

**POSGRADO EN CIENCIAS Y BIOTECNOLOGÍA DE  
PLANTAS**

**UNIDAD DE RECURSOS NATURALES**

**Cambios anatómicos y fisiológicos de cuatro especies de palmeras yucatanenses, como respuesta al aumento de la concentración de CO<sub>2</sub>, en condiciones controladas.**

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

**Gerardo Emmanuel Polanco Hernández**

**Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.**

Mérida, Yucatán, México, 2008



## **AGRADECIMIENTOS**

A las autoridades del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. (CICY), particularmente a la Unidad de Recursos Naturales por las facilidades brindadas para hacer uso de material, equipo e instalaciones para la realización del presente trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la Beca #204983 otorgada.

Al Dr. Roger Orellana Lanza por haber aceptado dirigir esta tesis y dedicarme su tiempo y paciencia; además de sus enseñanzas, amistad y confianza.

A la Dra. María Silvia Iriarte Vivar-Balderrama por dirigir esta tesis. También por su amistad y sus enseñanzas.

A las técnicas Lic. en Biol. Lilia Carrillo y Dra. Celene Espadas, por su ayuda en las salidas de campo, el laboratorio y el análisis de mis datos y por su gran amistad y apoyo incondicional.

A la Dra. Lourdes Miranda y a la M. en C. Lizbeth Castro por la asesoría y facilidades brindadas para la obtención de pigmentos, en su laboratorio de la Unidad de Bioquímica y Biología Molecular de Plantas (UBBMP).

A la Dra. Rosa María Escobedo y José Roberto Ku de la Unidad de Bioquímica y Biología Molecular de Plantas (UBBMP), por las facilidades brindadas para la obtención de fotos con el microscopio óptico.

Al sínodo que estuvo conformado por el Dr. Roger Orellana Lanza, la Dra. Silvia Iriarte Vivar-Balderrama, el Dr. Juan Javier

Ortiz Díaz, la Dra. Ivón Ramirez Morillo y a la Dra. Azucena Canto Aguilar, a quienes les agradezco sus sugerencias y comentarios para la mejora de esta tesis.

A mis amigos de la “manada”, Carlos, Cinthya, Dafne, Daniela, Jeanny, Jericó, Mildred y Viky, por las fiestas, su amistad y apoyo incondicional.

A todos mis compañeros del CICY, por los momentos que convivimos.

## DEDICATORIAS

*A **Dios** por haberme permitido terminar este ciclo de mi vida.*

*A mis **padres** y **hermanas** por todo el apoyo incondicional que me han brindado a lo largo de mi vida.*

*A **Jeanny**, por todo el amor, paciencia, comprensión, tiempo y confianza.*

*A mi hija **Geraldine**, por todos los momentos felices que me ha traído desde que nació.*

*Ustedes son mi razón para seguir siempre hacia delante.*



# CONTENIDO

	Página
<b>Agradecimientos</b>	i
<b>Dedicatoria</b>	iii
<b>Tabla de contenido</b>	v
<b>Lista de cuadros</b>	xi
<b>Lista de figuras</b>	xv
<b>Resumen</b>	xix
<b>Abstract</b>	xxi
<b>Introducción</b>	1
Cambio climático y sus causas	1
Efectos sobre la vida y los ecosistemas	3
Efectos sobre la vegetación	3
Fenología de las plantas	5
<b>Justificación</b>	11
<b>Descripción de las especies de estudio</b>	13
<b>Hipótesis</b>	17
<b>Objetivos</b>	17
<b>Estrategia experimental</b>	19
<b>Referencias bibliográficas</b>	22

<b>Capítulo 1. Descripción microambiental y anatómico-fisiológica de cuatro especies de palmeras yucatanenses en condiciones naturales</b>	29
<b>1.1. Antecedentes</b>	29
<b>1.2. Objetivos específicos</b>	31
<b>1.3. Materiales y Métodos</b>	31
1.3.1. Descripción de los sitios de estudio	31
1.3.2. Descripción del muestreo de campo	34
1.3.3. Caracterización microambiental de los sitios donde crecen las especies de estudio	34
1.3.4. Anatomía foliar de las palmeras en condiciones naturales	35
1.3.5. Pigmentos fotosintéticos de las palmeras en condiciones naturales	36
1.3.6. Actividad fotosintética de las palmeras en condiciones naturales	36
<b>1.4. Análisis estadístico</b>	37
1.4.1. Caracterización microambiental de los sitios donde crecen las palmeras	37
1.4.2. Anatomía foliar de las palmeras en condiciones naturales	37
1.4.3. Pigmentos fotosintéticos de las palmeras en condiciones naturales	38
1.4.4. Actividad fotosintética de las palmeras en condiciones naturales	38
<b>1.5. Resultados</b>	39
1.5.1. Caracterización microambiental de los sitios donde crecen las palmeras	39
1.5.2. Anatomía foliar de las palmeras en condiciones naturales	41



1.5.3.	Pigmentos fotosintéticos de las hojas de las palmeras en condiciones naturales	49
1.5.4.	Actividad fotosintética de las palmeras en condiciones naturales	55
<b>1.6.</b>	<b>Discusión</b>	65
1.6.1.	Caracterización microambiental de los sitios donde crecen las palmeras en condiciones naturales	65
1.6.2.	Anatomía foliar de las palmeras en campo	67
1.6.3.	Pigmentos fotosintéticos en condiciones naturales de las hojas de las especies estudiadas	70
1.6.4.	Actividad fotosintética de las palmeras en condiciones naturales	73
<b>1.7.</b>	<b>Referencias bibliográficas</b>	75
<b>Capítulo 2 Variación de la anatomía, fisiología y los pigmentos fotosintéticos de cuatro palmeras de Yucatán, como consecuencia del incremento de CO<sub>2</sub></b>		79
<b>2.1</b>	<b>Antecedentes</b>	79
<b>2.2</b>	<b>Objetivos específicos</b>	82
<b>2.3</b>	<b>Materiales y Métodos</b>	82
2.3.1.	Descripción de las cámaras de invernadero	83
2.3.2.	Anatomía foliar de palmeras sometidas a diferentes atmósferas de CO <sub>2</sub>	84
2.3.3.	Pigmentos fotosintéticos de las hojas de las palmeras sometidas a diferentes atmósferas de CO <sub>2</sub>	85
2.3.4.	Actividad fotosintética de las palmeras sometidas a diferentes atmósferas de CO <sub>2</sub>	85

<b>2.4. Análisis de resultados</b>	85
2.4.1. Anatomía foliar de las palmeras en diferentes concentraciones de CO <sub>2</sub>	85
2.4.2. Pigmentos fotosintéticos de las hojas de palmeras sometidas a diferentes concentraciones de CO <sub>2</sub>	86
2.4.3. Actividad fotosintética de las palmeras sometidas a diferentes concentraciones de CO <sub>2</sub>	87
<b>2.5. Resultados</b>	88
2.5.1. Anatomía foliar de las palmeras en diferentes concentraciones de CO <sub>2</sub>	88
2.5.2. Pigmentos fotosintéticos de las hojas de palmeras sometidas a diferentes concentraciones de CO <sub>2</sub>	96
2.5.3. Actividad fotosintética de las palmeras sometidas a diferentes concentraciones de CO <sub>2</sub>	102
<b>2.6. Discusión</b>	109
2.6.1. Anatomía foliar de las palmeras sometidas a diferentes concentraciones de CO <sub>2</sub>	109
2.6.2. Pigmentos fotosintéticos de las hojas sometidas a diferentes concentraciones de CO <sub>2</sub>	110
2.6.3. Actividad fotosintética de las palmeras sometidas a diferentes concentraciones de CO <sub>2</sub>	113
<b>2.7 Referencias bibliográficas</b>	116
<b>Discusión general</b>	121
Microambiente	121
Anatomía foliar	122
Pigmentos fotosintéticos	124
Fotosíntesis	125

<b>Referencias bibliográficas</b>	128
<b>Conclusiones</b>	131
<b>Perspectivas</b>	133
<b>Anexos</b>	135
<b>Referencias bibliográficas</b>	139



## LISTA DE CUADROS

	Página
1.1. Características foliares de algunos géneros de palmas	29
1.2. Condiciones microambientales donde se localizan las palmeras de <i>Thrinax radiata</i> Lodd. ex Schult. & Schult. F. y <i>Coccothrinax readii</i> H. J. Quero R.	39
1.3. Condiciones microambientales donde se localizan las palmeras de <i>Chamaedorea oblongata</i> Mart.	40
1.4. Condiciones microambientales donde se localizan las palmeras de <i>Chamaedorea seifrizii</i> Burret	41
1.5. Variables anatómicas de <i>Thrinax radiata</i> Lodd. ex Schult. & Schult. F. durante dos épocas del año, en condiciones naturales	46
1.6. Variables anatómicas de <i>Coccothrinax readii</i> H. J. Quero R. durante dos épocas del año en condiciones naturales	47
1.7. Variables anatómicas de <i>Chamaedorea oblongata</i> Mart. durante dos épocas del año en condiciones naturales	48
1.8. Variables anatómicas de <i>Chamaedorea seifrizii</i> Burret, durante dos épocas del año en condiciones naturales	49
1.9. Concentración de pigmentos fotosintéticos de <i>Thrinax radiata</i> Lodd. ex Schult. & Schult. F. durante dos épocas del año en condiciones naturales	50

1.10.	Concentración de pigmentos fotosintéticos de <i>Coccothrinax readii</i> H. J. Quero R. durante dos épocas del año en condiciones naturales	52
1.11.	Concentración de pigmentos fotosintéticos de <i>Chamaedorea oblongata</i> Mart., durante dos épocas del año en condiciones naturales	53
1.12.	Concentración de pigmentos fotosintéticos de <i>Chamaedorea seifrizii</i> Burret, durante dos épocas del año en condiciones naturales	55
1.13.	Ganancia de carbono de cuatro especies de <i>Arecaceae</i> , durante dos épocas del año en condiciones naturales	56
2.1.	Variables anatómicas de <i>Thrinax radiata</i> Lodd. ex Schult. & Schult. F. en diferentes condiciones de crecimiento de CO <sub>2</sub>	89
2.2.	Variables anatómicas de <i>Coccothrinax readii</i> H. J. Quero R. en diferentes condiciones de crecimiento de CO <sub>2</sub>	91
2.3.	Variables anatómicas de <i>Chamaedorea oblongata</i> Mart. en diferentes condiciones de crecimiento de CO <sub>2</sub>	93
2.4.	Variables anatómicas de <i>Chamaedorea seifrizii</i> Burret en diferentes condiciones de crecimiento de CO <sub>2</sub>	95
2.5.	Concentración de los pigmentos fotosintéticos de <i>Thrinax radiata</i> Lodd. ex Schult. & Schult. F. en diferentes atmósferas de CO <sub>2</sub>	97

- 2.6.** Concentración de los pigmentos fotosintéticos de *Coccothrinax readii* H. J. Quero R. en diferentes atmósferas de CO<sub>2</sub> 99
- 2.7.** Concentración de los pigmentos fotosintéticos de *Chamaedorea oblongata* Mart. en diferentes atmósferas de CO<sub>2</sub> 100
- 2.8.** Concentración de los pigmentos fotosintéticos de *Chamaedorea seifrizii* Burret en diferentes atmósferas de CO<sub>2</sub> 102
- 2.9.** Ganancia de carbono de cuatro especies de *Arecaceae* durante nueve meses, en diferentes atmósferas de CO<sub>2</sub> 104





## LISTA DE FIGURAS

	Página
1.1. Localización de los sitios de estudio donde se distribuyen <i>Coccothrinax readii</i> H. J. Quero R., <i>Thrinax radiata</i> Lodd. ex Schult. & Schult. F., <i>Chamaedorea seifrizii</i> Burret y <i>Chamaedorea oblongata</i> Mart.	33
1.2. Sección transversal de la lámina de <i>Thrinax radiata</i> Lodd. ex Schult. & Schult. F. en campo al microscopio óptico (10X y 40X)	42
1.3. Superficie adaxial y abaxial de <i>Thrinax radiata</i> Lodd. ex Schult. & Schult. F. en condiciones naturales, al microscopio óptico (40X)	42
1.4. Sección transversal de la lámina de <i>Coccothrinax readii</i> H. J. Quero R. en campo, al microscopio óptico (10X y 40X)	43
1.5. Superficie adaxial y abaxial de <i>Coccothrinax readii</i> H. J. Quero R. en condiciones naturales, al microscopio óptico (40X)	43
1.6. Sección transversal de la lámina de <i>Chamaedorea oblongata</i> Mart. en campo, al microscopio óptico (10X y 40X)	44
1.7. Superficie adaxial y abaxial de <i>Chamaedorea oblongata</i> Mart. en condiciones naturales, al microscopio óptico (40X)	44
1.8. Sección transversal de la lámina de <i>Chamaedorea seifrizii</i> Burret en campo, al microscopio óptico (10X y 40X)	45

- 1.9. Superficie adaxial y abaxial de *Chamaedorea seifrizii* Burret en condiciones naturales, al microscopio óptico (40X) 45
- 1.10. Marchas diurnas por doce horas, de la ganancia de carbono y los factores microambientales de *Thrinax radiata* Lodd. ex Schult. & Schult. F., durante la época seca en condiciones naturales 57
- 1.11. Marchas diurnas por doce horas, de la ganancia de carbono y los factores microambientales de *Thrinax radiata* Lodd. ex Schult. & Schult. F., durante la época lluviosa en condiciones naturales 58
- 1.12. Marchas diurnas por doce horas, de la ganancia de carbono y los factores microambientales de *Coccothrinax readii* H. J. Quero R. durante la época seca en condiciones naturales 59
- 1.13. Marchas diurnas por doce horas, de la ganancia de carbono y los factores microambientales de *Coccothrinax readii* H. J. Quero R. durante la época lluviosa en condiciones naturales 60
- 1.14. Marchas diurnas por doce horas, de la ganancia de carbono y los factores microambientales de *Chamaedorea oblongata* Mart., durante la época seca en condiciones naturales 61

- 1.15. Marchas diurnas por doce horas, de la ganancia de carbono y los factores microambientales de *Chamaedorea oblongata* Mart. durante la época lluviosa en condiciones naturales 62
- 1.16. Marchas diurnas por doce horas, de la ganancia de carbono y los factores microambientales de *Chamaedorea seifrizii* Burret, durante la época seca en condiciones naturales 63
- 1.17. Marchas diurnas por doce horas, de la ganancia de carbono y los factores microambientales de *Chamaedorea seifrizii* Burret, durante la época lluviosa en condiciones naturales 64
- 2.1. Anatomía foliar de *Thrinax radiata* Lodd. ex Schult. & Schult. F. sometida a diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub> 89
- 2.2. Anatomía foliar de *Coccothrinax readii* H. J. Quero R. sometida a diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub> 91
- 2.3. Anatomía foliar de *Chamaedorea oblongata* Mart. sometida a diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub> 93
- 2.4. Anatomía foliar de *Chamaedorea seifrizii* Burret sometida a diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub> 95
- 2.5. Ganancia de carbono de *Thrinax radiata* Lodd. ex Schult. & Schult. F. en el transcurso del día, cada dos meses, en las diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub> 105

- 2.6.** Ganancia de carbono de *Coccothrinax readii* H. 106  
J. Quero R. en el transcurso del día, cada dos meses, en las diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub>
- 2.7.** Ganancia de carbono de *Chamaedorea* 107  
*oblongata* Mart. en el transcurso del día, cada dos meses, en las diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub>
- 2.8.** Ganancia de carbono de *Chamaedorea seifrizii* 108  
Burret en el transcurso del día, cada dos meses, en las diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub>

## RESUMEN

Ante el cambio climático se hace necesario emprender investigación para conocer la respuesta de las especies de plantas. Este estudio se enfocó en indagar sobre algunos cambios morfofisiológicos; densidad y área estomática y ganancia de carbono de cuatro especies de palmas (*Thrinax radiata* Lodd. ex Schult. & Schult. f., *Coccothrinax readii* H. J. Quero R., *Chamaedorea seifrizii* Burret, Notizbl. y *Chamaedorea oblongata* Mart.), sometidas a diferentes atmósferas de CO<sub>2</sub>. Para esto, se implementaron dos cámaras con concentraciones de 370 ppm (actual) y 740 ppm (duplicada) de CO<sub>2</sub>, ambas reguladas a una temperatura máxima de 28 °C y una luminosidad entre 700-1000 μMoles. seg.<sup>-1</sup>m<sup>-1</sup> en las horas de máxima luz. Además se realizaron comparaciones morfofisiológicas con individuos seleccionados en campo. En lo que se refiere a la anatomía, se observó que las especies de *Chamaedorea*, solo presentaron mesófilo esponjoso en la hoja más nueva. Los diámetros de las células del mesófilo esponjoso son más pequeños en las cámaras con CO<sub>2</sub> que en campo ( $F_{1,396}= 141.25$ ,  $p<0.001$ ). Respecto a la densidad estomática, no existe una diferencia significativa en las especies sometidas a diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub> ( $F_{1,90}= 0.54$ ,  $p=0.059$ ). En el área de los estomas, hay diferencias significativas entre el campo y los tratamientos de CO<sub>2</sub> ( $F_{1,474}=5.17$ ,  $p=0.006$ ). En los pigmentos fotosintéticos (clorofilas a y b y carotenoides), no existen diferencias significativas ( $F_{1,24}=2.41$ ,  $p=0.12$ ). En cuanto a la ganancia de carbono de las palmeras, también existieron diferencias significativas entre las cámaras de invernadero y las condiciones naturales ( $F_{1,1194}=211.29$ ,  $p<0.001$ ). Las diferentes especies de palmeras al crecerlas en una atmósfera de CO<sub>2</sub> duplicado, presentan la tendencia de aumentar el área de los estomas, disminuir el diámetro de las células del mesófilo esponjoso y tener una mayor ganancia de carbono.



## ABSTRACT

Faced with the climatic change, it becomes necessary to undertake investigations to understand the possible responses of plant species. The present study was focused to analyze some anatomical and physiological changes as follows; leaf stomatal density, spongy parenchyma size, photosynthetic pigments and carbon gain of *Thrinax radiata* Lodd. ex Schult. & Schult. f., *Coccothrinax readii* H.J. Quero R., *Chamaedorea seifrizii* Burret, Notizbl. and *Chamaedorea oblongata* Mart. subjected to different CO<sub>2</sub> atmospheric concentrations. Two chambers were implemented with concentrations of 370 ppm (current) and 740 ppm (duplicated) of CO<sub>2</sub>, both regulated to a maximum temperature of 28 °C and a PFF among 700-1000 μMoles. seg.<sup>-1</sup>m<sup>-1</sup> at the time of maximum luminescence. We carried out some morphologic and physiological comparisons with wild individuals.

Anatomically, it was observed that the in the two *Chamaedorea* species, palisade parenchyma was absent in the newest leaves. The spongy parenchyma cell diameters were smaller in the experimental plants compared with those wild ( $F_{1,396}=141.25$ ,  $p < 0.001$ ). In respect with the stomatal density there were non significant differences between treatments to both CO<sub>2</sub> concentrations ( $F_{1,90}=0.54$ ,  $p=0.059$ ). In the comparison of stomatal area, we found significant differences between the field and the treatments of CO<sub>2</sub> ( $F_{1,474}=5.17$ ,  $p=0.006$ ). In the photosynthetic pigments (chlorophylls a and b and carotenoids), there were non significant differences ( $F_{1,24}=2.41$ ,  $p=0.12$ ). When we analyzed the carbon gain, we obtained significant differences between the experimental plants respect the wild ( $F_{1,1194}=211.29$ ,  $p < 0.001$ ).

We concluded that the palm species we selected for the experiments when they grow in duplicated CO<sub>2</sub> tend to increase the stomatal area, decrease the size spongy mesophyll and to have a higher carbon gain.





