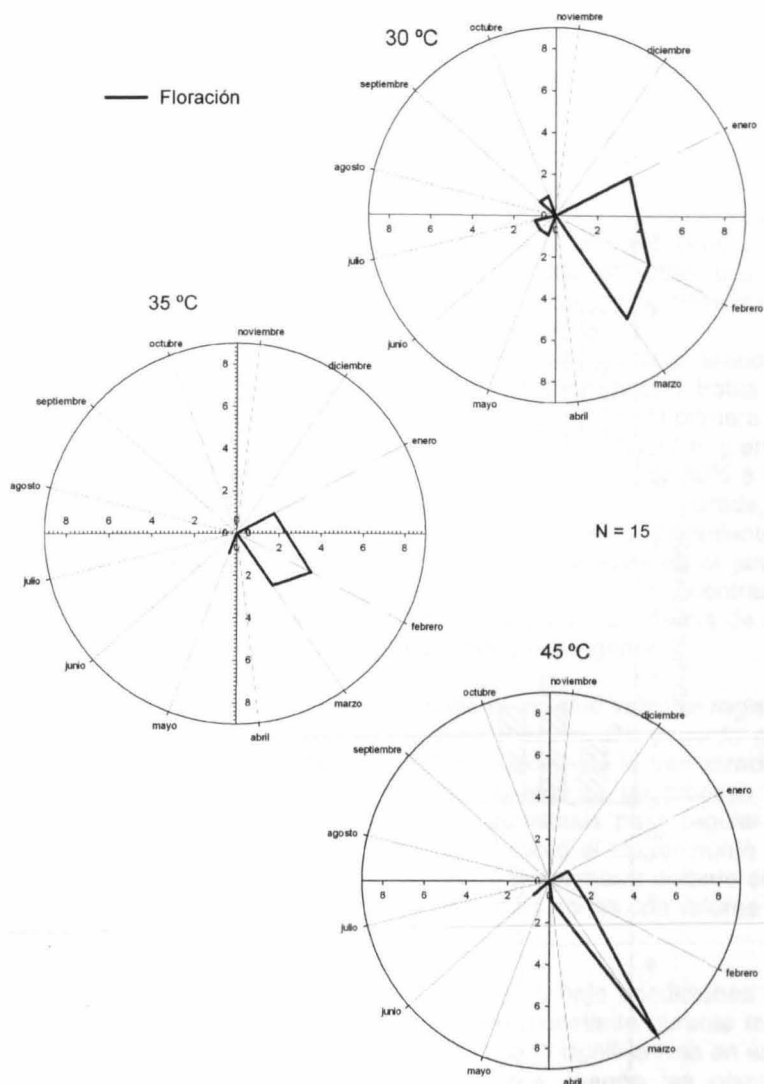


Figura 3.7 Fenograma de floración de *Chamaedorea seifrizii* bajo condiciones controladas de temperatura máximas de 30, 35 y 45 °C durante un año, de abril 2008 a marzo 2009. El eje numérico indica el número de individuos. n=15