# INTRODUCCIÓN

## **Cambio climático y sus causas**

La tropósfera es la parte baja de la atmósfera abarca de 10 a 15 kilómetros de alto con respecto al planeta tierra. Dentro de ésta existen los llamados gases de invernadero, entre los que se encuentran el bióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ), los compuestos cloro-fluoro-carbonados (CFC's), los óxidos de nitrógeno (NOX), y el metano ( $\text{CH}_4$ ) principalmente (Arellano & De las Rivas, 2006).

La energía emitida del sol hacia la tierra, está constituida por radiación infrarroja, ultravioleta y luz visible. Mientras que los gases de invernadero de la atmósfera absorben la radiación infrarroja y ultravioleta, la luz visible llega a la superficie de la Tierra, una parte pequeña de esta energía es utilizada por las plantas verdes para producir hidratos de carbono, a través del proceso de fotosíntesis. En la fotosíntesis participa una cantidad muy pequeña de la energía que nos llega en forma de luz visible. El resto de esta energía es absorbida por la superficie de la Tierra que, a su vez, emite gran parte de ella como radiación infrarroja. Esta radiación infrarroja es absorbida por gases de invernadero que, a su vez, la remiten de nuevo hacia la Tierra. El resultado de todo esto es que hay una gran cantidad de energía circulando entre la superficie de la Tierra y la atmósfera, y esto provoca un calentamiento de la misma. Si no existiera este fenómeno, conocido con el nombre de efecto invernadero, la temperatura de la superficie de la Tierra sería  $30^\circ\text{C}$  más baja (Bonan, 2002). La vida existe debido a este efecto natural de invernadero, ya que este proceso regula la temperatura de la Tierra. Sin embargo, en tiempos recientes, el efecto invernadero se ha transformado en un problema, ya que la producción de estos gases ha aumentado en forma alarmante en los últimos 50 años, comenzando a generar un incremento inesperado de la temperatura de la Tierra en un corto tiempo. Si el proceso de aumento de la temperatura atmosférica continúa con la misma intensidad, está predicho

que cambiará el clima y el nivel del mar, afectando con esto la vida de todos los seres vivos (IPCC, 2007). El incremento de los gases de invernadero ha venido en aumento desde la Revolución Industrial y es debido principalmente al uso intensivo de los combustibles fósiles en las actividades industriales y al transporte. Se han producido incrementos sensibles en las cantidades de óxidos de nitrógeno y dióxido de carbono emitidas a la atmósfera, con el agravante de que otras actividades humanas, como la deforestación, han contribuido a este proceso (Gates, 1993).

En estudios sobre el calentamiento global, dados a conocer en la reunión de enero de 2001 del Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático (IPCC) en Shanghai, China, se señaló un panorama más preocupante para los próximos 100 años. Si las emisiones no son reducidas, las temperaturas pudieran incrementar entre 1.4 - 5.6 °C (Hansen *et al.*, 2002; IPCC, 2007).

El CO<sub>2</sub> atmosférico es uno de los gases de invernadero, responsables del aumento de la temperatura global, cuya concentración antes de la Revolución Industrial (1751), oscilaba a nivel planetario entre 265 y 290 ppm aumentando hasta alcanzar casi en promedio 370 ppm hoy en día. De acuerdo a las predicciones hechas a nivel mundial, para el año 2100, si no se reducen las emisiones de este gas, se espera que la concentración de CO<sub>2</sub> sea de entre 700- 1000 ppm (Quay, 2002). El incremento de la concentración del dióxido de carbono, [CO<sub>2</sub>] en la atmósfera es debido en gran medida a las alteraciones que las actividades humanas producen en el ciclo biogeoquímico del carbono. Estas actividades humanas son la quema de combustibles fósiles y los incendios forestales que se producen grandes cantidades de CO<sub>2</sub>, estas acciones tiene un efecto sinérgico, debido a que la disminución de las masas forestales mundiales producen una disminución de la tasa de la absorción total del CO<sub>2</sub> presente en la atmósfera (Schimel, 2001; Tilman *et al.*, 2001).

## **Efectos sobre la vida y los ecosistemas**

A nivel de ecosistemas se prevén cambios en los niveles de nitrógeno, fósforo, calcio y pH del suelo; cambios en la concentración [CO<sub>2</sub>] atmosférico, incremento de la herbivoría y en las densidades de patógenos y depredadores (Tilman & Lehman, 2001). También habrían modificaciones en la resistencia de los hospederos y cambios en la fisiología de las interacciones hospedero-patógeno (Coakley, 1999). Se presentaría una eutrofización de los ecosistemas dulceacuícolas, marinos y terrestres; cambios en la diversidad, composición y funcionamiento de los ecosistemas, pérdida de especies (Tilman *et al.*, 2001; Buse *et al.*, 1999).

Los cambios climáticos están afectando los comportamientos de hibernación y las migraciones en especies animales, la abundancia de macro invertebrados en ecosistemas marinos, la evolución morfológica de gasterópodos marinos (Sagarin *et al.*, 1999; Hellberg *et al.*, 2001). Se prevé además que la riqueza de vertebrados ectotérmicos se incrementará en Norteamérica, disminuirá la riqueza de mamíferos y aves en el sur de Norteamérica y se incrementará en las áreas montañosas. En zonas áridas se ha observado que algunas especies animales anteriormente comunes se han extinguido localmente en las últimas décadas, mientras que otras que antes eran raras se han incrementado (Brown *et al.*, 1997).

## **Efectos sobre la vegetación.**

Se han documentado ampliamente diversos efectos del cambio climático sobre las comunidades vegetales. Por ejemplo, se sabe que las plantas han respondido al cambio climático en dos formas principales: extinción o migración y adaptación. Sin embargo, en la actualidad los altos niveles de fragmentación del hábitat podrían afectar las migraciones en el futuro o tener otros efectos sinérgicos (Schwartz *et al.*, 2001). Se sabe también que históricamente el incremento en la concentración de CO<sub>2</sub> en la atmósfera ha permitido a los árboles desarrollarse en zonas donde la vegetación estaba restringida a plantas de

mucho menor tamaño, por ejemplo bosques bajos a matorral bajo (Farquhar, 1997). Con base en la evidencia paleontológica, se ha observado una respuesta de la vegetación a rápidos cambios climáticos; estos se expresan mejor en los ecotonos, donde la sensibilidad al cambio climático es mayor (Petee, 2000).

En los últimos años se han propuesto múltiples modelos predictivos del cambio climático, considerando cada uno de ellos una diversidad de variables, como temperatura, precipitación, radiación solar, altitud, latitud, por lo que se ha obtenido una serie de posibles escenarios, algunos de ellos contrastantes. Entre las principales predicciones de estos modelos tenemos que en el futuro se espera que cambie drásticamente la distribución y composición de los bosques de Norteamérica (Iverson & Prasad, 2001). En un estudio para Norteamérica reportan que un incremento moderado en la temperatura produciría un incremento en la densidad de vegetación y habría pequeños cambios en los tipos de vegetación, al crearse ambientes más propicios para que las plantas puedan crecer, ya que estos sitios son muy fríos, y esto propiciaría un secuestro de carbono en la mayor parte de Norteamérica. En tanto que grandes incrementos en la temperatura causarían pérdida de carbono, modificaciones en la precipitación y grandes cambios en los tipos de vegetación, pudiendo eventualmente desaparecer los bosques y convertirse en sabanas (Bachelet *et al.*, 2001).

Otros estudios en ecosistemas áridos reportan que la densidad y cobertura de arbustos leñosos se ha incrementado; asimismo, incrementándose la herbivoría, reduciendo la biomasa de los pastos y por lo tanto, favoreciendo el desarrollo de arbustos leñosos (Van Auken, 2000).

A escala más pequeña se sabe que los cambios en la concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico afecta la fisiología estomática, la cual, es de vital importancia para el intercambio de CO<sub>2</sub> entre las plantas y la atmósfera (Morison, 1998). Griffin

*et al.* (2001) han hecho estudios enfocados en el efecto del aumento de la concentración de CO<sub>2</sub> en la ultraestructura subcelular de 5 especies de plantas, mostrando éstas un aumento en el estroma tilacoidal y la actividad fotosintética.

Field *et al.* (1992) mencionan que las plantas responden a los desequilibrios causados por variaciones ambientales y tienden a compensarlo, al menos parcialmente. Estos mecanismos de ajuste son principalmente cambios en la capacidad bioquímica para asimilación de recursos, cambios en biomasa y cambios en la tasa de pérdida de tejido; esta adaptación permite a las plantas desarrollarse en un amplio rango de niveles de recursos. Sin embargo, la plasticidad o habilidad de adecuación de las especies es limitada y grandes cambios en el balance de recursos puede ocasionar cambios en la composición de especies.

### **Fenología de las plantas y cambio climático.**

Las variables fenológicas son sensibles ante un cambio muy drástico en las plantas, es por ello que se consideraron dentro de las más importantes para este trabajo. Se han realizado varios trabajos que relacionan el cambio climático y la fenología de las plantas. A continuación daremos una breve definición de la que significa la fenología y enlistaremos los diferentes estudios realizados donde el cambio climático es una variable que afecta a las plantas.

Existen muy pocas regiones en el planeta donde las condiciones ambientales sean continuamente favorables para todas las funciones de las plantas. Lo que sí es frecuente es que a lo largo del año se produzcan cambios estacionales propios del clima de un lugar y por lo mismo en la disponibilidad de recursos, lo que obliga a las plantas a crear mecanismos de cambio estacional en morfología y fisiología para poder sobrevivir (Vázquez-Yanes, 1999).



El estudio de estos mecanismos está fuertemente ligado a la fenología, que ha sido definida formalmente como “el estudio de la secuencia temporal de eventos biológicos recurrentes, con la finalidad de interpretar las causas bióticas y abióticas de tales secuencias” (Montenegro & Ginocchio, 1999). En forma más simple podemos decir que la fenología es “una lectura del pulso de la vida” (Bradley *et al.*, 1999). La repetición sincronizada del clima y los eventos fenológicos, tales como foliación, floración, fructificación, es frecuentemente utilizada para definir las secuencias estacionales. Esta estacionalidad se refiere tanto a los cambios regulares que se presentan en el ambiente, como a las respuestas biológicas condicionadas por esos cambios en el ambiente, de tal forma que podemos entender las estaciones como un integrador natural (Bradley *et al.*, 1999; Battey, 2000).

Los cambios en el ambiente ejercen diferentes presiones en las plantas e influyen de forma prácticamente única en el desarrollo de cada una de las especies. Así, se da como resultado diversas formas de crecimiento, reproducción, mantenimiento, defensa, que deben ser interpretadas como distintos caminos que han seguido las plantas para adaptarse a un ambiente determinado. No obstante, es posible identificar diferentes grupos funcionales de plantas que responden de manera similar a los cambios ambientales, aunque presentan diferencias con otros grupos. De esta manera podemos encontrar especies cuya floración u otra fenofase (etapa fenológica) es controlada por la temperatura, otras plantas donde el fotoperíodo es determinante, e incluso algunas especies donde la disponibilidad de agua sea el factor que desencadene un determinado evento fenológico (Montenegro & Ginocchio, 1999; Menzel, 2000).

Europa es el continente, donde se ha estudiado con mayor detalle el efecto del cambio climático sobre la fenología de las plantas. Diversos estudios realizados en el viejo continente revelan que los eventos fenológicos de primavera son

particularmente sensibles a la temperatura. El calentamiento que se ha experimentado en las últimas décadas ya ha mostrado efectos en la fenología, provocando en la mayoría de los casos un adelanto de los eventos fenológicos de primavera y un alargamiento de la época de desarrollo (Peñuelas & Filella, 2001).

Entre 1959 y 1996 los eventos fenológicos de primavera de un gran número de especies se han adelantado en promedio 6.3 días, mientras que los de otoño se han retrasado 4.5 días en promedio. De esta manera, tenemos que la estación de crecimiento se ha alargado 10.8 días en promedio (Menzel, 2000). Resultados y predicciones similares han sido obtenidos por otros autores como Roetzer *et al.* (2000) y Walkovsky (1998).

Spano *et al.* (1999) evaluaron la sensibilidad natural de nueve especies a la variabilidad climática en Cerdeña, Italia, durante el período 1986-1996 y donde cinco de las especies son típicas mediterráneas y cuatro son típicas de altas latitudes (boreales), reportan que se encontró una buena relación entre la aparición de las fenofases (comienzo y término de la floración, número de frutos y semillas, número de hojas y caída de las mismas, entre otros) y la temperatura en las especies mediterráneas. Estas estuvieron poco afectadas por variaciones en la precipitación, en tanto que el desarrollo fenológico de las especies no nativas fue más afectado por los patrones de precipitación primaverales. Si este patrón de floración temprana se extiende hacia el ártico tendría severos efectos en las plantas, debido a que la estación menos fría y corta pone severas restricciones a los ciclos de vida y reproducción de la flora. Los patrones fenológicos anticipados pueden alterar la distribución de recursos en las plantas, tener implicaciones en los sistemas de polinización y pueden incrementar el tamaño, la riqueza de especies y la diversidad genética intraespecífica del banco de semillas del suelo (Thorhallsdottir, 1997).

En la tundra se espera que las plantas respondan con patrones de desarrollo vegetativo y de floración más tempranos, aunque esto se encuentra fuertemente influenciado por las formas biológicas, ya que las plantas herbáceas responden de forma diferente a las leñosas (Arft *et al.*, 1999).

En los bosques boreales, la fenología está principalmente controlada por la temperatura, con lo cual se afectaría el período de inicio de la estación de crecimiento y por lo tanto su duración, así como la capacidad fotosintética, es decir, habrá un desfase entre la disponibilidad térmica, la hídrica y la luminosidad. En los bosques templados es también la temperatura el factor determinante de los patrones fenológicos. En estas zonas los bosques están compuestos por mezclas de especies deciduas y diferencias en las respuestas fenológicas pueden afectar la competencia de las especies. Por otra parte la fenología de los bosques mediterráneos está principalmente afectada por la disponibilidad de agua durante el estío, lo cual altera el desarrollo de área foliar más que el desarrollo de los eventos fenológicos (Kramer *et al.*, 2000).

En cuanto a las regiones tropicales, se sabe que la mayoría de las plantas leñosas tropicales producen nuevas hojas y flores en períodos específicos, más que en forma continua, y la mayoría de los bosques tropicales presentan variación estacional en la aparición de nuevas hojas, flores y frutos, lo cual sugiere que los cambios fenológicos representan adaptaciones a factores bióticos y/o abióticos (Van Schaik *et al.*, 1993).

Algunos autores han sido específicos en lo que respecta a sus predicciones, como Bergant *et al.* (2001), que predijeron en Eslovenia que *Taraxacum officinale* L. adelantará el inicio de su floración en cinco días para el año 2019 y en 10 a 11 días para el año 2049.



En América, se han realizado menos estudios sobre la fenología y el cambio climático y la mayoría de ellos han evaluado el efecto en la fenología de las plantas de Norteamérica. Durante el siglo XX, en el oeste de Canadá, se han observado inviernos y primaveras con temperaturas más cálidas y en un estudio reciente en Alberta, Canadá, utilizando datos históricos y recientes se observó una tendencia de floración más temprana en *Populus tremuloides* Michx, la cual es de casi 26 días, y se encontró una fuerte relación de este evento con las temperaturas del Océano Pacífico (Beaubien & Freeland, 2000).

Bradley *et al.* (1999) estudiaron la fenología de 55 fenofases de diferentes árboles en Wisconsin durante 61 años, encontrando que 19 de los eventos fenológicos han ocurrido en fechas cada vez más tempranas, entres estos eventos fenológicos los que resultaron más afectados fueron la floración, la fructificación, la cantidad de frutos y la cantidad de polen, lo cual fue resultado del incremento en la temperatura. Reportan también que 20 de las especies estudiadas no mostraron modificaciones en su fenología debido a la temperatura, lo que indica que son controladas por fotoperíodo o señales fisiológicas.

Además del efecto de la temperatura se sabe que la concentración de CO<sub>2</sub> influye en la fenología de las plantas, tal como lo muestra Sigurdsson (2001) que investigó el efecto del incremento en la concentración de dióxido de carbono, sobre plantas de *Populus trichocarpa* Torr. & A. Gray en Islandia y reporta que no se observaron cambios en la fenología de primavera; sin embargo, sí se afectó notablemente la fenología de otoño de las plantas, las cuales mostraron cambios similares a los de las plantas que crecen en ambientes con poca disponibilidad de nutrimentos.

Por su parte, Rusterholz y Erhardt (1998) señalan que la [CO<sub>2</sub>] elevada afecta, además de la fenología de floración, la producción de néctar y el contenido de aminoácidos.

En México, los estudios científicos de la fenología de las plantas han comenzado a relacionarse con las condiciones ambientales y se ha observado un efecto sobre las plantas ante este el cambio climático. Los trabajos existentes se circunscriben en su mayoría a las dos últimas décadas, estos sólo cubren pequeños períodos de observación, por lo que ante los cambios climáticos globales que se están presentando y se pronostica que continuarán, urge conocer el escenario fenológico actual, a fin de poder evaluar los cambios que ya se están presentando (Challenger, 1998).

En un estudio realizado con 59 especies arbóreas y lianas en la selva cálido-húmeda del sureste de Veracruz, México por Ibarra-Manrique *et al.* (1991), se ha observado que la floración está correlacionada con la época de menor precipitación. La fructificación para el total de las especies presentó dos máximos, uno durante el período de sequía y temperaturas más altas (“secas”) y otro hacia la época de mayor precipitación y bajas temperaturas (“nortes”). La fructificación en los árboles se concentró durante la época de “secas”, a diferencia de las especies de lianas, cuyo mayor número de especies fructifica durante el período de “nortes”. El cambio climático afectaría la precipitación de modo que la floración y la fructificación de las lianas y los árboles se podría ver afectada reduciéndose el número de flores y frutos o adelantando el período en que ocurren estas etapas de vida (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1991).

En lo que se refiere a las palmeras, Otero-Arnaiz y Oyama (2001), han estudiado la fenología de la especie dioica *Chamaedorea alternans* H. Wendl. en Los Tuxtlas, Veracruz. Esta especie florece sincrónicamente de octubre a noviembre. Las palmeras de *Chamaedorea alternans* de sexo masculino producen más flores e inflorescencias que las femeninas. Estas palmas son polinizadas principalmente por el viento.

## JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO DEL AUMENTO DEL CO<sub>2</sub> EN LAS ARECÁCEAS

Los estudios que se han realizado sobre la fenología de palmeras son mínimos, y lo que se conoce principalmente es el tiempo de floración de estas especies. También se han realizado muy pocos estudios, con respecto al cambio climático en el continente americano, por estas razones se hace necesario emprender trabajos de investigación aplicados en torno a este hecho para conocer la respuesta en la fotosíntesis, pigmentos fotosintéticos y la anatomía foliar de las especies de plantas para entender la respuesta de estas ante un aumento en la concentración de CO<sub>2</sub>. De todas las especies de plantas, nos enfocamos en cuatro especies de la familia Arecaceae (Palmae) debido a su importancia ecológica, económica y cultural. Estas especies tienen una distribución en México restringida a la Península de Yucatán. Son ampliamente usadas para construcción de casas, artesanías, ornamentales y forman un importante componente del paisaje. A nivel ecológico, las especies de palmeras se han utilizado como especies bandera (Olmsted y Álvarez-Buylla 1995, Orellana y Ayora, 1992, Orellana 1999). Finalmente, otra razón por la cual se escogieron a las palmeras como modelo de estudio, debido a que estas especies reaccionan rápidamente ante diferentes cambios en el medio ambiente y no han sido empleados para estudios de esta índole.

La descripción de la anatomía, los pigmentos fotosintéticos y la fotosíntesis en campo tiene como finalidad conocer como son estas especies en el medio en donde se distribuyen. Y el experimento en condiciones controladas, tiene como metas ayudar a conocer los posibles cambios, en la anatomía foliar, pigmentos fotosintéticos y en la ganancia de carbono de estas especies de palmeras nativas de la Península de Yucatán, en respuestas a la duplicación en la concentración de CO<sub>2</sub>; además de contribuir al entendimiento del efecto del cambio climático, ya que el aumento en la concentración de uno de los

gases de invernadero, como es el  $\text{CO}_2$ , está modificando el clima mundial. Contrastando los resultados obtenidos en campos y el experimento en condiciones controladas ayudará a tener un conocimiento más detallado de como reaccionarán las especies ante el aumento de  $\text{CO}_2$ .

De acuerdo a los antecedentes que se tienen de otras especies de plantas ante el incremento de  $\text{CO}_2$ , además de querer conocer la reacción en otras variables ante el aumento de este gas, en esta investigación se formularon las preguntas para conocer la fotosíntesis y anatomía de las diferentes especies de palmas. Estas preguntas que tratamos de resolver son: ¿Como es la anatomía foliar, los pigmentos fotosintéticos y la actividad fotosintética (ganancia de carbono) en cuatro especies de las palmas nativas de la Península de Yucatán en condiciones naturales? y ¿Como varían estos parámetros anatómicos y fisiológicos cuando las cuatro especies de palmeras son sometidas a diferentes concentraciones de  $\text{CO}_2$ ?

## DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES DE ESTUDIO

***Chamaedorea oblongata*** Mart., *Hist. Nat. Palm.* (7)160. 1838.  
Se le conoce coloquialmente como jade en Chiapas y Guatemala.

Descripción: Palmas solitarias con tallos delgados, hasta de 1-3 m de alto, 1-2 cm de diámetro. Las hojas son pinnadas en posición dorsoventral, de color verde oscuro en el haz y verde más claro en el envés, cuyo pecíolo es de 15-30 cm de largo y el ráquis de 30-60 cm de largo; estas hojas se encuentran en pares de 5-9, distribuidas a cada lado del ráquis alternadamente, son rómbicas. La inflorescencia intrafoliar de 30-70 cm de largo, con 5-6 espatas tubulares y un pedúnculo de 10-40 cm de largo, rojizo en la fructificación; las inflorescencias masculinas son más ramificadas que las femeninas, con 15-25 raquillas, mientras que las femeninas poseen de 6-15 raquillas. Las flores masculinas son de 3 mm de largo, aproximadamente, arregladas en espiral en la raquilla, el cáliz es trilobado y los pétalos valvados, unidos en la base y abiertos hacia arriba, en posición ascendente, delgados, ligeramente transparentes, con el pistilodio de 2-3 cm de alto y de forma columnar. Las flores femeninas poseen 1.52 mm de largo, el cáliz es trilobado con los lóbulos redondeados, los pétalos son fusionados abajo e imbricados hacia arriba, con 3 estaminodios triangulares. El fruto es elipsoidal a falcado, de 8-15 mm de largo por 6-10 mm de diámetro, en promedio, y son de color negro. Las semillas son elipsoidales, de 6-10 mm de largo y alrededor de 6 mm de diámetro (Quero & Flores, 2004).

Distribución y hábitat: se distribuye en Belice, Guatemala y México. En México la encontramos en el estado de Chiapas y la Península de Yucatán; en lo que se refiere a la Península de Yucatán, solo se ha encontrado al Sur de Quintana Roo y en la Reserva de Calakmul, en Campeche. Se localiza en el tipo de Vegetación de selva mediana perennifolia (Quero & Flores, 2004).

***Chamaedorea seifrizii*** Burret, *Notizbl., Bot. Gart. Berlin-Dahlem*. 123:268-269. 1938.

Se le conoce como “xiat” en la Península de Yucatán y “cambray” en Chiapas y Guatemala.

Descripción: Palmas generalmente coloniales, en ocasiones formando grupos muy densos; tallos delgados hasta 5 m de alto y 1-2 cm de diámetro, entrenudos alargados, con 4-6 hojas. Hojas de 30-50 cm de largo; pecíolo de 4-10cm, 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. Inflorescencias cortas, generalmente de menos de 20 cm de largo; pedúnculos cortos, 3-6 cm de largo con 4-5 brácteas con las dos últimas sobrepasando al pedúnculo; inflorescencia masculina con 6-12 raquillas simples, hasta 13 cm de largo con flores arregladas en espiral; inflorescencia femenina más corta que la masculina, 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 globoso hasta de 1 cm de diámetro, negro en la madurez. Semilla globosa de 7-8 mm de diámetro, embrión cercano a la porción media (Quero, 1992; Quero & Flores, 2004).

Distribución y hábitat: En México, se distribuye en Chiapas y Península de Yucatán; también la encontramos en Belice y Guatemala. En la península de Yucatán, se presenta en los tres estados principalmente en las regiones más secas y no tan sombreadas; dadas estas características es de las pocas especies del género que puede ser cultivada directamente en lugares soleados, donde se desarrolla en grupos muy

compactos y con hojas muy pequeñas. (Quero, 1992; Quero & Flores, 2004).

***Coccothrinax readii*** H. J. Quero R., Principes 24(3):118. 1980. Se le conoce en la Península de Yucatán con los nombres mayas de Cheet, nakax, nak'as

Descripción: Palma solitaria, pequeña de 1-4m de alto; tronco delgado 3-5 cm de diámetro, café o gris, con 9-16 hojas. Lámina de la hoja 40-110 cm de diámetro, verde oscuro arriba y plateada abajo, 39-54 pinnas, las más largas de 40-65 cm y 2-4 cm de ancho; peciolo de 25-110 cm de largo y 6-11 mm de ancho en la parte más angosta y 8-15 mm en la unión con la lámina; vaina linguiforme; hástula angostamente triangular, a veces bífida en la punta. Inflorescencia interfoliar, arcuada en fruto, 40-85 cm de largo con 4-7 ramas primarias; las más inferiores con 6-20 raquillas de 4.5-11 cm de largo. Flores fragantes, blanco cremosas; perianto en una serie con 4-6 lóbulos desiguales; estambres 9-11 más largos que el pistilo. Fruto subgloboso, carnoso, negro-púrpura en la madurez, 5-12.5 mm de diámetro, con el perianto y los filamentos persistentes en la base. Semillas cafés, subglobosas, cerebriformes, 3.5-10 mm de diámetro (Chan *et al.*, 2002; Quero, 1992; Quero & Flores, 2004)

Distribución y hábitat: Esta especie es endémica de la Península de Yucatán (Quero y Flores, 2004). Crece en los estados de Quintana Roo y Yucatán, en áreas cercanas a la costa; en diversos tipos de vegetación, desde dunas costeras hasta selvas medianas o bajas perennifolias o subperennifolias. En las selvas medianas, esta especie alcanza sus dimensiones mayores, mientras que en dunas costeras es frecuente ver ejemplares depauperados con dimensiones muy reducidas, como es el caso de la región de Chelem en Yucatán, donde se encuentran individuos de 1 m de alto, en floración y fructificación (Quero, 1992)



***Thrinax radiata*** Lodd. ex Schult.& Schult. f., *Syst. Veg.* 7(2): 1301.1830.

En la Península de Yucatán se conoce con los nombres mayas de Ch'iit, ch'iit xa'an, ka'anal xa'an, kul tok, nak'as

Descripción: Palmera hermafrodita con el tronco de 5-10 m. de altura y solo 10-15 cm. de diámetro, normalmente con la base ensanchada, cubierto de restos de hojas viejas y algunas fibras en la parte superior y liso y anillado en su parte inferior. Hojas palmeadas, redondeadas, de unos 80-100 cm. de diámetro, dividida hasta su mitad en unos 50 segmentos que se encuentran unidos por ribetes amarillentos, muy prominentes en el haz de la hoja. Hoja de color verde brillante, algo más pálido en el envés. Pecíolo liso de 70-80 cm. de longitud, con fibras en su base. Inflorescencias naciendo de entre las hojas y algo más cortas que éstas, erectas o ligeramente arqueadas, con flores blancas muy pequeñas con 3 pétalos y 3 sépalos unidos y de 5-12 estambres. Fruto globular de 0.6-0.8 cm. de diámetro, blanquecino (López & Sánchez, 2001; Quero, 1992; Quero & Flores, 2004).

Distribución y hábitat: se encuentra ampliamente distribuida en su lugar de origen (las islas antillanas, Florida y Honduras), además de localizarse en Belice y la Península de Yucatán, en está, se encuentra en los estados de Quintana Roo y Yucatán, principalmente en áreas con influencia de los vientos marinos; sin embargo, se le ha encontrado hasta más de 50 km tierra adentro en los alrededores de Leona Vicario en Quintana Roo y cerca de Kantunilkín en Yucatán. Esta palma tiene una distribución muy parecida a la de *Coccothrinax readii*, con la que a veces es confundida; se le encuentra tanto en selvas medianas subperennifolias con suelos muy húmedos, como en vegetación de dunas costeras, desde Chetumal en Quintana Roo hasta los alrededores de Celestún en Yucatán (Quero, 1992; Quero y Flores, 2004).



## **HIPÓTESIS**

En condiciones controladas de temperatura, humedad del suelo e iluminación, ante la duplicación en las concentraciones de dióxido de carbono, se tendrá un efecto en el aumento de la ganancia de carbono por actividad fotosintética. Esto conducirá a una variación en los tejidos foliares involucrados (mesófilo y sistema estomático), asimismo habrá un aumento en las concentraciones de los pigmentos fotosintéticos.

## **OBJETIVOS**

### **Objetivo general**

Evaluar experimentalmente el efecto del incremento en la concentración de CO<sub>2</sub> sobre la anatomía foliar, los pigmentos fotosintéticos y la actividad fotosintética (ganancia de carbono) de cuatro especies de palmeras nativas de la Península de Yucatán.

### **Objetivos específicos**

1. Describir los posibles cambios en el mesófilo de cuatro especies de palmas de la Península de Yucatán y a dos diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub>, en comparación con individuos en campo en estado silvestre
2. Determinar si existe variación en la densidad estomática de cuatro especies de palmas de la Península de Yucatán en condiciones naturales y controladas.
3. Cuantificar la producción de pigmentos fotosintéticos (clorofila a, b y carotenoides) en condiciones de CO<sub>2</sub> elevado y naturales, en cuatro especies de palmas de la Península de Yucatán.
4. Determinar si existen diferencias entre la actividad fotosintética (ganancia de carbono) de cuatro especies de

palmas de la Península de Yucatán en condiciones naturales y sometidas a diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub>.

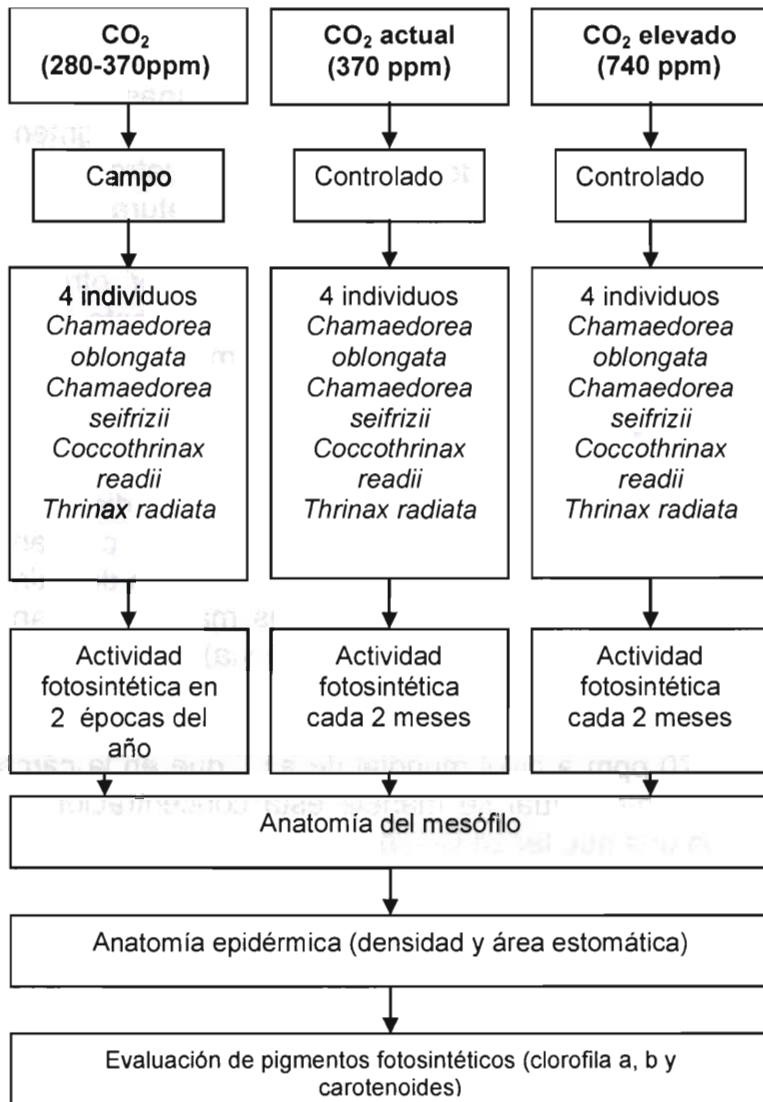
5. Integrar los aspectos estudiados en los objetivos anteriores para conocer el efecto del aumento de CO<sub>2</sub> en la producción en hoja de las cuatro especies estudiadas.

1 20

## ESTRATEGIA EXPERIMENTAL

Primero se caracterizó el microambiente y algunas variables, como la anatomía del mesófilo y de los estomas, los pigmentos fotosintéticos y la ganancia de carbono, de las cuatro especies de palmas antes mencionadas en condiciones naturales. Estos resultados sirvieron de base para los experimentos con diferentes atmósferas de CO<sub>2</sub> por un lado y por otro para entender en su totalidad el posible comportamiento de las cuatro especies en condiciones de cambio climático.

Como se puede observar en el esquema de abajo, en la primera columna se tiene una fluctuación del CO<sub>2</sub> que se tiene en campo, 280 y 370 ppm, y en los sitios de distribución de las palmas se describió la anatomía, los pigmentos fotosintéticos y la fotosíntesis de las cuatro especies de palmas anteriormente descritas, en las dos épocas más contrastantes de la península de Yucatán (sequía y lluvia). Las otras dos columnas son del experimento de invernadero, de acuerdo con la literatura, en promedio se tiene hoy en día una concentración de CO<sub>2</sub> de 370 ppm a nivel mundial de aquí que en la cámara denominada como actual se maneje esta concentración y se contraste con una que tenga CO<sub>2</sub> elevado.



Para un entendimiento más fácil de la información que se presenta en esta tesis, esta se dividió en diferentes secciones, la primera sección es la de antecedentes, en la cual se plantean todos los diferentes sobre cambio climático que se han realizado, así como la justificación de este trabajo y la descripción de las especies de estudio. Posteriormente, hay

otra sección que son los capítulos I y II, en el primero se describe como es la anatomía, fotosíntesis y los pigmentos fotosintéticos de las cuatro especies de estudio, en condiciones de campo. En el capítulo II, es la parte experimental, que describe como reacciona la anatomía, la fotosíntesis y los pigmentos fotosintéticos de las diferentes especies de palmeras estudiadas, ante un aumento de la concentración de CO<sub>2</sub>.

## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Arellano, J. B. y J. De las Rivas. 2006. *Plantas y cambio climático*. Investigación y Ciencia, 354: 43-50
- Arft, A.M., Walter, M., Gurevitch, J., Alatalo, J., Bret-Harte, M., Dale, M., DIGMER, M., Gugerli, F., Henry, G., Jones, M., Hollister, R., Jónsdóttir, I., Laine, K., Lévesque, E., Marion, G., Molar, U., Molgard, P., Nordenhäll, U., Raszhivin, V., Robinson, C., Starr, G., Stenström, A., Stenström, M., Totland, O., Turner, P., Walter, L., Webber, P., Welter, J. and P. Wookey. 1999. *Responses of tundra plants to experimental warming: Metaanalysis of the international tundra experiment*. Ecological Monographs, 69(4): 491-511.
- Bachelet, D., Neilson, R. P., Lenihan, J. M. and R. J. Drapek. 2001. *Climate change effects on vegetation distribution and carbon budget in the United States*. Ecosystems, 4:164-185.
- Batthey, N. H. 2000. *Aspects of seasonality*. Journal of Experimental Botany, 51(352), 1769-1780.
- Beaubien, E. G. and H. J. Freeland. 2000. *Spring phenology trends in Alberta, Canada: Links to ocean temperature*. International Journal of Biometeorology. 44(2), 53-59.
- Bergant, K., Kajfez-Bogataj, L. and Z. Crepinsek. 2001. *Statistical downscaling of generalcirculation-model-simulated average monthly air temperature to the beginning of flowering of the dandelion (Taraxacum officinale) in Slovenia*. Journal of Biometeorology, 46, 22-32.
- Bonan, G. B. 2002. *Ecological climatololgy: Concepts and applications*. Cambridge University Press. United Kingdom. 678 pp.
- Bradley, N. L., A. C. Leopold, J. Ross and W. Huffaker. 1999. *Phenological changes reflect climate change in Wisconsin*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 96, 9701-9704.

- Brown J. H., T. J. Valone and C. G. Curtin. 1997. *Reorganization of an arid ecosystem in response to recent climate change*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 94, 9729-9733.
- Buse, A., Dury, S. J., Woodburn, R. J. W., Perrins, C. M. and J. E. G. Good. 1999. *Effects of elevated temperature on multi-species interactions: the case of Pedunculate Oak, Winter Moth and Tits*. Functional Ecology, 13 (Suppl. 1), 74-82.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro*. CONABIO, Instituto de Biología UNAM, Agrupación Sierra Madre. p 847.
- Chan, V., Rico-Gray, V., y J. S. Flores. 2002. *Etnoflora yucatenense: Guía ilustrada de la flora costera representativa de la península de Yucatán*. Fascículo 19. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán. 133pp.
- Coakley, S. M. 1999. *Climate change and plant disease management*. Annual Review of Phytopathology, 37, 399-426.
- Farquhar G. D. 1997. *Climate change: carbon dioxide and vegetation*. Science, 278(5342), 1411.
- Field C. H., Chapin III, F. S., Matson, P. A and H. A. Mooney. 1992. *Responses of terrestrial ecosystems to the changing atmosphere: a resource-based approach*. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics, 23, 201-235.
- Gates, D. M. 1993. *Climate change and its biological consequences*. Sinauer Associates, Inc. University of Michigan, Sunderland Massachusetts. 280pp.
- Griffin, K. L., Anderson, O. R., Gastrich, M. D., Lewis, J. D., Lin, G., Schuster, W., Seemann, J. R., Tissue, D. T., Turnbull, M. H., and D. Whitehead. 2001. *Plant growth in elevated CO<sub>2</sub> alters mitochondrial number and chloroplast fine structure*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 98, 2473-2478.

- Hansen, J., Ruedy, R. y M. S. K. Lo. 2002. *Global warming continues*. Science, 295 (5553), 275.
- Hellberg M. E. and D. P. Balch and Roy. 2001. *Climate-driven range expansion and morphological evolution in a marine gastropod*. Science, 292,1707-1710.
- Ibarra-Manríque, G., Sánchez- Garfias, B., y L. González-García. 1991. *Fenología de lianas y árboles anemócoros en una selva cálida húmeda de México*. Biotropica, 23(3):242-254.
- IPCC. 2007. *Fourth Assessment Report (AR4)*. "Climate Change 2007". [www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar4/syr/ar4\\_syr.pdf](http://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar4/syr/ar4_syr.pdf)
- Iverson, L. R. and A. M. Prasad. 2001. *Potential changes in tree species richness and forest community types following climate change*. Ecosystems, 4,186-199.
- Kramer, K., Leinonen, I. and D. Loustau. 2000. *The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems: an overview*. International Journal of Biometeorology, 44(2), 67-75.
- López, A. y J. M. Sánchez. 2001. *Árboles en España. Manual de identificación*. 2ª edición. MUNDI PRENSA LIBROS S.A. 654pp.
- Menzel, A. 2000. *Trends in phenological phases in Europe between 1951 y 1996*. International Journal of Biometeorology, 44(2), 76-81.
- Montenegro, G. y R. Ginocchio. 1999. "La fenomorfología y su expresión a través del crecimiento modular en las plantas leñosas perennes". En: Orellana, R., Escamilla-Bencomo, J. A. y A. Larqué-Saavedra (editores). *Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos*. CICY, Mérida, Yucatán, México. 13-34 pp.
- Morison J. 1998. *Stomatal response to increased CO2 concentration*. Journal of Experimental Botany, 49:443-452.