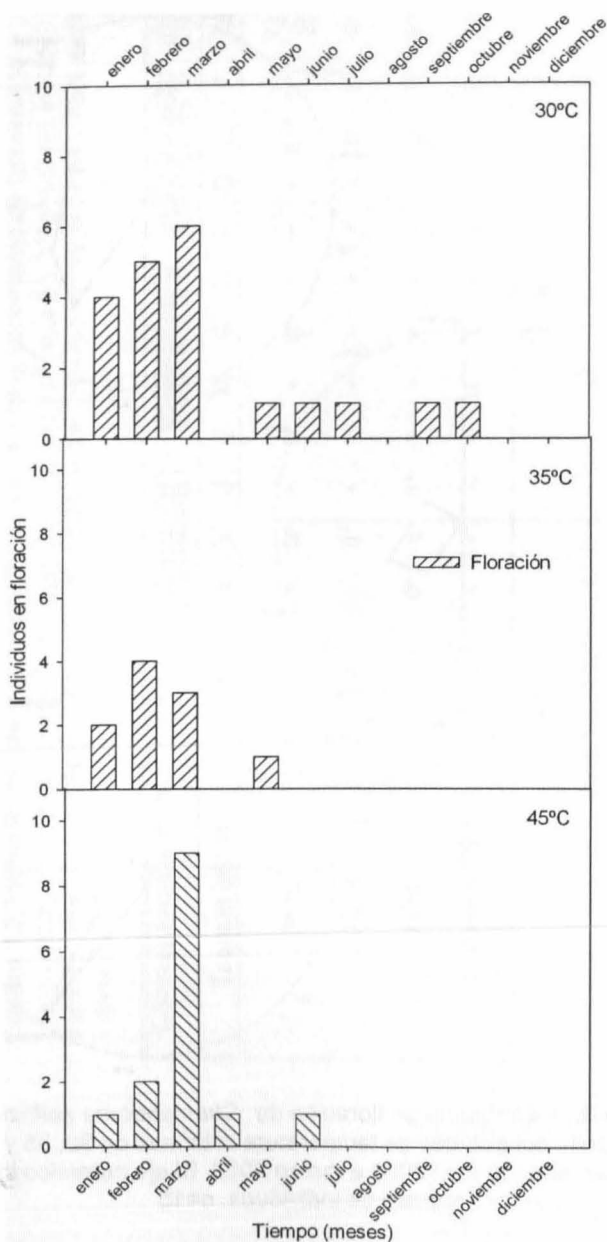


Figura 3.8 Floración de *Chamaedorea seifrizii* en tres tratamientos con temperaturas máximas de 30, 35 y 45°C

3.4 DISCUSIÓN

Debido a que la incidencia de luz al interior de las cámaras de crecimiento dentro del invernadero es la misma para todas, no se observan diferencias significativas entre los tratamientos de incremento de temperatura durante todo el periodo de estudio. Únicamente se registran diferencias en la temporada de lluvia entre el grupo control con respecto al resto de los tratamientos. Esto se debe a que los individuos se colocaron a nivel de sotobosque en el jardín botánico, así, la poca luz que se recibe durante esta temporada es captada por otras plantas antes de llegar a este estrato, lo que no sucede dentro de las cámaras.

Con relación a la humedad relativa, el grupo control presentó diferencias significativas en la comparación entre temporadas climáticas. Estas se presentaron entre sequía y lluvia ($P < 0.001$) registrando en la primera un valor máximo de 82 % a las 7 h y un mínimo de 32% a las 17 h, y en la segunda, valores máximos de 100% a las 17 h y mínimos de 80% a las 13 h. Del mismo modo, al comparar los grupos en cada temporada, el control presentó diferencias significativas en relación a los tratamientos. Esto se debe principalmente a que las plantas colocadas en el jardín botánico, estuvieron expuestas a la precipitación natural por encontrarse en condiciones similares a las de su hábitat natural, a diferencia de los tratamientos que recibían un riego consecutivo y homogéneo.

Durante la temporada de sequía fue cuando el máximo valor se registró en la cámara con 45 °C como temperatura máxima. De acuerdo con Lambers *et al.* (1998), la humedad es efecto directo de la transpiración de las plantas sometidas a experimentación, esto es un proceso de pérdida de agua a través de los poros estomáticos para regular la temperatura de la hoja. Por esta razón se observó el mayor punto de humedad relativa en el tratamiento con mayor temperatura durante esta temporada y sucede lo mismo en la temporada de nortes con valores de humedad de 100% en el mismo tratamiento.

El crecimiento en altura del tallo de *Ch. seifrizii*, bajo condiciones de temperatura controlada se presentó de manera constante durante todo el año de estudio. Sin embargo, existen diferencias significativas en esta variable y es, durante la temporada de lluvia cuando las plantas sometidas a 30 y 45 °C registraron un mayor crecimiento en altura. Aquellas plantas sometidas a 35 °C de temperatura máxima respecto el grupo control presentan un menor crecimiento durante esta misma temporada. Esto se puede deber a que, durante esta temporada el FFF fue significativamente diferente entre todos los tratamientos y el grupo control. De esta forma encontramos que el grupo control presentó valores muy bajos de FFF, lo que provoca una baja actividad fotosintética y por consiguiente una disminución en la acumulación de biomasa (Sola y Ehrlén, 2007). Durante la temporada de nortes las plantas sometidas a 30 °C registraron el menor crecimiento en altura,

esto se relaciona estrechamente con la actividad fotosintética que para esta temporada en este tratamiento fue menor en relación con el resto de los tratamientos y el grupo control.