- Olmsted, I. y E. R. Álvarez-Buylla. 1995. *Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in México*. Ecological applications, 5(2), 484-500.
- Orellana, R. 1999. "Respuestas de las plantas al medio ambiente por medio de sus estrategias morfológicas y funcionales". En: Orellana, R., Escamilla- Bencomo, J. A. y A. Larqué-Saavedra (Eds). *Ecología vegetal y conservación de recursos genéticos*. Centro de Investigación Científica de Yucatán. Mérida, Yucatán, México. 35-50pp.
- Orellana, R. y N. N. Ayora. 1992. *Population structure of two species in a community of sand dune scrub in Yucatán Peninsula, México*. Principes, 37(1), 26-34.
- Otero-Arnaiz, A. y K. Oyama. 2001. *Reproductive phenology, seed-set and pollination in Chamaedorea alternans, an understorey dioecious palm in a rain forest in Mexico*. Journal of Tropical Ecology, 17, 745-754.
- Peñuelas, J. and I. Filella. 2001. *Phenology: Responses to a warming world*. Scienc, 294, 793-795.
- Peteet, D. 2000. *Sensitivity and rapidity of vegetational response to abrupt climate change*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 97(4), 1359-1361.
- Quay, P. 2002, *Ups and Downs of CO<sub>2</sub> uptake*. Science, 298(5602), 2344.
- Quero, H. J. 1992. *Las palmas silvestres de la península de Yucatán*. Instituto de Ecología de la UNAM. Publicaciones especiales 10. 63pp.
- Quero, H. y J. S. Flores. 2004. *Arecaceae. Etnoflora yucatanense*. Fascículo 23. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán. México. 119pp.
- Roetzer, T., Wittenzeller, M., Haeckel, H. and J. Nekovar. 2000. *Phenology in central Europe – differences and trends of spring phenophases in urban and rural areas*. International Journal of Biometeorology, 44(2), 60-66.

- Rusterholz, H. P. and A. Erhardt. 1998. *Effects of elevated CO<sub>2</sub> on flowering phenology and nectar production of nectar plants important for butterflies of calcareous grasslands*. *Oecologia*, 113(3), 341-349.
- Sagarin, R. D., Barry, J. P., Gilman, S. E. and Ch. H. Baxter. 1999. *Climate-related change in a intertidal community over short and long time scales*. *Ecological Monographs*, 69(4), 465-490.
- Schimel D. S. 2001. *Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems*. *Nature*, 414, 169-172
- Schwartz, M. W., Iverson, L. R. and A. Prasad. 2001. *Predicting the potential future distribution of four tree species in Ohio using current habitat availability and climate forcing*. *Ecosystems*, 4, 568-581.
- Sigurdsson, B. D. 2001. *Elevated [CO<sub>2</sub>] and nutrient status modified leaf phenology and growth rhythm of young Populus trichocarpa trees in a 3-year field study*. *Trees*, 15: 403-413.
- Spano, D., Cesaraccio, C., Duce, P. and R. L. Snyder. 1999. *Phenological stages of natural species and their use as climate indicators*. *International Journal of Biometeorology*, 42(3), 124-133.
- Thorhallsdottir, T. E. 1997. *Flowering phenology in the central highland of Iceland and implications for climatic warming in the Artic*. *Oecologia*, 114(1), 43-49.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., Antonio, C., Dobson, A., Howart, R., Schindler, D., Schlesinger, W. H., Simberloff, D. y D. Swackhamer. 2001. *Forecasting agriculturally driven global environmental change*. *Science*, 292, 281-284.
- Tilman D. and C. Lehman. 2001. *Human-caused environmental change: impacts on plant diversity and evolution*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98 (10), 5433-5440.
- Van Auken O. W. 2000. *Shrub invasions of north American semiarid grasslands*. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 31, 197-215.

- Van Schaik, C. P., Terbourgh, J. W. and S. J. Wright. 1993. *The phenology of tropical forests: adaptative significance and consequences for primary consumers*. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics, 24, 353-377.
- Vázquez-Yanes, C. 1999. "La fisiología ecológica de las plantas". En R. Orellana, J.A. Escamilla y A. Larqué-Saavedra (editores). *Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos*. CICY, Mérida, Yucatán, México. 1-9pp.
- Walkovszky, A. 1998. *Changes in phenology of the locust tree (Robinia pseudoacacia L.) in Hungary*. International Journal of Biometeorology, 41(4), 155-160.



## CAPITULO 1

# Descripción microambiental y anatómico-fisiológica de cuatro especies de palmeras yucatanenses en condiciones naturales

## 1.1. ANTECEDENTES

### Descripción anatómica foliar de las especies de palmeras del presente estudio

Las palmeras son especies que se caracterizan por presentar una ruta fotosintética  $C_3$ . Las células que conforman el mesófilo esponjoso son isodiamétricas y poseen estomas tetracíticos localizados generalmente en la superficie abaxial de las hojas. Sin embargo, hay especies que presentan los estomas tanto en la superficie abaxial como en la adaxial de las hojas (Tomlinson, 1990). Otras características de las palmas se describen en el Cuadro 1.

**Cuadro 1.1.** Características anatómicas de algunos géneros de palmas (Tomlinson, 1990).

Género	Localización de los estomas	Longitud de los estomas	Capas y forma de células del mesófilo
<i>Chamaedorea</i>	Abaxial	20-35 $\mu\text{m}$	El número de capas del mesófilo en empalizada es variable (2-4 capas). Las células del mesófilo esponjoso son más grandes y mayormente isodiamétricas, a diferencia del mesófilo en empalizada que son más irregulares.
<i>Coccothrinax</i>	Abaxial	-----	-----
<i>Thrinax</i>	Abaxial	-----	Distintas capas de mesófilo en empalizada. Las células del mesófilo esponjoso son más grandes e isodiamétricas, a diferencia del mesófilo en empalizada

----- Características anatómicas desconocidas

En la Península de Yucatán uno de los géneros de palmas, de la que se conoce bien su anatomía foliar es *Sabal*, debido a que las especies *Sabal mauritiiformis* (H. Karst.) Griseb. & H. Wendl., *Sabal mexicana* Mart. y *Sabal yapa* C.Wright ex Becc. han sido descritos a detalle en un estudio anatómico realizado por Pérez y Rebollar (2003). *Sabal mauritiiformis*, es una especie de palmera que posee estomas tetracíticos únicamente en la superficie del envés de la hoja; su hipodermis tiene dos estratos y también contiene dos vasos amplios en el metaxilema. *Sabal mexicana*, tiene estomas tetracíticos en ambas caras de la hoja, tanto en la superficie abaxial como en la adaxial; su hipodermis es uniestratificada y posee de dos a tres vasos amplios en el metaxilema. *Sabal yapa*, tiene estomas tetracíticos, localizados en ambas superficies de la hoja; su hipodermis es uniestratificada y presenta de uno a dos vasos amplios en el metaxilema.

Otro género estudiado anteriormente en la Península de Yucatán, es *Roystonea* por Ricalde (1995), en *Roystonea regia* (Kunth) O. F. Cook y *Roystonea dunlapiana* P. H. Allen. En estos se ha observado, la presencia de tricomas en la superficie de la lámina y haces vasculares pequeños en el pecíolo, así como un mayor número de estomas que diferencia a *Roystonea regia* de *Roystonea dunlapiana*, que no presenta estas características. En *Roystonea regia* se ha observado una abundancia de 35 estomas por campo de 40X y en *Roystonea dunlapiana* una abundancia de 27 estomas por campo de 40X. Las células del mesófilo en empalizada son ligeramente alargadas, en *Roystonea dunlapiana* estas tienen un largo de 32-89 micras y un ancho de 13 micras y las de *Roystonea regia* tienen de 27 a 83 micras de largo por 12 micras de ancho.

## 1.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Caracterizar el microambiente donde se encuentran distribuidas las cuatro especies de palmas yucatanenses, durante la época de sequía y de lluvia.

Describir la anatomía (diámetros de las células del mesófilo esponjoso, área y densidad estomática) de cuatro especies de palmas yucatanenses, durante la época de sequía y de lluvia.

Cuantificar la producción de pigmentos fotosintéticos (clorofila a, b y carotenoides) de cuatro especies de palmas nativas, durante la época de sequía y de lluvia.

Evaluar la actividad fotosintética (ganancia de carbono) de cuatro especies de palmas de la Península de Yucatán, durante dos estaciones del año.

## 1.3. MATERIALES Y MÉTODOS

### 1.3.1. Descripción de los sitios de estudio

#### San Benito

El matorral de duna costera de San Benito se encuentra bastante conservado, en comparación con el matorral de Progreso o Chicxulub Puerto. San Benito se localiza aproximadamente en el km 20 de la carretera Progreso-Telchac Puerto, y se ubica geográficamente en las coordenadas 21° 19' 21.02" N y 89° 26' 48.45" O (Figura 1.1).

El clima en la región es del tipo BS<sub>1</sub>(h')w, cálido él menos seco de los semiáridos, con lluvias en verano y escasas el resto del año (García, 1987); presenta una temperatura promedio de 26 °C y una precipitación anual de aprox. 450mm. Las especies más abundantes en este tipo de vegetación son: bab-ki (*Agave angustifolia* Haw.), la uva de mar (*Coccoloba uvifera* (L.)L.), el nakax (*Coccothrinax readii*), la palma chit (*Thrinax radiata*), el nopal (*Opuntia dillenii* (Ker Gawl.) Haw.), los cactus,

*Acanthocereus tetragonus* (L.) Hummelinck. y *Selenicereus donkelaari* (Salm-Dyck) Britt & Rose, lirios (*Hymenocallis caribaea* (L.) Herb. e *Hymenocallis littoralis* (Jacq.) Salisb.) el chechem (*Metopium brownei* (Jacq.) Urb.), mangle negro (*Avicennia germinans* (L.), Stearn.) y el mangle botoncillo (*Conocarpus erectus* L.) (Flores, 1992; Chan *et al*, 2002).

### **La Reserva de la Biosfera de Calakmul**

El sitio de muestreo de la reserva de la biosfera de Calakmul, se localiza en el kilómetro 33 de la entrada de esta reserva. Esta reserva alberga varios tipos de vegetación bien conservados, entre ellos la selva mediana subcaducifolia, se localiza en las coordenadas 18° 37' 42.59" N y 89°30' 52.51" O (Figura 1.1).

Esta reserva, es una planicie con una altitud máxima de 400 msnm; su clima es cálido subhúmedo, a temperatura media anual es de 25.9 a 26.6° C, y la precipitación disminuye de sur a norte, promediando 1 300 mm y 1 000 mm, respectivamente. La vegetación, en donde se realizaron los muestreos es de selva mediana subcaducifolia, este tipo de vegetación está constituida por árboles cuya estatura promedio oscila entre 10 y 20 metros en el estrato superior; del 50 al 75 % de las especies eliminan sus hojas en la época seca del año y se encuentran muchos elementos representativos de la flora de Centroamérica (Arriaga *et al.*, 2000). Como especies dominantes encontramos: *Acacia pennatula* (Schltdl. & Cham.) Benth., *Caesalpinia gaumeri* Greenm, *Caesalpinia platyloba* S. Watson., *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth., *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb., *Mimosa bahamensis* Benth., *Spondias mombin* L., *Metopium brownei* (Jacq) Urban., *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng., *Guazuma ulmifolia* Lam., *Trema micrantha* (L.) Blume., *Annona reticulata* L., *Gyrocarpus americanus* Jacq., *Piscidia piscipula* (L.) Sarg., *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth., *Havardia albicans* (Kunth) Britton & Rose, *Sapindus saponaria* L., *Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth *ex* Walp., *Acacia cornigera* (L.) Willd., *Cedrela mexicana* M. Roem., *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Simaruba glauca* DC,



*Vitex gaumeri* Greenman., *Bucida buceras* L., y *Gymnopodium floribundum* Rolfe. (Flores y Espejel, 1994).

### Tres Garantías

Este sitio de muestreo, se localiza a 17.2 km del entronque de la carretera Chetumal Escárcega rumbo a Tres Garantías. Cerca del sitio de muestreo se localiza el municipio de Tres Garantías, pero no está muy urbanizado, por lo que la vegetación de selva mediana perennifolia que ahí se localiza, está bien conservada. Este sitio, se localiza en las coordenadas 18°14'14.52" N y 89°01'32.36" O (Figura 1.1).

Presenta una precipitación pluvial promedio anual de 1,300 mm y una época muy definida sin lluvias de fines de noviembre a principios de mayo. Sin embargo, es importante hacer notar que durante la época seca la precipitación alcanza hasta 191 mm, lo cuál, contribuye a que la vegetación arbórea de esta comunidad se desarrolle con grandes portes. En este tipo de vegetación abunda el suelo calizo. En la época de seca, la mayor parte de la vegetación conserva sus hojas, especialmente los árboles dominantes como *Manilkara sapota* (L.) Van Royen, *Vitex gaumeri* Greenman., *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth., *Brosimum alicastrum* Sw. (Flores y Espejel, 1994).



**Figura 1.1.** Localización de los sitios de estudio donde se distribuyen *Coccothrinax readii*, *Thrinax radiata*, *Chamaedorea seifrizii* y *Chamaedorea oblongata*.

### **1.3.2. Descripción del muestreo de campo**

Los muestreos se realizaron de acuerdo con un calendario que incluyó dos salidas al campo, en dos de las épocas más contrastantes de la Península de Yucatán, la sequía y las lluvias. Se seleccionaron tres localidades donde se encuentran distribuidas las especies de *Coccothrinax readii*, *Thrinax radiata*, *Chamaedorea seifrizii* y *Chamaedorea oblongata*.

A finales de marzo de 2007 se efectuó la salida al matorral de dunas costeras de San Benito, Yucatán, donde crecen las especies *Coccothrinax readii* y *Thrinax radiata*. A principios mediados de abril de 2007, se realizó una salida a la reserva de Calakmul, Campeche, donde crece abundante *Chamaedorea seifrizii* y finalmente, a inicios de mayo se realizó la salida a Tres Garantías, Quintana Roo, donde se localiza la especie *Chamaedorea oblongata*.

A finales de septiembre e inicios de octubre de 2007, se realizaron las salidas de campo a estos sitios para obtener, los datos y el material correspondiente a la época de lluvias.

### **1.3.3. Caracterización microambiental de los sitios donde crecen las especies de estudio**

En cada sitio, mediante un sistema de registro de datos (data logger) para los parámetros de temperatura, humedad y luz fotosintéticamente activa, se obtuvieron las mediciones cada 10 minutos por un lapso de 24 horas (a partir de la 1 de la tarde), pero únicamente se tomaron y promediaron las mediciones de cinco horas más contrastantes del día (7 A.M, 10 A.M, 1 P.M, 3 P.M. y 5 P.M.). También se registró la concentración de CO<sub>2</sub> ambiental en las mismas 5 horas del día. Los data loggers se colocaron debajo del dosel y a 1.5 metros por encima del suelo, que es la altura promedio aproximada de la hoja más nueva de las cuatro especies de palmeras seleccionadas para este estudio. Estas mediciones se realizaron en días homogéneos de las épocas de sequía y lluvia.

#### **1.3.4. Anatomía Foliar de las palmeras en condiciones naturales**

En cada sitio se seleccionaron cuatro individuos por especie de palmera, y en cada una de las dos épocas del año, se tomó una muestra de una pinna de la hoja más nueva de cada individuo (la muestra colectada medía aproximadamente 15 de largo) teniendo de esta manera cuatro réplicas de cada especie de palmera; cada una de estas muestras, se cortaron en tres partes iguales, la parte del medio se empleó para la cuantificación de pigmentos (descrito más adelante). Las otras dos partes de los extremos de las pinas se colocaron en frascos de alcohol-glicerina-agua (70:29:1 alcohol, agua destilada, glicerina, respectivamente), para fijarlas y preservar las estructuras foliares. Estas muestras fueron llevadas al laboratorio de anatomía y biología de la reproducción del Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY) y procesadas mediante varias técnicas para observar diferentes estructuras anatómicas. Para ver las estructuras del mesófilo se empleó la técnica de inclusión en parafina (Gaviño *et al* 1979), se realizaron cortes transversales al micrótopo con 10 micras de grosor y para los estomas la técnica de aclarado en cloro de Ortiz (com. pers.) y Ruzin (1999) (Anexo 1). Las preparaciones obtenidas mediante estas técnicas, fueron observadas a través de un microscopio óptico con el aumento de 10 y 40X. Para las preparaciones obtenidas de mesófilo esponjoso, se hicieron observaciones a 40X, y se tomaron fotografías digitales y en el laboratorio de la Dra. Rosa María Escobedo de la Unidad de Bioquímica y Biología Molecular de Plantas, se obtuvieron fotos impresas. A estas fotos, con la ayuda del programa Celera Scope se midieron los diámetros de 100 células del mesófilo esponjoso, para cada especie de palmera en cada época del año. Las preparaciones de los estomas, se observaron a 10X para determinar la densidad estomática de cada especie (Anexo 2), se observaron ocho campos para cada especie en cada época del año. También se observaron los estomas a 40X y se fotografiaron. Mediante el programa Celera Scope se midió el largo y el ancho de los

estomas con las células guarda y se estimó el área de los estomas, se tomaron 40 estomas para cada especie de palmera en cada época del año. Además, se observaron muestras al microscopio electrónico de barrido localizado en la Unidad de GEMBIOS del CICY, para observar con más detalle, la morfología de cada especie.

### **1.3.5. Pigmentos fotosintéticos de las palmeras en condiciones naturales**

De las tres partes en las que se dividió una pina colectada en campo, la del medio se colocó en bolsitas y se introdujo en una nevera con hielo y posteriormente se almacenaron en una ultracongeladora a  $-70\text{ }^{\circ}\text{C}$ , para preservar los pigmentos. Siguiendo la técnica de preestablecida de Winterman y Mots (1965) (Anexo 3) se cuantificó la concentración de clorofila a y b y mediante la técnica de la Association of Official Analytical Chemists, method 970.64 y de Chi-Manzanero (1999) (Anexo 3) se cuantificó la cantidad de carotenoides de cada especie de palmera en cada época del año.

### **1.3.6 Actividad Fotosintética de las palmeras en condiciones naturales**

A los individuos seleccionados y marcados se les midió la actividad fotosintética en ganancia de carbono en la hoja más nueva, durante las épocas de sequía y lluvia. Estas mediciones se realizaron a cinco horas contrastantes del día, (7 A.M, 10 A.M, 1 P.M, 3 P.M. y 5 P.M.), por medio de un Analizador de Gases en Infrarrojo (IRGA) marca LICOR modelo 6400.

## **1.4. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS**

### **1.4.1. Caracterización microambiental de los sitios donde se localizan las palmeras**

Las variables microambientales (luz incidente, temperatura, humedad relativa, concentración de CO<sub>2</sub>) se analizaron mediante un ANOVA de una sola vía. Como variables dependientes se emplearon las 100 mediciones realizadas durante el día y los tratamientos fueron las dos épocas del año.

### **1.4.2. Anatomía foliar de las palmeras en campo**

Los parámetros medidos en anatomía tuvieron diferente tamaño de muestra, de acuerdo a la dificultad para obtener las muestras. La densidad estomática tuvo un tamaño de muestra de 8 campos de observación al microscopio óptico. El área estomática tuvo un tamaño de muestra de 100 estomas con todo y las células oclusivas. Las células del mesófilo esponjoso fueron 100 células, para cada especie y cada época del año las que se emplearon como tamaño de muestra. Estos datos obtenidos estadísticamente se analizaron con un ANOVA de una sola vía. Este estadístico tiene como uno de los supuestos la independencia de las muestras, y las muestras obtenidas a pesar de que se obtuvieron solo de cuatro individuos se consideraron como independientes, ya que como se había mencionado en los antecedentes, la anatomía varía mucho en cada individuo debido a que reacciona con el ambiente que lo rodea. La densidad estomática varía de acuerdo a la posición de la hoja en la que se obtuvieron las muestras, es decir el número de estomas que se encuentra en la punta de la hoja, no es la misma que se encuentra en el medio, ni en la base de la hoja y también varía de acuerdo a las condiciones microambientales donde se encuentra cada individuo. En lo que se refiere al área de los estomas y los diámetros de las células del mesófilo, estas células a pesar de estar en el mismo individuo, varía de acuerdo a las condiciones ambientales en las que este individuo se encuentra, ya que pueden estar más grandes o más pequeñas de acuerdo a la

temperatura, la luminosidad o la humedad relativa del aire en la que se encuentra la hoja de cada individuo. Es por esto que las muestras a pesar de ser obtenidas del mismo individuo, se comportan de manera independiente.

#### **1.4.3. Pigmentos fotosintéticos de las hojas de las palmeras en campo**

Las 4 muestras obtenidas para cada especie, en cada una de las épocas del año, fueron analizadas mediante un ANOVA de una sola vía, en donde las variables dependientes fueron los pigmentos fotosintéticos (clorofila a, b, la relación clorofila a/b y la relación clorofila/carotenoides) y los tratamientos fueron las dos épocas del año.

#### **1.4.4. Actividad fotosintética de las palmeras en campo**

Los datos obtenidos se analizaron mediante un ANOVA de una sola vía. Uno de los supuestos de este estadístico es la independencia de las muestras, sin embargo en este estudio se consideraron las muestras obtenidas a un mismo individuo como independientes debido a que cada medición varía con la hora del día muestreada, la apertura estomática y los factores ambientales que los rodean, es decir, en un mismo las mediciones realizadas presentan gran variación, desde una ganancia de carbono nula o muy baja, hasta una ganancia de carbono muy elevada.

## 1.5. RESULTADOS

### 1.5.1. Caracterización microambiental de los sitios donde se localizan las palmeras muestreadas

En cuanto a las condiciones microambientales del sitio seleccionado (San Benito, Yucatán) donde crecen *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*, durante la época seca, la intensidad lumínica que incide en estas especies de palmeras y la temperatura del aire que las rodea ( $2.35 \pm 2.56 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y  $31.15 \pm 4.59 \text{ }^\circ\text{C}$ , respectivamente), es más elevada en esta época, que durante la temporada de lluvias ( $0.43 \pm 0.27 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de luminosidad y  $25.96 \pm 2.25 \text{ }^\circ\text{C}$  de temperatura). La humedad relativa del aire y la concentración de  $\text{CO}_2$  es mayor durante la temporada de lluvias ( $93.58 \pm 7.92 \%$  y  $369.7 \pm 4.27$  ppm, respectivamente) que durante la temporada de sequía ( $46.98 \pm 22.62 \%$  de humedad relativa y  $278.1 \pm 7.06$  ppm de  $\text{CO}_2$ ). Estadísticamente, existen diferencias entre la época de lluvia y la de sequía en todas las variables medidas, temperatura media ( $F_{1,198}=103.05$ ,  $p<0.001$ ), humedad relativa ( $F_{1,198}= 377.99$ ,  $p<0.001$ ), luz ( $F_{1,198}=55.65$ ,  $p<0.001$ ) y concentración de  $\text{CO}_2$  ( $F_{1,38}= 1369.09$ ,  $p<0.001$ ) (Cuadro 1.2)

**Cuadro 1.2.** Condiciones microambientales donde se localizan las palmeras *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*. Se presentan las medias ( $\pm$  DE).

Variables	Época del año		ANOVA (1 vía)	
	Sequía M $\pm$ D.E	Lluvia M $\pm$ D.E	F	p
Temperatura media ( $^\circ\text{C}$ )	$31.15 \pm 4.59$	$25.96 \pm 2.25$	$F_{1,198}= 103.05$	$p<0.001$
Humedad relativa (%)	$46.98 \pm 22.62$	$93.58 \pm 7.92$	$F_{1,198}= 377.99$	$p<0.001$
Luz ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$2.35 \pm 2.56$	$0.43 \pm 0.27$	$F_{1,198}= 55.65$	$p<0.001$
Concentración de $\text{CO}_2$ en la periferia de la planta (ppm)	$278.1 \pm 7.06$	$369.7 \pm 4.27$	$F_{1,38}= 1369.09$	$p<0.001$

M, Media; D. E, Desviación estándar. De todas las variables la N= 100, excepto de la concentración de  $\text{CO}_2$ , donde la N= 20.

Las condiciones microambientales del sitio donde crece *Chamaedorea oblongata*, para la época seca son de 26.6 °C de temperatura media, 83% de humedad relativa, 0.022  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de luz y 280 ppm de  $\text{CO}_2$ . En la época de lluvias, la temperatura media que se registra durante el día es más baja, aunque los demás parámetros (humedad relativa, luminosidad y la concentración de  $\text{CO}_2$ ) aumentan durante esta época. Estadísticamente, solo existen diferencias entre la época de lluvia y la de sequía, en las variables de humedad relativa ( $F_{1,198}= 1454.41$ ,  $p<0.001$ ), luz ( $F_{1,198}=28.39$ ,  $p<0.001$ ) y concentración de  $\text{CO}_2$  ( $F_{1,38}= 1559.09$ ,  $p<0.001$ ) (Cuadro 1.3).

**Cuadro 1.3.** Condiciones microambientales donde se localizan las palmeras de *Chamaedorea oblongata*. Se presentan las medias ( $\pm$  DE).

Variables	Época del año		ANOVA (1 vía)	
	Sequía M $\pm$ D.E	Lluvia M $\pm$ D.E	F	p
Temperatura media (°C)	26.58 $\pm$ 2.66	26.12 $\pm$ 1.41	$F_{1,198}= 2.37$	n.s p=0.13
Humedad relativa (%)	83.73 $\pm$ 4.04	99.33 $\pm$ 0.65	$F_{1,198}= 1454.41$	p<0.001
Luz ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	0.02 $\pm$ 0.04	0.27 $\pm$ 0.47	$F_{1,198}= 28.39$	p<0.001
Concentración de $\text{CO}_2$ en la periferia de la planta (ppm)	280.1 $\pm$ 12.4	422.8 $\pm$ 17.84	$F_{1,38}= 1559.09$	p<0.001

M, Media; D. E, Desviación estándar; n.s, No significativo. De todas las variables la N= 100, excepto de la concentración de  $\text{CO}_2$ , donde la N= 20.

Durante la época seca, las condiciones ambientales de la localidad elegida para muestrear *Chamaedorea seifrizii*, son una temperatura media elevada (30°C en promedio) y una humedad relativa del aire (51%, en promedio), una intensidad lumínica (0.19  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , en promedio) y una concentración de  $\text{CO}_2$  (278 ppm en promedio) más baja que durante la época lluviosa. Estadísticamente, existen diferencias entre la época de lluvia y la de sequía, en todas variables empleadas, temperatura media ( $F_{1,198}=61.71$ ,  $p<0.001$ ), humedad relativa



( $F_{1,198} = 2275.26$ ,  $p < 0.001$ ), luz ( $F_{1,198} = 24.91$ ,  $p < 0.001$ ) y concentración de  $\text{CO}_2$  ( $F_{1,38} = 1293.77$ ,  $p < 0.001$ ) (Cuadro 1.4).

**Cuadro 1.4.** Condiciones microambientales del sitio donde se distribuye *Chamaedorea seifrizii*. Se presentan las medias ( $\pm$  DE).

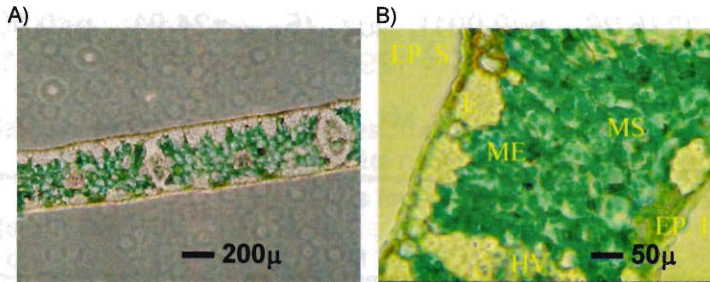
Variables	Época del año		ANOVA (1 vía)	
	Sequía M $\pm$ D.E	Lluvia M $\pm$ D.E	F	p
Temperatura media ( $^{\circ}\text{C}$ )	30.23 $\pm$ 4.48	26.51 $\pm$ 1.53	$F_{1,198} = 61.71$	$p < 0.001$
Humedad relativa (%)	51.74 $\pm$ 10.04	99.66 $\pm$ 0.45	$F_{1,198} = 2275.26$	$p < 0.001$
Luz ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	0.19 $\pm$ 0.13	0.32 $\pm$ 0.23	$F_{1,198} = 24.91$	$p < 0.001$
Concentración de $\text{CO}_2$ en la periferia de la planta (ppm)	278.9 $\pm$ 8.2	388 $\pm$ 14.16	$F_{1,38} = 1293.77$	$p < 0.001$

M, Media; D. E, Desviación estándar. De todas las variables la N= 100, excepto de la concentración de  $\text{CO}_2$ , donde la N= 20.

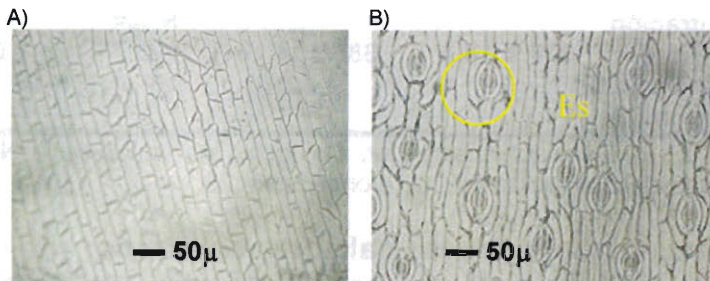
### 1.5.2. Anatomía foliar de las palmeras en campo

*Thrinax radiata* presenta células del mesófilo en empalizada combinadas con las células del mesófilo esponjoso y en ambas superficies presentan células de esclerénquima (Figura 1.2).

*Thrinax radiata*, es una especie que no presenta estomas en la superficie adaxial de la hoja y las células de la epidermis son rectangulares y en la superficie abaxial los estomas están dispuestos en hileras y las células de la epidermis son rectangulares con las puntas redondeadas (Figura 1.3).



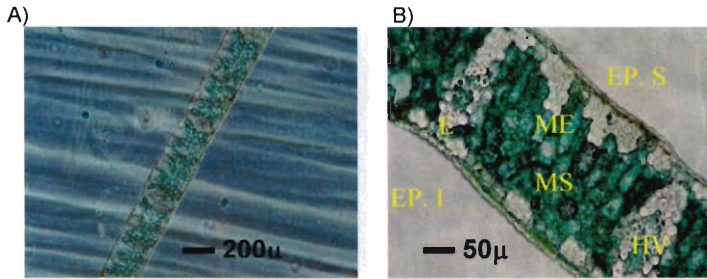
**Figura 1.2.** A) Sección transversal de la lámina de *Thrinax radiata* en campo, al microscopio óptico (10X). B) Sección transversal de la lámina de *Thrinax radiata* en campo, al microscopio óptico (40X). E, Esclerénquima; EP. I, Epidermis inferior; EP. S, Epidermis superior; HV, Haz vascular; ME, Mesófilo en empalizada; MS, Mesófilo esponjoso.



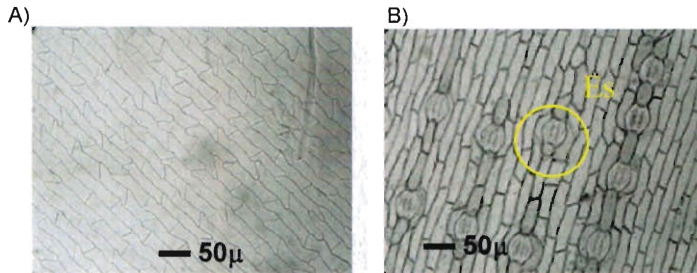
**Figura 1.3.** A) Superficie adaxial de *Thrinax radiata* en condiciones naturales, al microscopio óptico (40X). B) Superficie abaxial de *Thrinax radiata* en condiciones naturales, al microscopio óptico (40X). E, Estoma.

*Coccothrinax readii*, presenta una anatomía muy semejante a la de *Thrinax radiata*, en la cual, las células del mesófilo en empalizada están combinadas con las células del mesófilo esponjoso. En ambas superficies de la hoja se localizan pequeños grupos de células de esclerénquima (Figura 1.4).

*Coccothrinax readii*, únicamente presenta estomas en la superficie abaxial de la hoja, se pueden observar cómo los estomas de esta especie están dispuestos en hileras más definidas y las células de la epidermis son rectangulares. En la superficie adaxial no hay estomas y las células son trapezoidales (Figura 1.5).



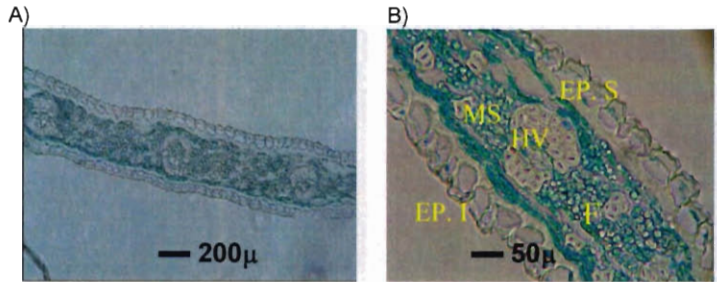
**Figura 1.4.** A) Sección transversal de *Coccothrinax readii* en campo, al microscopio óptico (10x). B) Sección transversal de *Coccothrinax readii* en condiciones naturales, al microscopio óptico (40x). E, Esclerenquima; EP. I, Epidermis inferior; EP. S, Epidermis superior; HV, Haz vascular; ME, Mesófilo en empalizada; MS, Mesófilo esponjoso.



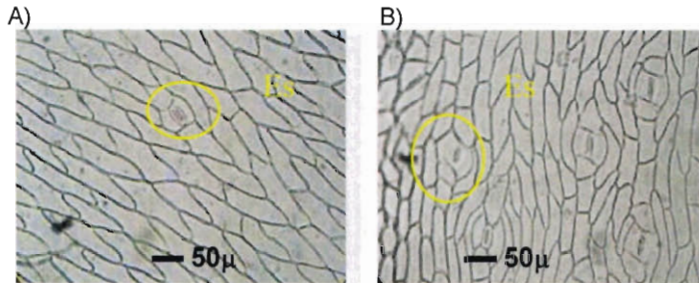
**Figura 1.5.** A) Superficie adaxial de *Coccothrinax readii* en campo, al microscopio óptico (40X). B) Superficie abaxial de *Coccothrinax readii* en campo, al microscopio óptico (40X). Es, Estoma.

*Chamaedorea oblongata*, presenta una anatomía foliar muy diferente a la de *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*. En esta, únicamente se observan las células del mesófilo esponjoso, y son de mayor tamaño a las células de las otras dos especies. No se observan agrupaciones de fibras, aunque sí se puede apreciar dispersas en todo el mesófilo (Figura 1.6).

*Chamaedorea oblongata* presenta estomas tanto en la superficie adaxial como en la superficie abaxial de la hoja. Los estomas de la superficie abaxial están dispuestos de manera dispersa y las células de la epidermis son trapezoidales. En la superficie adaxial los estomas son muy esporádicos y las células de la epidermis romboides (Figura 1.7).



**Figura 1.6.** A) Sección transversal de la lámina de *Chamaedorea oblongata* en campo, al microscopio óptico (10x). B) Sección transversal de la lámina de *Chamaedorea oblongata* al microscopio óptico (40x) en condiciones naturales. EP. I, Epidermis inferior; EP. S, Epidermis superior; F, Fibras; HV, Haz vascular; MS, Mesófilo esponjoso.

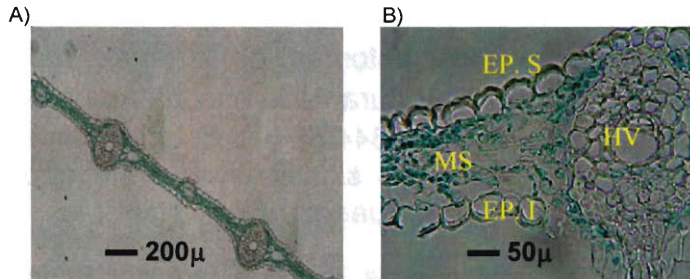


**Figura 1.7.** A) Superficie adaxial de *Chamaedorea oblongata* en campo, al microscopio óptico (40X). B) Superficie abaxial de *Chamaedorea oblongata* en campo, al microscopio óptico (40X). Es, Estoma.

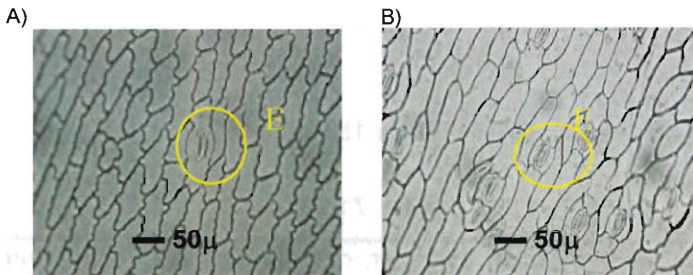
*Chamaedorea seifrizii*, presenta una anatomía foliar muy semejante a *Chamaedorea oblongata*, en la que sólo se observan las células del mesófilo esponjoso dispersos en este se encuentran algunas fibras (Figura 1.8).

*Chamaedorea seifrizii*, es una palmera que también posee estomas en la superficie abaxial y la superficie adaxial. Los estomas de la superficie abaxial de *Chamaedorea seifrizii* están dispuestos de manera dispersa y las células de la epidermis también tienen una forma trapezoidal. En la superficie adaxial los estomas son muy esporádicos y las células de la epidermis son romboides y sus bordes presentan algunas ondulaciones (Figura 1.9).





**Figura 1.8.** A) Sección transversal de la lámina de *Chamaedorea seifrizii* en condiciones naturales, al microscopio óptico (10x). B) Sección transversal de la lámina de *Chamaedorea seifrizii* en campo, al microscopio óptico (40x). EP. I, Epidermis inferior; EP. S, Epidermis superior; HV, Haz vascular; MS, Mesófilo esponjoso.



**Figura 1.9.** A) Superficie adaxial de *Chamaedorea seifrizii* al microscopio óptico (40X). B) Superficie abaxial de *Chamaedorea seifrizii* al microscopio óptico (40X). E, Estoma.

Las células del mesófilo esponjoso de las muestras de *Thrinax radiata* tienen un diámetro promedio durante la temporada de la sequía de  $14.31\mu$  pero durante la época lluviosa incrementan ligeramente el diámetro de las células del mesófilo esponjoso hasta  $17.11\mu$ . Los diámetros del mesófilo esponjoso de *Thrinax radiata* son significativamente diferentes ( $F_{1,198} = 59.89$ ,  $p < 0.001$ ) (Cuadro 1.5).

En *Thrinax radiata*, el número de estomas es mayor durante la época seca (451 estomas por campo de 10X) que durante la época lluviosa (405 estomas por campo de 10X); sin embargo, estadísticamente estas diferencias no se confirman ( $F_{1,14} = 0.36$ ,  $p = 0.56$ ) (Cuadro 1.5).