Las palmas sometidas a 45 °C registraron la mayor producción foliar y la mayor actividad fotosintética durante la temporada de sequía. Sin embargo, Morrison y Lawlor (1999), señalan lo contrario, que la actividad fotosintética disminuye de manera considerable al incrementar la temperatura ambiente y así aumenta la fotorrespiración aumenta, esto debido a la baja solubilidad que tiene el CO₂ en comparación con el O₂ y a la poca especificidad de la enzima Rubisco, lo que provoca una disminución en la producción de biomasa.

Como se ha mencionado anteriormente, la temperatura no actúa de manera individual en el crecimiento. Este se ve influenciado por una combinación de factores físicos y en algunos casos bióticos (Borchert *et al.*, 2004). En particular, el incremento en la actividad fotosintética registrada durante la temporada de sequía en el tratamiento de 45 °C puede estar relacionado, además de las altas temperaturas, por las variaciones en la luz, esto, con respecto al resto de los tratamientos. Así, la luz en combinación con incrementos en temperatura conllevan a una alta actividad fotosintética y por lo tanto a un incremento de biomasa. A diferencia de lo esperado, se observa que 45° C de temperatura máxima no tienen un efecto inhibitorio en la actividad fotosintética para *Ch. seifrizii*.

El incremento en el número de rametos a lo largo del periodo de estudio fue mayor en el tratamiento de 30 °C en relación al resto de los tratamientos y el grupo control. Esto demuestra que en relación a la producción de rametos, los incrementos pequeños en la temperatura ambiente tienen efectos sinérgico en el desarrollo de otros módulos.

La actividad fotosintética en individuos de *Ch. seifrizii* sometidos a incrementos de temperatura presentó diferentes respuestas a lo largo del año, siendo durante la sequía, cuando se registró la mayor actividad en los tres tratamientos y el grupo control y durante la temporada de lluvia cuando se registra la menor actividad.

De acuerdo con Morrison y Lawlor (1999) las plantas con metabolismo fotosintético C₃, sometidas a incrementos de temperatura ambiente, tendrán una disminución en la actividad. Contrario a esto, durante la temporada de sequía, en los individuos de *Ch. seifrizii* sometidos a 45 °C presentaron a las 7 h la mayor actividad fotosintética registrada en esta temporada, esto puede deberse a que estas mismas plantas en esta temporada tuvieron una tasa de crecimiento foliar mayor al resto de los tratamientos, lo que indica, que existe una mayor superficie foliar con capacidad de realizar la fotosíntesis.

La mínima actividad fotosintética durante sequía, se registró en los individuos de *Ch. seifrizii* que se encontraban a temperatura máxima de 30 °C. Estas mismas plantas tuvieron una baja tasa de producción foliar, en la misma temporada. Sin embargo, mostraron la mayor producción de rametos. Posiblemente a 30 °C los individuos de *Ch. seifrizii* producen más rametos que hojas, por eso estuvo baja actividad fotosintética.

La actividad fotosintética en el grupo control ocupa un lugar intermedio entre los tratamientos de 45 y 35 °C, mostrando su punto máximo a las 13h cuando las condiciones de intensidad de luz en el jardín botánico fueron más altas.

Durante la temporada de lluvia, en relación al resto del año, se registró una alta humedad relativa a lo largo del día (60-100%), en los tres tratamientos y el grupo control; en relación al FFF. En esta misma temporada se aprecian valores que oscilan entre los 1.5 $\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$ (grupo control a las 7h) y los 162.163 $\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$ (30 °C a las 13 h). Dadas estas condiciones ambientales se observó una actividad fotosintética baja en los individuos de *Ch. seifrizii* en los tres tratamientos y el grupo control, debido a que la alta humedad relativa (a saturación) provoca el cierre estomático, baja transpiración y una baja conductancia, al no haber intercambio de gases en la planta, disminuye o se desactiva la actividad fotosintética.

En los individuos sometidos a 30 °C de temperatura máxima, a pesar de no haberse encontrado diferencias significativas, se observó un punto de máxima actividad (1.6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a las 15 h. A esta misma hora se registró la menor actividad (0.177 $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en los individuos con temperatura máxima de 45 °C. Esto nuevamente demuestra que a pesar de presentar una baja actividad fotosintética, los valores más bajos se presentaron en aquellas plantas sometidas a mayor temperatura, esto debido a la preferencia de la Rubisco al O_2 lo que provoca fotorrespiración y disminuye la fotosíntesis (Sola y Ehrlén, 2007).

La actividad fotosintética en la temporada de nortes a lo largo de una marcha diurna, presentó el máximo valor en las palmas sometidas a 35 °C, esto posiblemente se deba a que 35 °C no es una temperatura que modifique la preferencia de la Rubisco. De este modo, no disminuye la capacidad fotosintética de *Ch. seifrizii*. Los mínimos valores de esta variable se registran a las 17h en los tratamientos y el grupo control (excepto 35 °C) posiblemente debido a que durante la temporada de nortes, los días son más cortos y el FFF registrado fue muy bajo para todos los tratamientos y el grupo control.

En cuanto a la fenología reproductiva, el pico de floración de los individuos de *Ch. seifrizii* sometidos a incrementos de temperatura se registró durante la temporada de sequía para los tres tratamientos y el grupo control. Este fenómeno es característico de especies de zonas tropicales estacionales. (Borchert, et al. 2005). Esto corresponde a la temporada de sequía, sin embargo, tomando en cuenta que las palmas se encontraban bajo un régimen de riego frecuente, no se puede hablar de estacionalidad dentro de las cámaras, y de acuerdo con Wielgolaski (1999) y Borchert *et al.* (2004) en casos en los que el estrés hídrico no es una variable que estimule esta fenofase, la floración más bien es inducida por la cantidad de horas luz que se reciben en esta temporada, justo después del equinoccio de primavera, cuando incrementa el número de horas luz lo que provoca la interrupción de la quiescencia de las yemas de floración. A pesar de esto, las palmas en el tratamiento de 30 °C presentaron inflorescencias a lo largo del año de estudio. Sin embargo, las inflorescencias se presentaron en un solo individuo. Esto no refleja un adelanto en la floración a esta temperatura, más bien, es un evento anómalo en la fenología reproductiva de *Ch. seifrizii*.

A diferencia de aquellas palmas sometidas a 30 °C, las que se encontraban en la cámara con 45 °C presentaron un mayor número de individuos en floración durante la temporada de sequía. De tal forma que, la temperatura máxima que acelera la producción de inflorescencias fue la de 45 °C. Así, incrementos en la temperatura sí tienen efecto sobre la fenología reproductiva de *Ch. seifrizii*. La combinación de factores próximos, temperatura máxima 45 °C y un incremento en las horas luz durante la temporada de sequía, rompieron la quiescencia de las yemas de floración en *Ch. seifrizii*.