El área que ocupan los estomas de *Thrinax radiata* en promedio, también es mayor durante la época seca (486.79  $\mu^2$ ) que durante la época lluviosa (344.56  $\mu^2$ ). Estadísticamente, los estomas presentan diferencias significativas entre épocas del año ( $F_{1,78} = 43.54$ ,  $p < 0.001$ ) (Cuadro 1.5).

**Cuadro 1.5.** Variables anatómicas de *Thrinax radiata* durante dos épocas del año, en condiciones naturales. Se presentan las medias ( $\pm$  D.E).

Variable	Época del año		ANOVA (1 vía)		
	Sequía M $\pm$ D.E	Lluvia M $\pm$ D.E	F	p	n
<b>Diámetros de las células del mesófilo esponjoso (<math>\mu</math>)</b>	14.31 $\pm$ 1.99	17.1 $\pm$ 3.02	$F_{1,198} = 59.89$	$p < 0.001$	100
<b>Densidad estomática por campo de 10X</b>	451.3 $\pm$ 155.6	405.3 $\pm$ 152.9	$F_{1,14} = 0.36$	n.s $p = 0.56$	8
<b>Área estomática (<math>\mu^2</math>)</b>	486.8 $\pm$ 115.8	344.6 $\pm$ 71.93	$F_{1,78} = 43.54$	$p < 0.001$	40

M, Media; D. E, Desviación estándar; n.s, No significativo; N, Número de muestra.

En *Coccothrinax readii*, los diámetros de las células del mesófilo esponjoso son más grandes durante la época lluviosa (18.12  $\mu$ ) que durante la época seca (15.68  $\mu$ ). Estadísticamente, los diámetros del mesófilo esponjoso en estas dos épocas del año son significativamente diferentes ( $F_{1,198} = 59.89$ ,  $p < 0.001$ ) (Cuadro 1.6).

El número de estomas en las hojas de *Coccothrinax readii*, es mayor durante la época lluviosa (519 estomas por campo de 10X), que durante la época seca (472 estomas por campo de 10X), pero estadísticamente estas diferencias no existen ( $F_{1,14} = 0.51$ ,  $p = 0.48$ ) (Cuadro 1.6).

El área de los estomas de *Coccothrinax readii*, durante la temporada de sequía (328.1  $\mu^2$ ) es mayor que los de la época

de lluvia ( $277.76 \mu^2$ ), y estadísticamente esto se reafirma, al existir diferencias significativas entre los estomas de las diferentes épocas del año ( $F_{1,78} = 5.84$ ,  $p=0.018$ ) (Cuadro 1.6).

**Cuadro 1.6.** Variables anatómicas de *Coccothrinax readii* durante dos épocas del año, en condiciones naturales. Se presentan las medias ( $\pm$  DE).

Variables	Época del año		ANOVA (1 vía)		
	Sequía M $\pm$ D.E	Lluvia M $\pm$ D.E	F	p	n
<b>Diámetros de las células del mesófilo esponjoso (<math>\mu</math>)</b>	15.7 $\pm$ 2.86	18.1 $\pm$ 4.12	$F_{1,198} = 59.89$	$p < 0.001$	100
<b>Densidad estomática por campo de 10X</b>	472.4 $\pm$ 144	519 $\pm$ 118	$F_{1,14} = 0.51$	n.s $p = 0.49$	8
<b>Área estomática (<math>\mu^2</math>)</b>	328.1 $\pm$ 110	278 $\pm$ 72.5	$F_{1,78} = 5.84$	$p = 0.018$	40

M, Media; D. E, Desviación estándar; n.s, No significativo; n, Número de muestra.

*Chamaedorea oblongata*, tiene los diámetros de las células del mesófilo esponjoso durante la temporada de secas mucho más grandes ( $22.03\mu$ ) que durante la época lluviosa ( $18.2\mu$ ). Existen diferencias estadísticas entre los diámetros de las células del mesófilo esponjoso pertenecientes a las diferentes épocas del año ( $F_{1,198} = 43.19$ ,  $p < 0.001$ ) (Cuadro 1.7).

El número de estomas que presenta *Chamaedorea oblongata* es mayor durante la época lluviosa (122 estomas por campo de 10X) que durante la época de sequía (110.13 estomas por campo de 10X). Estadísticamente, esto no se confirma, debido a que no existen diferencias significativas en la densidad estomática de las diferentes épocas del año ( $F_{1,14} = 1.16$ ,  $p = 0.3$ ) (Cuadro 1.7).

El área de estos estomas de *Chamaedorea oblongata* es ligeramente mayor durante la época lluviosa ( $385.83 \mu^2$ ) que durante la época seca ( $383.45 \mu^2$ ); sin embargo,

estadísticamente, no existen diferencias significativas ( $F_{1,78}=0.007$ ,  $p=0.93$ ) (Cuadro 1.7).

**Cuadro 1.7.** Variables anatómicas de *Chamaedorea oblongata* durante dos épocas del año, en condiciones naturales. Se presentan las medias ( $\pm$  DE).

Variables	Época del año		ANOVA (1 vía)		
	Sequía M $\pm$ D.E	Lluvia M $\pm$ D.E	F	p	n
<b>Diámetros de las células del mesófilo esponjoso (<math>\mu</math>)</b>	22.03 $\pm$ 4.61	18.2 $\pm$ 3.57	$F_{1,198}=43.19$	$p<0.001$	100
<b>Densidad estomática por campo de 10X</b>	110.1 $\pm$ 17.37	121.6 $\pm$ 24.7	$F_{1,14}=1.16$	n.s $p=0.3$	8
<b>Área estomática (<math>\mu^2</math>)</b>	383.5 $\pm$ 164.9	385.8 $\pm$ 63.2	$F_{1,78}=0.007$	n.s $p=0.93$	40

M, Media; D. E, Desviación estándar; n.s, No significativo; n, Número de muestra.

*Chamaedorea seifrizii*, presentó una mayor longitud en los diámetros del mesófilo esponjoso durante la época seca (20.66  $\mu$ ) que durante la época lluviosa (19.61 $\mu$ ) ( $F_{1,198}=1.21$ ,  $p=0.27$ ) (Cuadro 1.8).

La densidad estomática que presentó *Chamaedorea seifrizii* en su superficie abaxial durante la época seca, es de 132 estomas por campo de 10X, siendo ligeramente menor al encontrado en la época lluviosa, que fue de 139 estomas por campo de 10X. Estadísticamente, no existen diferencias en el número de estomas presente en cada época del año ( $F_{1,14}=0.21$ ,  $p=0.65$ ) (Cuadro 1.8).

El área de estos estomas es mayor durante la época lluviosa (361  $\mu^2$ ) que durante la época seca (345  $\mu^2$ ). Esta variable, estadísticamente, tampoco presentó diferencias significativas ( $F_{1,78}=0.007$ ,  $p=0.93$ ) (Cuadro 1.8).



**Cuadro 1.8.** Variables anatómicas de *Chamaedorea seifrizii* durante dos épocas del año, en condiciones naturales. Se presentan las medias ( $\pm$  DE).

Variables	Época del año		ANOVA (1 vía)		
	Sequía M $\pm$ D.E	Lluvia M $\pm$ D.E	F	p	n
<b>Diámetros de las células del mesófilo esponjoso (<math>\mu</math>)</b>	20.66 $\pm$ 7.3	19.61 $\pm$ 6.16	F <sub>1,198</sub> = 1.21	n.s p=0.27	100
<b>Densidad estomática por campo de 10X</b>	132.1 $\pm$ 26.49	138.6 $\pm$ 30.18	F <sub>1,14</sub> = 0.21	n.s p=0.65	8
<b>Área estomática (<math>\mu^2</math>)</b>	345 $\pm$ 73.23	361.2 $\pm$ 56.55	F <sub>1,78</sub> = 0.007	n.s p=0.93	40

M, Media; D. E, Desviación estándar; n.s, No significativo; n, Número de muestra.

### 1.5.3. Pigmentos fotosintéticos de las hojas de las palmeras en campo

La concentración de clorofilas a en *Thrinax radiata* es menor en la época lluviosa (41.41  $\pm$  12.69 mg/ml; M  $\pm$  D.E), que en la época seca. Estas diferencias en la concentración de clorofila a en diferentes épocas del año, son estadísticamente significativas, (F<sub>1,6</sub>=42.8, p< 0.001) (Cuadro 1.9).

La concentración de clorofila b en *Thrinax radiata*, de igual manera a la clorofila a, fue menor en la época lluviosa (18.26  $\pm$  5.56 mg/ml; M  $\pm$  D.E), de manera estadística, existen diferencias en la concentración de clorofila b en las dos épocas del año muestreadas (F<sub>1,6</sub>=21.28, p= 0.004) (Cuadro 1.9).

En *Thrinax radiata*, la concentración de carotenoides que se presentó en la época lluviosa fue menor (38.23  $\pm$  40.8 mg/ml; M  $\pm$  D.E) a la encontrada en la época seca; sin embargo, de manera estadística no existen diferencias en la cantidad de carotenoides en estas dos épocas del año (F<sub>1,6</sub>=1.49, p=0.27) (Cuadro 1.9).

La proporción de clorofila a/b en *Thrinax radiata*, fue mayor en la época lluviosa ( $2.27 \pm 0.18$ ;  $M \pm D.E$ ), a diferencia de la proporción encontrada en la temporada de sequía; sin embargo, no existen diferencias estadísticas entre la proporción de clorofila a/b en la época de sequía y la época lluviosa ( $F_{1,6}=0.04$ ,  $p=0.85$ ) (Cuadro 1.9).

La proporción de clorofila/carotenoides en *Thrinax radiata* no presenta diferencias significativas entre las diferentes épocas del año ( $F_{1,6}=2.18$ ,  $p=0.15$ ), sin embargo hay una menor proporción de clorofila/ carotenoides en la época lluviosa ( $5.14 \pm 2.01$ ;  $M \pm D.E$ ) (Cuadro 1.9).

**Cuadro 1.9.** Concentración de pigmentos fotosintéticos de *Thrinax radiata* durante dos épocas del año, en condiciones naturales. Se presentan las medias ( $\pm DE$ ).

Variables	Época del año		ANOVA (1 vía)	
	Sequía M $\pm$ D.E	Lluvia M $\pm$ D.E	F	p
<b>Clorofila a (mg/ml)</b>	218.5 $\pm$ 52.61	41.41 $\pm$ 12.69	$F_{1,6}=42.8$	$p < 0.001$
<b>Clorofila b (mg/ml)</b>	103 $\pm$ 36.34	18.26 $\pm$ 5.56	$F_{1,6}=21.28$	$p = 0.004$
<b>Carotenoides (mg/ml)</b>	38.23 $\pm$ 40.8	13.14 $\pm$ 5.66	$F_{1,6}=1.49$	n.s $p=0.27$
<b>Proporción clorofila a/b</b>	2.22 $\pm$ 0.453	2.27 $\pm$ 0.18	$F_{1,6}=0.04$	n.s $p=0.85$
<b>Proporción clorofilas/carotenos</b>	17.99 $\pm$ 17.3	5.14 $\pm$ 2.01	$F_{1,6}=2.18$	n.s $p=0.15$

M, Media; D. E, Desviación estándar; n.s, No significativo. n=4.

En *Coccothrinax readii*, la concentración de clorofila a fue mayor en la época de sequía ( $44.91 \pm 31.46$  mg/ml;  $M \pm D.E$ ) que la época lluviosa. Estas diferencias en la concentración de clorofila a en estas dos épocas del año no son estadísticamente significativas ( $F_{1,6}=1.1$ ,  $p= 0.35$ ) (Cuadro 1.10).

La concentración de clorofila b en *Coccothrinax readii*, presentó una tendencia similar a la clorofila a, es mayor en la época de

sequía. La concentración de clorofila b en la época seca tuvo un rango de  $20.25 \pm 13.22$  mg/ml. Las diferencias en la concentración de clorofila b en las diferentes épocas del año no son estadísticamente significativas ( $F_{1,6}=1.314$ ,  $p= 0.3$ ) (Cuadro 1.10).

La concentración de carotenoides que presentó la especie *Coccothrinax readii* fue ligeramente menor en la época de lluvia ( $23 \pm 3.401$  mg/ml;  $M \pm D.E$ ). Estadísticamente, no existen diferencias en la concentración de carotenoides en estas dos épocas del año ( $F_{1,6}=1$ ,  $p= 0.34$ ) (Cuadro 1.10).

La proporción de clorofila a/b presente en *Coccothrinax readii*, fue ligeramente mayor en la época lluviosa ( $2.32 \pm 0.181$ ;  $M \pm D.E$ ). Estadísticamente, no existen diferencias significativas entre la proporción de clorofila a/b en las distintas épocas del año muestreadas ( $F_{1,6}=0.066$ ,  $p= 0.65$ ) (Cuadro 1.10).

Con respecto a la proporción de clorofila/carotenoides en *Coccothrinax readii*, es menor en la época lluviosa ( $1.86 \pm 0.822$ ;  $M \pm D.E$ ) que en le época de sequía. Estadísticamente, no existen diferencias significativas en la proporción de clorofila/carotenoides entre las distintas épocas del año estudiadas ( $F_{1,6}=0.476$ ,  $p=0.52$ ) (Cuadro 1.10).

**Cuadro 1.10.** Concentración de pigmentos fotosintéticos de *Coccothrinax readii* durante dos épocas del año, en condiciones naturales. Se presentan las medias ( $\pm$  DE).

Variables	Época del año		ANOVA (1 vía)	
	Sequía M $\pm$ D.S	Lluvia M $\pm$ D.S	F	p
Clorofila a (mg/ml)	44.92 $\pm$ 31.46	28.27 $\pm$ 9.99	F <sub>1,6</sub> = 1.1	n.s p=0.35
Clorofila b (mg/ml)	20.2 $\pm$ 13.22	12.26 $\pm$ 4.46	F <sub>1,6</sub> = 1.31	n.s p= 0.3
Carotenoides (mg/ml)	26.742 $\pm$ 6.65	23 $\pm$ 3.4	F <sub>1,6</sub> = 1	n.s p=0.34
Proporción clorofila a/b	2.23 $\pm$ 0.32	2.32 $\pm$ 0.18	F <sub>1,6</sub> = 0.07	n.s p=0.65
Proporción clorofilas/carotenos	2.34 $\pm$ 1.11	1.86 $\pm$ 0.82	F <sub>1,6</sub> = 0.48	n.s p=0.52

M, Media; D. E, Desviación estándar; n.s, No significativo. n= 4.

*Chamaedorea oblongata* obtuvo la mayor concentración de clorofila a, en la época seca (206.37  $\pm$  115 mg/ml; M  $\pm$  D.E). Estas diferencias en la concentración de clorofila a en diferentes épocas del año son estadísticamente significativas, (F<sub>1,6</sub>=6.75, p= 0.04) (Cuadro 1.11).

La concentración de clorofila b, en *Chamaedorea oblongata* presentó una tendencia similar a la clorofila a, fue mayor en la época seca (108.15  $\pm$  59.53 mg/ml; M  $\pm$  D.E) que en la lluviosa. Estadísticamente, también son significativas estas diferencias en la concentración de clorofila b de las distintas épocas del año (F<sub>1,6</sub>=6.87, p= 0.04) (Cuadro 1.11).

En lo que se refiere a la concentración de carotenoides, en *Chamaedorea oblongata* fue mayor en la época lluviosa (38.22  $\pm$  10.74 mg/ml; M  $\pm$  D.E). Estadísticamente, no existen diferencias en la concentración de carotenos entre las dos épocas del año muestreadas (F<sub>1,6</sub>=4.61, p=0.08) (Cuadro 1.11).

La proporción de clorofila a/b en *Chamaedorea oblongata* no presentó diferencias significativas entre las diferentes épocas del año ( $F_{1,6}=3.44$ ,  $p=0.11$ ), sin embargo, hay una mayor proporción de clorofilas en la época lluviosa ( $1.97 \pm 0.07$ ;  $M \pm D.E$ ) (Cuadro 1.11).

La proporción clorofilas/carotenoides en *Chamaedorea oblongata*, es mayor en la época seca ( $14.47 \pm 10.06$ ;  $M \pm D.E$ ). Las diferencias en la proporción clorofilas/carotenoides en la temporada de sequía y lluvia, no son estadísticamente significativas ( $F_{1,6}=5.61$ ,  $p= 0.06$ ) (Cuadro 1.11).

**Cuadro 1.11.** Concentración de pigmentos fotosintéticos de *Chamaedorea oblongata* durante dos épocas del año, en condiciones naturales. Se presentan las medias ( $\pm$  DE).

Variables	Épocas del año		ANOVA (1 vía)	
	Sequía	Lluvia	F	p
	M $\pm$ D.E	M $\pm$ D.E		
<b>Clorofila a (mg/ml)</b>	206.4 $\pm$ 115	55.66 $\pm$ 15.47	$F_{1,6}=6.75$	$p= 0.04$
<b>Clorofila b (mg/ml)</b>	108.2 $\pm$ 59.53	28.13 $\pm$ 7.5	$F_{1,6}=6.87$	$p= 0.04$
<b>Carotenoides (mg/ml)</b>	24.98 $\pm$ 6.043	38.22 $\pm$ 10.74	$F_{1,6}=4.61$	n.s $p=0.08$
<b>Proporción clorofila a/b</b>	1.897 $\pm$ 0.03	1.97 $\pm$ 0.07	$F_{1,6}=3.44$	n.s $p=0.11$
<b>Proporción clorofilas/carotenos</b>	14.47 $\pm$ 10.06	2.47 $\pm$ 1.22	$F_{1,6}=5.61$	n.s $p= 0.06$

M, Media; D. E, Desviación estándar; n.s, No significativo. n= 4.

En *Chamaedorea seifrizii*, la concentración de clorofila a fue mayor en la época de lluvia ( $213.6 \pm 116.7$  mg/ml;  $M \pm D.E$ ) que en la época seca ( $33.69 \pm 3.3$  mg/ml;  $M \pm D.E$ ). Estas diferencias en la concentración de clorofila a en las dos diferentes épocas del año son estadísticamente significativas, ( $F_{1,6}=9.49$ ,  $p= 0.02$ ) (Cuadro 1.12).

En lo que respecta a la clorofila b, en *Chamaedorea seifrizii* esta siguió un patrón semejante al de la clorofila a; presentó una mayor concentración de este pigmento en la época lluviosa

( $112.1 \pm 65.34$  mg/ml;  $M \pm D.E$ ) con respecto a la época seca ( $16.5 \pm 2.2$  mg/ml;  $M \pm D.E$ ). Estas diferencias en la concentración de clorofila b en las diferentes épocas del año, son estadísticamente significativas ( $F_{1,6}=8.55$ ,  $p= 0.03$ ) (Cuadro 1.12).

Los carotenoides en *Chamaedorea seifrizii* no presentan diferencias significativas entre las diferentes épocas del año muestreadas ( $F_{1,6}=1.14$ ,  $p=0.28$ ), sin embargo, hay una mayor cantidad de carotenoides en la época de sequía ( $41.5 \pm 22.87$  mg/ml;  $M \pm D.E$ ) (Cuadro 1.12).

La proporción de clorofila a/b en *Chamaedorea seifrizii*, es mucho mayor en la época de sequía ( $2.05 \pm 0.12$ ;  $M \pm D.E$ ) que en la época de lluvia. Las diferencias en la proporción de clorofila a/b en estas épocas del año no son estadísticamente significativas ( $F_{1,6}=2.41$ ,  $p=0.17$ ) (Cuadro 1.12).

En *Chamaedorea seifrizii*, la proporción de clorofila/carotenoides es mayor en la época lluviosa ( $13.14 \pm 6.48$ ;  $M \pm D.E$ ) a diferencia de la época de sequía ( $1.84 \pm 1.6$ ;  $M \pm D.E$ ). Estas diferencias en la proporción de clorofila/carotenoides en las distintas épocas del año muestreadas son estadísticamente significativas, ( $F_{1,6}=11.49$ ,  $p= 0.02$ ) (Cuadro 1.12).