3.5 BIBLIOGRAFÍA

- Azcon-Bieto, J., Fleck, I., Aranda, X. y Xambó, A. 2000. Fotosíntesis en un ambiente cambiante. En: Fundamentos de fisiología vegetal. McGraw-Hill Interamericana. España. pp 203 - 216 pp.
- Borchert, R., Meyer, S., Felger, S. y Porter-Bolland, L. 2004. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forest. *Global Ecology and Biogeography*. **13**: 409-425.
- Borchert, R., Robertson, K. y Schwartz, M. 2005. Phenology of temperate trees in tropical climates. *International Journal of Biometeorology* **50**: 57-65.
- Fitter, A. y Hay R. 1987. Environmental physiology of plants. Academic Press. Second edition. U.S.A. 423 pp.
- Fournier, L. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* **24**: 422-423.
- IPCC, 2001: Climate Change 2001: Impacts, adaptation, and vulnerability. Contribution to work group II to the third assessment report of the Intergovernmental Panel on Climatic Change. McCarthy, J., Canziani, O., Leary, N., Dokken, D. y White, K. Ed. Cambridge University Press, Cambridge, 881.
- Lawlor, D. 1993. Photosynthesis: molecular, physiological and environmental processes. Logman Scientific and Technical. Second edition. United Kingdom. 318 pp.
- Lambers, H., Chapin III, F., y Pons, T. 1998 Plant physiological ecology. Springer. U. S. A. 540
- Mahall, B. y Bormann, F. 1978. A quantitative description of the vegetative phenology of herbs in a northern hardwood forest. *Botanical Gazette* **139**:4 467- 481.
- Morrison, J. y Lawlor, D. 1999. Interactions between increasing CO₂ concentration and temperature on plant growth. *Plant cell and Environment*. **22**: 659-682.
- Powles, S. 1984. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **35**:15-44.
- Salisbury, F. y Ross, C. 1991. Plant physiology. Wadsworth Publishing Company. Four edition. U.S.A
- Sola, A. y Ehrlén, J. 2007. Vegetative phenology constrains the onset of flowering in the perennial herb *Lathyrus vernus*. *Journal of Ecology*. **95**: 208-216.
- Wielgolaski, F. 1999. Starting dates and basic temperatures in phenological observations of plants. *International Journal of Biometeorology* **42**:158-168.

4. DISCUSIÓN GENERAL

En las últimas décadas, el cambio climático se ha exacerbado como consecuencia de las actividades humanas, que han y seguirán ejerciendo presión sobre la biodiversidad. Los principales causantes de estos cambios son: incrementos en las emisiones de gases de efecto invernadero, cambios en la cubierta vegetal, contaminación en agua y suelo, así como degradación de ecosistemas por fragmentación de hábitat.

Las concentraciones atmosféricas de gases de efecto invernadero se han incrementado desde la revolución industrial, por ejemplo, la concentración de CO_2 antes de este periodo era de 280 ppm y a consecuencia de las actividades humanas, a mediados del siglo XX esta ha incrementado a 360 ppm. Este incremento se debe principalmente a la quema de combustibles fósiles, pérdida de la cubierta vegetal y el cambio de uso de suelo, aunado a fenómenos naturales externos.

El efecto invernadero es un fenómeno natural de convección atmosférica, que está asociado al incremento de temperatura en el planeta, actualmente es uno de los principales causantes del incremento en la temperatura global. Sin embargo, es importante resaltar, que este calentamiento se ha dado de manera natural favoreciendo así, el origen de la vida sobre la Tierra. Estas variaciones en la temperatura se han exacerbado por alteraciones y cambios en la estructura terrestre, ya sea por causas naturales o antropogénicas.

En conjunto, el incremento de la temperatura, el aumento en las concentraciones de CO_2 y otros gases de efecto invernadero, la pérdida de la cubierta vegetal, aunado a esto, la presión ejercida por el hombre en los ecosistemas; provocan cambios en la estructura vegetal lo que incrementa el riesgo de la extinción de especies más sensibles. En este sentido, se hace necesario determinar los posibles efectos del cambio climático sobre las especies vegetales y de esta forma establecer estrategias integrales de manejo y conservación.

En las últimas décadas los bosques tropicales han sido sujetos a una mayor presión humana, ya que, la elevada riqueza de especies de estos ecosistemas representa una fuente importante de recursos naturales. Debido al mal manejo y sobreexplotación de los recursos, estas áreas son sensibles a la pérdida de especies. Por esta razón se seleccionó la Reserva de la Biosfera Calakmul, que alberga un gran número de especies nativas y endémicas que son susceptibles a los efectos del cambio climático.

Chamaedorea seifrizii es una especie abundante nativa de la reserva de la Biosfera Calakmul y particularmente en el zona de muestreo, es la única especie de palma presente, lo que la hace un buen modelo de estudio, para establecer los efectos del cambio climático sobre su fenología. A pesar de esto, es difícil monitorear las respuestas de las especies en su hábitat natural, debido, entre otras cosas, a la lejanía de la reserva y al costo que implica un estudio a gran escala.