**Cuadro 1.12.** Cantidad de pigmentos fotosintéticos de *Chamaedorea seifrizii* durante dos épocas del año, en condiciones naturales. Se presentan las medias ( $\pm$  DE).

Variables	Época del año		ANOVA (1 vía)	
	Sequía M $\pm$ D.E	Lluvia M $\pm$ D.E	F	p
Clorofila a (mg/ml)	33.69 $\pm$ 3.3	213.6 $\pm$ 116.7	F <sub>1,6</sub> = 9.49	p= 0.02
Clorofila b (mg/ml)	16.5 $\pm$ 2.2	112.1 $\pm$ 65.34	F <sub>1,6</sub> = 8.55	p= 0.03
Carotenoides (mg/ml)	41.5 $\pm$ 23	26.51 $\pm$ 9.97	F <sub>1,6</sub> = 1.14	n.s p=0.28
Proporción clorofila a/b	2.05 $\pm$ 0.1	1.928 $\pm$ 0.1	F <sub>1,6</sub> = 2.41	n.s p=0.17
Proporción clorofilas/carotenos	1.844 $\pm$ 1.6	13.14 $\pm$ 6.48	F <sub>1,6</sub> = 11.49	p= 0.015

M, Media; D.E, Desviación estándar; n.s, No significativo. n=4.

#### 1.5.4. Actividad fotosintética de las palmeras en condiciones naturales

En *Thrinax radiata*, la ganancia de carbono fue mayor en la época de lluvia ( $3.16 \pm 2.28 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de  $\text{CO}_2$ ; M  $\pm$  D.E). Estadísticamente, existen diferencias significativas en la ganancia de carbono entre las dos épocas del año medidas (F<sub>1,198</sub>=118.85, p< 0.001) (Cuadro 1.13).

*Coccothrinax readii* presentó una mayor ganancia de carbono, durante la época de lluvia ( $3.06 \pm 1.58 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de  $\text{CO}_2$ ; M  $\pm$  D.E). Estadísticamente, existen diferencias significativas entre la ganancia de carbono de ambas épocas del año (F<sub>1,198</sub>=76.63, p< 0.001) (Cuadro 1.13).

La ganancia de carbono de *Chamaedorea oblongata* fue mayor en la época de sequía ( $1.69 \pm 1.53 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de  $\text{CO}_2$ ; M  $\pm$  D.E) que en la época de lluvia. Estadísticamente, hay diferencias significativas en la ganancia de carbono de ambas épocas del año (F<sub>1,178</sub>=31.5, p< 0.001) (Cuadro 1.13).

*Chamaedorea seifrizii* presentó una mayor ganancia de carbono en la época de lluvia ( $1.91 \pm 1.87 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de  $\text{CO}_2$ ;  $M \pm \text{D.E.}$ ). Estadísticamente, estas diferencias se confirman, al haber diferencias significativas en la ganancia de carbono de ambas épocas del año ( $F_{1,198} = 25.53$ ,  $p < 0.001$ ) (Cuadro 1.13).

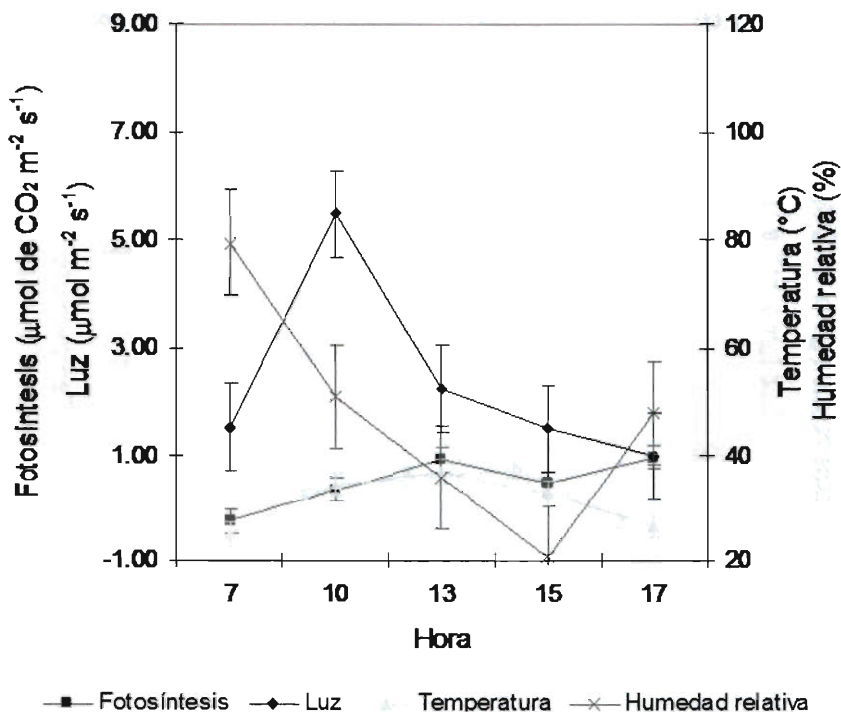
**Cuadro 1.13.** Ganancia de carbono de cuatro especies de palmeras durante dos épocas del año, en condiciones naturales. Se presentan las medias ( $\pm$  D.E.).

Especie	Epoca del año		ANOVA (1 vía)	
	Sequía M $\pm$ D.E	Lluvia M $\pm$ D.E	F	p
<i>Thrinax radiata</i>	0.492 $\pm$ 0.89	3.16 $\pm$ 2.28	$F_{1,198} = 118.85$	$p < 0.001$
<i>Coccothrinax readii</i>	0.472 $\pm$ 2.5	3.06 $\pm$ 1.58	$F_{1,198} = 76.63$	$p < 0.001$
<i>Chamaedorea oblongata</i>	0.737 $\pm$ 0.67	1.69 $\pm$ 1.53	$F_{1,178} = 31.5$	$p < 0.001$
<i>Chamaedorea seifrizii</i>	0.896 $\pm$ 0.74	1.91 $\pm$ 1.87	$F_{1,198} = 25.53$	$p < 0.001$

M, Media; D. E, Desviación estándar. n= 100.

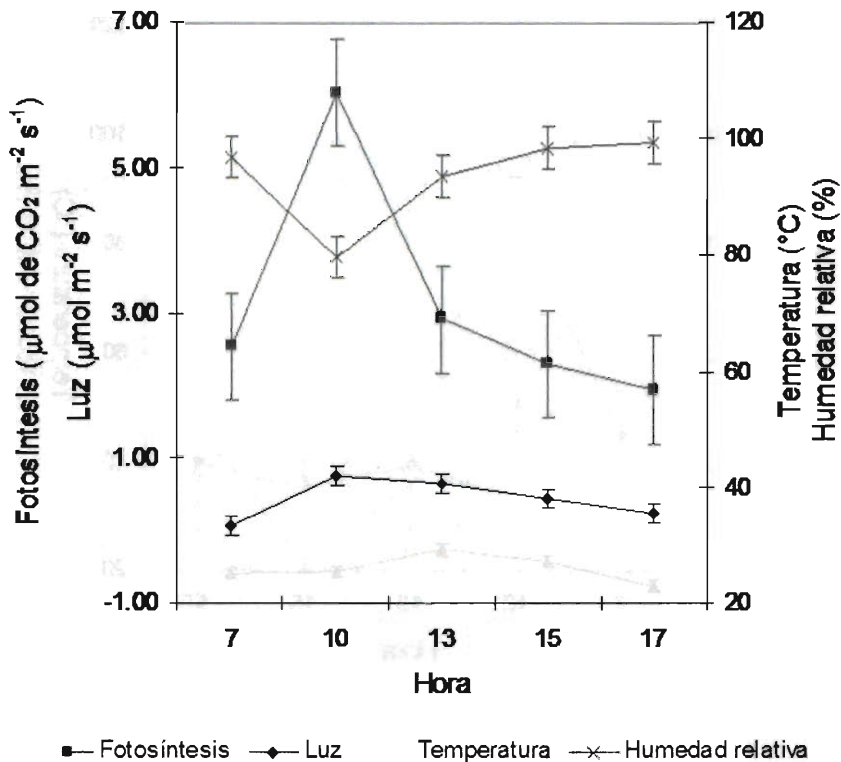
Analizando las marchas diurnas de la ganancia de carbono y del microambiente que las rodea, la especie *Thrinax radiata* durante la época de sequía alcanza el pico más alto en la ganancia de carbono a la 1 de la tarde (aprox.  $6 \mu\text{mol}$  de  $\text{CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), disminuye un poco y posteriormente la ganancia de carbono se incrementa nuevamente en la última medición (5 P.M.), aproximadamente  $1 \mu\text{mol}$  de  $\text{CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Este patrón de fotosíntesis en la época de sequía, se relaciona mucho con la temperatura y la luminosidad, conforme aumenta la luz y la temperatura, la ganancia de carbono va en aumento, y conforme empieza a disminuir la luz y la temperatura, la fotosíntesis también disminuye (Figura 1.10).





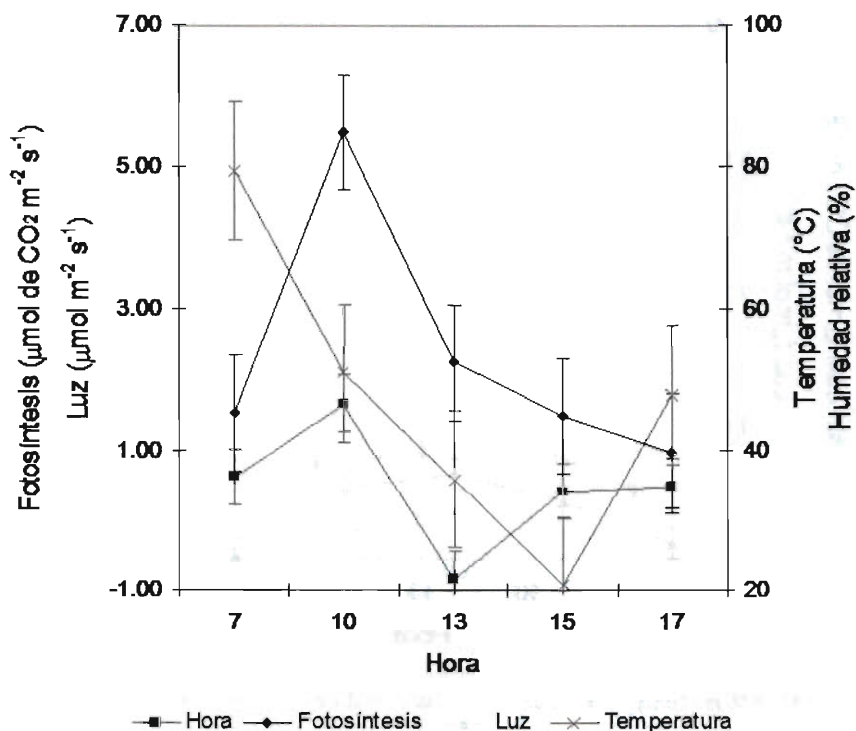
**Figura 1.10.** Marchas diurnas por doce horas, de la ganancia de carbono y los factores microambientales de *Thrinax radiata*, durante la época seca, en condiciones naturales. Fotosíntesis, temperatura, humedad relativa y luz,  $n=100$ .

En la época de lluvia, *Thrinax radiata* a las 10 de la mañana alcanza el máximo de la ganancia de carbono y posteriormente comienza a disminuir. La luz alcanza los valores máximos a las 10 de la mañana, pero es menor que en la época seca, esta radiación elevada a esta hora lleva a que la temperatura sea un poco más elevada en la siguiente medición. La humedad desciende a las 10 de la mañana, cuando la luz es mayor, luego aumenta nuevamente (Figura 1.11).



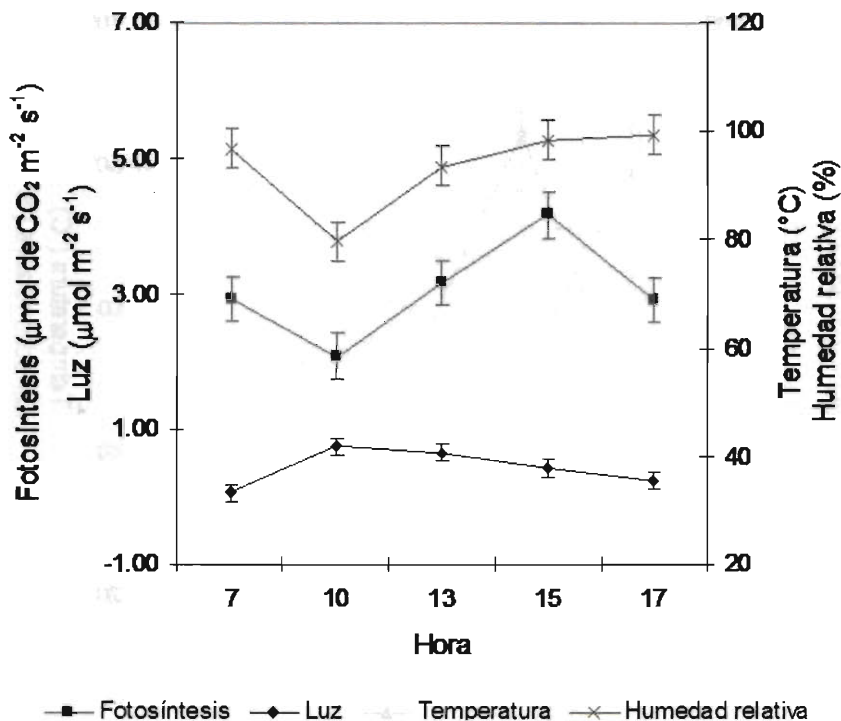
**Figura 1.11.** Marchas diurnas por doce horas, de la ganancia de carbono y los factores microambientales de *Thrinax radiata*, durante la época lluviosa, en condiciones naturales. Fotosíntesis, temperatura, humedad relativa y luz,  $n=100$ .

*Coccothrinax readii*, en la época seca alcanza el máximo pico en la ganancia de carbono a las 10 de la mañana, con  $1.7 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en promedio, teniendo un descenso muy drástico a la 1 de la tarde, pero a las 3 P.M. aumenta la ganancia de carbono y muy ligeramente sigue aumentando hasta las 5 P.M. En la mañana, la temperatura y la luminosidad son bajas, pero al transcurrir el día la temperatura aumenta y esto conlleva a una disminución de la humedad relativa. A la última medición cuando la temperatura y la luminosidad disminuyen, la humedad relativa, comienza a aumentar (Figura 1.12)



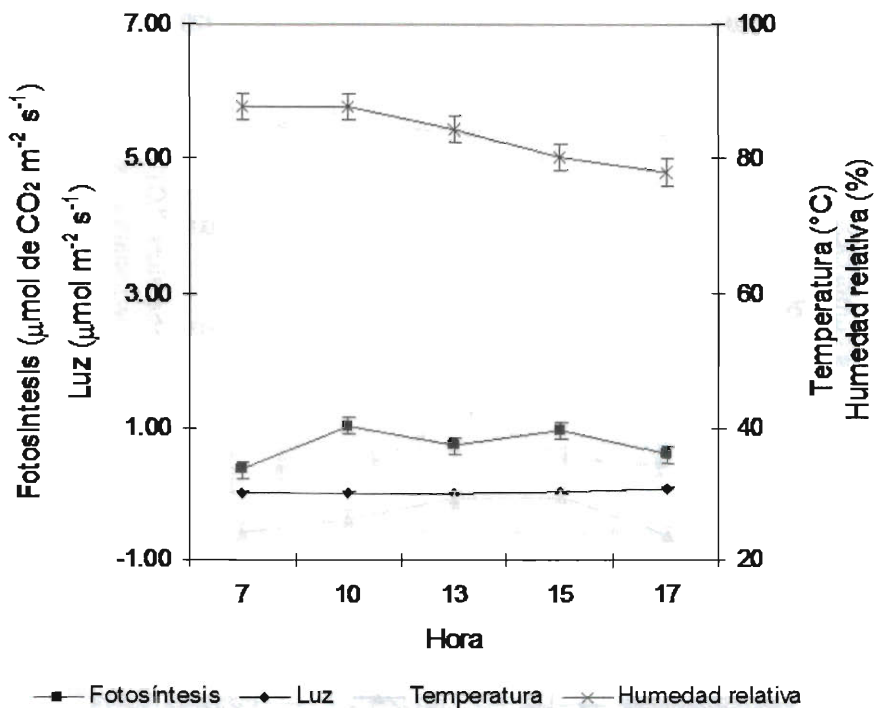
**Figura 1.12.** Marchas diurnas por doce horas, de la ganancia de carbono y los factores microambientales de *Coccothrinax readii*, durante la época seca, en condiciones naturales. Fotosíntesis, temperatura, humedad relativa y luz,  $n=100$ .

En la época lluviosa, conforme transcurre el día hay un aumento en la ganancia de carbono. El máximo pico de la ganancia de carbono se alcanza a las 3 P.M. ( $4.2 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en promedio). A las 10 A.M. la radiación es más elevada y la humedad relativa más baja, pero comienza a descender y a aumentar, respectivamente cada variable, después de esa hora. Luego de la elevada radiación a las 10 A.M. la temperatura aumenta y posteriormente en la siguiente medición, desciende (Figura 1.13).



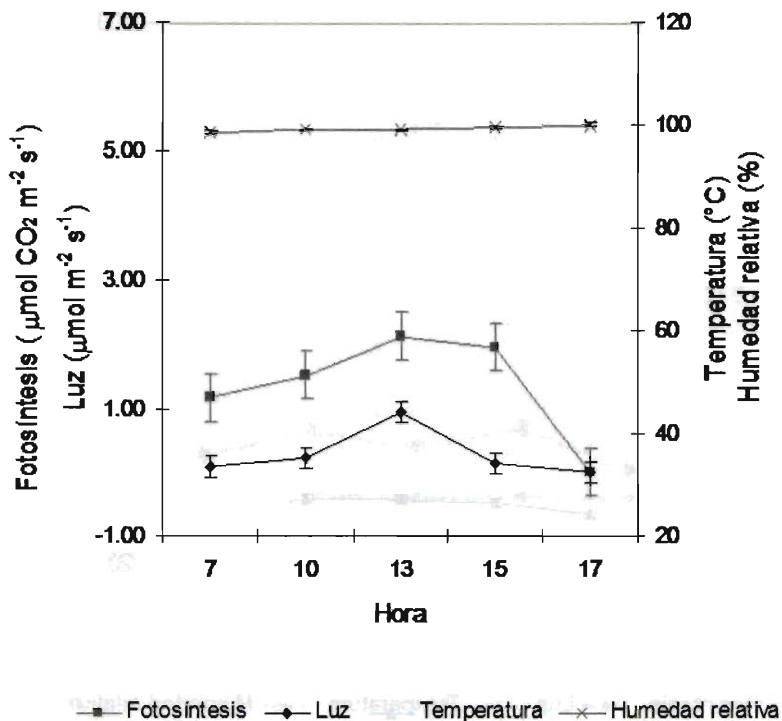
**Figura 1.13.** Marchas diurnas por doce horas, de la ganancia de carbono y los factores microambientales de *Coccothrinax readii*, durante la época lluviosa, en condiciones naturales. Fotosíntesis, temperatura, humedad relativa y luz,  $n=100$ .

La ganancia de carbono de *Chamaedorea oblongata*, en la época de sequía tiene dos picos, uno es a las 10 A.M. ( $1.05 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y a las 3 P.M. ( $0.903 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y posteriormente esta variable empieza a descender. La radiación solar, es casi constante durante el transcurso del día. La humedad tiene un ligero descenso después de las 10 A.M. hasta la última medición y la temperatura comienza a aumentar a las 10 de la mañana y es hasta las 5 P.M. cuando comienza a descender (Figura 1.14).