En los últimos años se ha incrementado el interés por conocer el efecto del cambio climático sobre la fenología de las especies, debido a que ésta, es una respuesta cuantificable, comparable, además de ser importante para la especie, es fundamental para la implementación de modelos de cambio climático y estos cambios reflejan las condiciones actuales de los sistemas vivos y su relación con el ambiente.

Existen numerosos estudios sobre el efecto del cambio climático en la fenología de poblaciones vegetales. Sin embargo, pocos están enfocados a especies tropicales. Esta investigación resalta la importancia de estudiar una estas especies, que potencialmente están siendo afectadas por el cambio climático, tal como es el caso de *Ch. seifrizii*, con el fin de establecer la base y dirección de las investigaciones presentes y futuras en relación al cambio climático.

4.1 BIBLIOGRAFÍA

- Borchert, R., Meyer, S., Felger, S. y Porter-Bolland. 2004. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forest. *Global Ecology and Biogeography*. **13**: 409-425.
- Carel P. V., Terborgh, J. y Wright J. 1993. Phenology of tropical forest: Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**: 353-377.
- Lambers, H., Chapin III, F., y Pons T. 1998 *Plant physiological ecology*. Springer. U. S. A. 540 pp.
- Lawlor, D. 1993. *Photosynthesis: molecular, physiological and environmental processes*. Logman Scientific and Technical. Second edition. United Kingdom. 318 pp.
- Morrison, J. y Lawlor, D. 1999. Interactions between increasing CO₂ concentration and temperature on plant growth. *Plant cell and Environment*. **22**: 659—682.
- Sola, A. y Ehrlén, J. 2007. Vegetative phenology constrains the onset of flowering in the perennial herb *Lathyrus vernus*. *Journal of Ecology*. **95**: 208-216.
- Tomlinson, P. 1990. *The structural biology of palms*. Clarendon Press, Oxford. USA. pp. 477
- Zhou, X., Liu, X., Wallace, L. y Luo, Y. 2007. Photosynthetic and Respiratory Acclimation to Experimental Warming for Four Species in a Tallgrass Prairie Ecosystem. *Journal of Integrative Plant Biology* **49** (3): 270-281

5. CONCLUSIONES

- La fenología vegetativa de *Ch. seifrizii* en su hábitat natural no responde a variaciones en los componentes del clima.
- Los individuos sometidos a incrementos de temperatura máxima mostraron diferencias en la fenología vegetativa, en relación a cambios en la temperatura.
- Las palmas sometidas a 45 °C de temperatura máxima mostraron mayor crecimiento vegetativo en relación al resto de los tratamientos, el grupo control y los individuos en su hábitat natural.
- La actividad fotosintética de *Ch. seifrizii* sí se ve influenciada por variaciones en la temperatura.
- La floración en condiciones naturales sí es influenciada por la temperatura ambiente, ya que esta ocurre durante la temporada más calurosa y con menor humedad relativa en la Península de Yucatán.
- Las palmas que se encontraban en el tratamiento de 30 °C como máxima, mostraron floración durante 6 meses a lo largo del periodo de estudio, sin tener un punto tan alto como aquellas a 45° C.
- Los individuos sometidos a 45 °C de temperatura máxima mostraron un mayor número de individuos floreciendo, concentrados en un mes (marzo).
- La fructificación ocurre prácticamente durante todo el año, a excepción de enero; en este mes no se registraron individuos en floración.

6. PERSPECTIVAS

- Debido a que *Ch. seifrizii* es una palma dioica es necesario determinar si existe alguna relación en la proporción de sexos al incrementar la temperatura ambiente.
- Además de la temperatura, existen otros factores encargados de detonar fenofases, en este sentido, es importante comprobar si concentraciones elevadas de CO₂ tienen algún efecto sobre la fenología de la especie.
- Evaluar de forma independiente las posibles variables, factores próximos, encargadas de la detonación de las fenofases.
- Extrapolar estos resultados a nivel de comunidad y establecer los posibles cambios debido al incremento de la temperatura en el área de distribución natural de la especie.