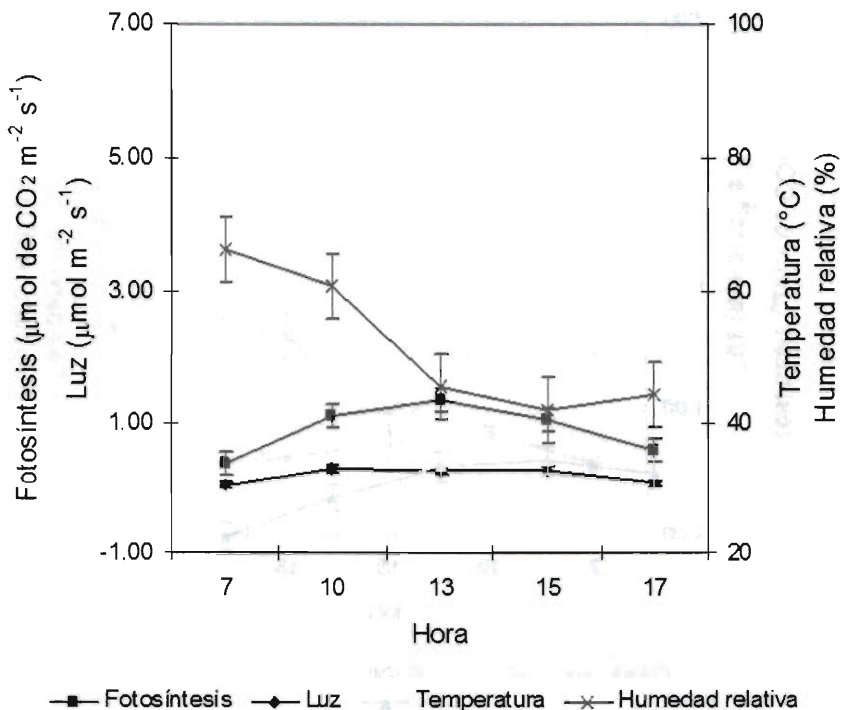
**Figura 1.14.** Marchas diurnas por doce horas, de la ganancia de carbono y los factores microambientales de *Chamaedorea oblongata*, durante la época seca, en condiciones naturales. Fotosíntesis, temperatura, humedad relativa y luz,  $n=100$ .

Durante la época de lluvia, al transcurrir el día la ganancia de carbono fue en aumento, hasta la 1 P.M., hora a la cual se alcanzó el pico más alto de la fotosíntesis ( $2.15 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), y comenzó a descender posteriormente esta actividad. La temperatura y la humedad varían muy poco con el transcurso del día. La luz fotosintéticamente activa aumenta a la 1 P.M. y posteriormente comienza a descender (Figura 1.15).



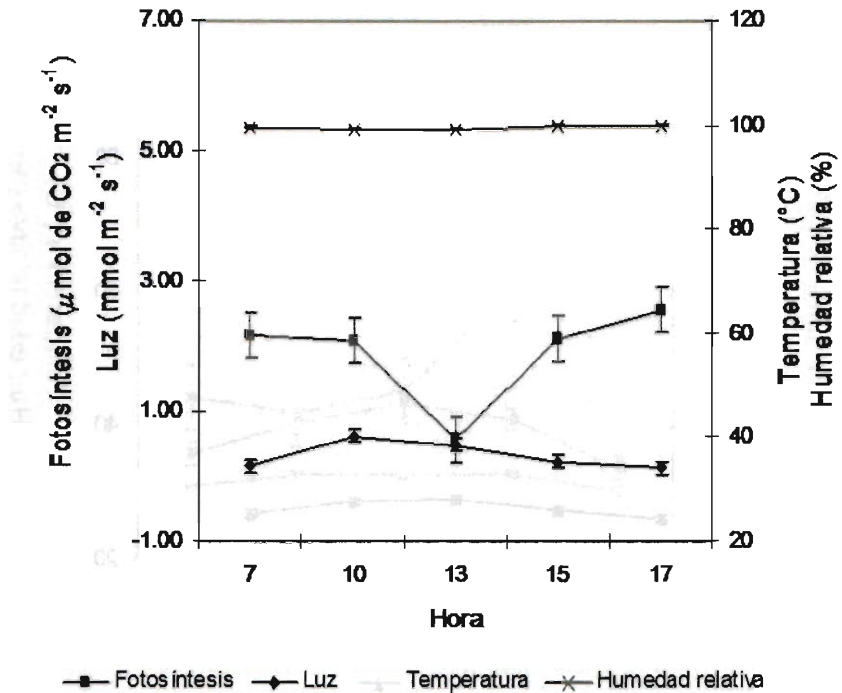
**Figura 1.15.** Marchas diurnas por doce horas, de la ganancia de carbono y los factores microambientales de *Chamaedorea oblongata*, durante la época lluviosa, en condiciones naturales. Fotosíntesis, temperatura, humedad relativa y luz,  $n=100$ .

Durante la época de sequía, en la especie de *Chamaedorea seifrizii* conforme transcurre el día aumenta la ganancia de carbono, hasta la 1 P.M., alcanzando  $1.38 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y comienza a descender la fotosíntesis. A las 10 A.M. la luz es más elevada y comienza a descender. A las 5 P.M. la temperatura es más elevada y posteriormente descende (Figura 1.16).



**Figura 1.16.** Marchas diurnas por doce horas, de la ganancia de carbono y los factores microambientales de *Chamaedorea seifrizii*, durante la época seca, en condiciones naturales. Fotosíntesis, temperatura, humedad relativa y luz,  $n=100$ .

En la época de lluvias, la ganancia de carbono a tempranas horas del día empieza a descender alcanzando a la 1 P.M. la menor actividad fotosintética, de  $0.55 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , y posteriormente comienza a aumentar la ganancia de carbono. La temperatura, la humedad y la temperatura presentan muy poca variación durante el transcurso del día (Figura 1.17).



**Figura 1.17.** Marchas diurnas por doce horas, de la ganancia de carbono y los factores microambientales de *Chamaedorea seifrizii*, durante la época lluviosa, en condiciones naturales. Fotosíntesis, temperatura, humedad relativa y luz,  $n=100$ .



## 1.6. DISCUSIÓN

### 1.6.1. Caracterización microambiental de los sitios de distribución de las palmeras en condiciones naturales

Las condiciones ambientales, de la época de sequía, en donde se encuentran creciendo las especies *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*, son estresantes debido a que en la duna costera, están sometidas a una temperatura y una radiación solar muy elevada, además de estar en condiciones muy bajas de humedad. Adicionalmente aunque no se midió, se observó que hay viento constante. La especie *Chamaedorea oblongata*, se encuentra distribuida en sitios donde la insolación es menor, las temperaturas son más bajas y la humedad relativa es mucho más elevada, a diferencia de los sitios de la duna costera. De los sitios donde crecen las otras especies de palmeras aquí estudiadas, *Chamaedorea seifrizii*, se encuentra en sitios intermedios de temperatura, luminosidad y humedad. Estos parámetros ambientales, medidos durante la época de sequía, varían con la época de lluvia, en esta, las condiciones de luminosidad, en el caso los sitios donde se encuentran las especies de *Chamaedorea* aumenta. Esto se debe al impacto de la masa de las gotas de lluvia sobre la vegetación afectan la energía de estas ocasionando claros (Stallings, 1969).

En la duna costera, donde se encuentran *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*, la estación lluviosa es causa de una disminución en la insolación, debido a que la nubosidad aumenta creando una incidencia de luz difusa en las plantas y no tan directa como en la época seca, esto también contribuye a que la temperatura sea más baja. En la época de lluvia, la humedad relativa aumenta, porque la radiación no es tan directa, la temperatura no es tan elevada y hay más materia orgánica que se encuentra en el suelo a consecuencia de la sequía, por lo que hay una menor evaporación del agua. La precipitación también contribuye a que la temperatura baje en esta época del año (Ayora & Orellana, 1993; Torres & Bojórquez, 2000; Polanco, 2006)

Un dato muy interesante, sobre la fijación de carbono en las comunidades de los sitios muestreados es que las concentraciones de CO<sub>2</sub> registradas en el campo durante la época de sequía fueron de 270 a 290 ppm (semejante a la concentración que oscilaba al inicio de la Revolución Industrial) y difiere mucho, de la concentración actual reportada en promedio para el planeta que es de 370 ppm (Quay, 2002). Esto puede deberse a que la Península de Yucatán es un sitio poco industrializado, además no cuenta con relieve que pudiera retener las emisiones de CO<sub>2</sub> por efecto de “embalse”. Es muy probable que haya una estacionalidad de las poblaciones de microorganismos del suelo en estos lugares, y que en la época lluviosa aumente la cantidad de microorganismos del suelo de forma exponencial y la degradación de la materia orgánica del suelo eleven la concentración de CO<sub>2</sub> durante esas épocas del año, debido a que en varios estudios como el de Luna *et al.* (2002), Valencia & Peña (2001) y Vera *et al.* (2002) se ha observado que la humedad relativa del suelo aumenta la cantidad de bacterias y hongos del suelo. Esto es debido a que la humedad favorece las condiciones para que ciertos microorganismos del suelo realicen la descomposición de la materia orgánica del suelo y esto libera una gran cantidad de dióxido de carbono,

Podemos suponer que en la Península de Yucatán, hay un ciclo estacional de los microorganismos del suelo, debido a que la concentración de CO<sub>2</sub> en las cercanías de sotobosque que es dónde realizamos los muestreos aumenta de 260-290 ppm en la época seca a 360-400 ppm en la época lluviosa, aproximadamente 100 ppm de diferencia, indicándonos como se mencionó con anterioridad, que la humedad favorece la descomposición de la materia orgánica, por lo consiguiente crecen más los microorganismos del suelo y aumentan las emisiones de CO<sub>2</sub>.

Todos los resultados obtenidos de las variables medidas en campo, tanto microambientales como anatómicas, fisiológicas y

de los compuestos químicos servirán para conocer mejor las especies de estudio y posteriormente se usarán para entender la reacción de las palmas ante el cambio climático.

### **1.6.2. Anatomía foliar de las palmeras en campo**

El mesófilo esponjoso de las cuatro especies de palmeras, es muy diferente a los descritos por Tomlinson (1990), quien menciona que el parénquima esponjoso se encuentra más cerca de la superficie abaxial de cada hoja y el parénquima en empalizada se localiza cerca de la superficie adaxial de la hoja de las palmeras. En las especies *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*, las células del mesófilo en empalizada se encuentran mezcladas con células del mesófilo esponjoso y posteriormente se observa una capa únicamente de células del esponjoso. En las dos especies de *Chamaedorea*, el mesófilo en empalizada no se logra diferenciar del mesófilo en empalizada o pareciera no existir este tejido foliar.

Según Esau (1977) y Roth (1990) la luz y la humedad son los factores que influyen mayormente en los cambios anatómicos de las hojas. De manera general, los diámetros de las células del mesófilo, de *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*, son mucho más pequeños que los de las dos especies de *Chamaedorea*. Esto puede deberse a que las dos primeras especies se encuentran en sitios en donde la luz, la temperatura y la disponibilidad de agua es más escasa por lo que el almacenamiento de los mismos es menor y los diámetros celulares también son menores.

Entre estaciones del año, las hojas jóvenes de *Chamaedorea seifrizii* y *Chamaedorea oblongata*, presentan células del mesófilo esponjoso más grandes durante la época seca, lo que origina espacios intercelulares más grandes. De acuerdo con Ragonese (1990), los espacios intercelulares grandes en el mesófilo aumentan la superficie interna de la hoja y el aire intercelular puede contribuir también a amortiguar las fluctuaciones de temperatura.

Durante la época de sequía, los diámetros de las células del mesófilo esponjoso de *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*, son mucho más pequeñas que durante la época de lluvia. Son varios factores que pueden estar afectando el tamaño de las células del mesófilo esponjoso. Uno de los factores que podría estar afectando esta modificación anatómica, es la disponibilidad de agua en la época de lluvia. Como menciona Sollins (1998), la cantidad de humedad en los suelos con poca hojarasca disminuye con rapidez debido a que la textura del suelo hace que el agua se infiltre rápidamente y la absorción del agua de las plantas sea más rápida.

La luz incidente más baja y el aumento de la cantidad de dióxido de carbono en la época lluviosa, contribuyen junto con la disponibilidad de agua, a que la fotosíntesis sea un poco más elevada durante esta época, como se discute más adelante, y esto contribuye a que las células del mesófilo esponjoso aumenten el diámetro de sus células durante ese período. Debido a que las células del mesófilo esponjoso, están estrechamente relacionadas con la captación de dióxido de carbono, la realización de la fotosíntesis y la acumulación de agua por poseer grandes vacuolas (Fawcett, 1995).

Otra característica anatómica es la disposición y el tamaño de los estomas, en *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*, los estomas únicamente se encuentran en la superficie abaxial, como menciona Tomlinson (1990), sin embargo en las especies de *Chamaedorea seifrizii* y *Chamaedorea oblongata*, los estomas se encuentran dispuestos en ambas superficies, abaxial y adaxial. De acuerdo con Tomlinson (1990) los estomas solo se encuentran en la cara abaxial, sin embargo, esta literatura describe únicamente el género *Chamaedorea*, por lo que quizás haya empleado otras especies de este género para describir a este taxón.

La frecuencia o densidad estomática promedio para plantas C<sub>3</sub> tiene un rango de 40 hasta 300 estomas por mm<sup>2</sup> en el envés (Leegod, 1993). Las especies de este trabajo, tienen

metabolismo C3, y como se puede ver en los cuadros 5, 6, 7 y 8, tienen el rango antes reportado, cabe resaltar que las mediciones mostradas en este cuadro, están por campo de 10X y no por mm<sup>2</sup>; el campo de 10X tiene 1.76 mm<sup>2</sup>.

De manera general, *Coccothrinax readii* y *Thrinax radiata*, son las especies que presentaron una mayor densidad estomática, tanto en la época de sequía como en la lluviosa. De acuerdo con Roth (1990), Rubino *et al.* (1989) y Takur (1990), la densidad estomática elevada, hace que las plantas transpiren más, es una característica de las especies que se encuentran en sitios con elevadas temperaturas, como protección contra este ambiente tan estresante. *Coccothrinax readii* y *Thrinax radiata*, se encuentran distribuidas en la duna costera, en estos sitios las condiciones son más estresantes, a diferencia de las especies de *Chamaedorea oblongata* y *Chamaedorea seifrizii*, que se encuentran en sitios más húmedos, como la selva, y anatómicamente también son diferentes ya que tienen una menor densidad estomática.

Los diámetros de los estomas en *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*, son de menor tamaño en la época de lluvia que en la época de sequía, sin embargo en *Coccothrinax readii*, la densidad es menor en la época seca que en la época lluviosa, a diferencia de la especie *Thrinax radiata*, en la cual la densidad estomática es mayor en la época seca. La densidad estomática, es un parámetro que de acuerdo con Kürschner *et al.* (1998) y Salas *et al.* (2001) es una variable que ha sido afectada por condiciones estresantes, tanto ambientales como nutricionales. En la especie *Coccothrinax readii*, este patrón se puede deber a que en la época lluviosa, al haber menos transpiración hay un mayor número de estomas para que la captación de dióxido de carbono sea mayor, y se pueda llevar a cabo una mayor ganancia de carbono. En *Thrinax radiata*, este patrón se puede deber a que la época seca, es más desfavorable para esta palma, de tal modo que el aumento en el tamaño y en el número de los estomas, haga más eficiente la

captación de dióxido de carbono, disminuyendo el tiempo que se encuentran abiertos los estomas, y de este modo reduce la transpiración y el estrés microambiental hacia la palma.

En las palmeras de las dos especies de *Chamaedorea*, en la época lluviosa, el número de estomas y el tamaño de los mismos es mayor, se debe a lo mismo que ocurre con las palmas de *Thrinax radiata* durante la época de sequía, debido a que en la selva, durante la época lluviosa la radiación solar es mayor, debido en parte a que las gotas de lluvia rompen varias ramas al momento de precipitarse y se forman claros, como ya mencionamos anteriormente, de este modo hay una radiación solar más directa y por lo consiguiente una mayor temperatura, que contribuyen con la pérdida de agua de las hojas de estas especies de palmas.

### **1.6.3. Pigmentos fotosintéticos en campo de las hojas de las especies estudiadas**

Las plantas que se desarrollan bajo el dosel maduro tienen una alta concentración de clorofila, que son características fisiológicas asociadas a hojas tolerantes a la sombra (Jensen & Salisbury, 1988; Albrigo & Devices, 1999). *Chamaedorea oblongata* y *Chamaedorea seifrizii* son especies umbrófilas, sus individuos presentan una mayor concentración de clorofilas (a y b) a diferencia de las especies heliófilas, *Coccothrinax readii* y *Thrinax radiata*. Según Kramer & Kozlowski (1979), estas diferencias entre las concentraciones de clorofilas en las especies de diferentes hábitos de crecimiento, ocurre debido a que la clorofila es constantemente sintetizada y destruida (foto-oxidación) en presencia de luz. Bajo intensidades luminosas muy altas, la velocidad de descomposición es mayor, alcanzando un equilibrio a una concentración más baja. Comparando todas las especies de palmeras, en *Chamaedorea seifrizii* y *Coccothrinax readii*, se observa una menor concentración de clorofilas a y b, esto debido a que en los ecosistemas donde se distribuyen, ocupan los sitios más expuestos a la radiación solar.

En las especies que se localizan en la duna costera, comparando entre épocas del año, se observó cómo durante la época de sequía, en las especies que se encuentran en la duna costera, hay una mayor concentración de clorofila a y b. En la selva mediana, donde se distribuyen las dos especies de *Chamaedorea*, la cantidad mayor de estos tres pigmentos se obtuvo en la época lluviosa, que como se muestra los cuadros 11 y 12, en esta época hay una mayor radiación solar que en la época de sequía. De acuerdo son Kramer y Kozlowski (1979), la clorofila es constantemente sintetizada y destruida (foto-oxidación) en presencia de luz. Lo que sugiere, que las palmeras al estar expuestas a una radiación solar elevada, tienen una destrucción de las clorofilas, de igual manera elevada, por lo que debe de haber una mayor concentración de clorofila para que se lleve a cabo la actividad fotosintética de cada palmera.

En la época lluviosa, en las especies de *Chamaedorea*, hay un aumento en la concentración de carotenoides, muy relacionado con el aumento en la actividad fotosintética, tanto en la captación de longitudes de onda diferentes a los captados por las clorofilas, como de protección al aparato fotosintético. Esto debido a que los carotenoides juegan un papel importante en la fotosíntesis al capturar la luz solar y transferir su energía a las moléculas de clorofila dentro del aparato fotosintético; además, realizan funciones protectoras en el aparato fotosintético, ya que actúan como moléculas protectoras por su notable capacidad para extinguir la energía de excitación de otras moléculas, disipándola en forma de calor de una manera no perjudicial para la planta (Frank *et al.*, 1997).

La concentración de clorofila a en las plantas es mucho mayor a la concentración de clorofila b, aproximadamente tres cuartas partes de la clorofila total, es a (Whatley & Whatley, 1982). Este patrón se puede observar, si comparamos la concentración de clorofilas a y b de las especies *Chamaedorea oblongata*, *Chamaedorea seifrizii*, *Coccothrinax readii* y *Thrinax radiata*.

Entre estas especies la concentración de clorofila b con respecto a la clorofila a es mayor en *Chamaedorea oblongata* y *Chamaedorea seifrizii*. Estas palmeras crecen en sitios con luz muy dispersa, y en las especies umbrófilas, como las dos especies de *Chamaedorea*, hay mayor proporción de clorofila b con respecto a la clorofila a, debido a que la clorofila b facilita la captación de energía de otras longitudes de onda, permitiendo a estas plantas establecerse y crecer bajo dosel captando la poca luz que llega al suelo (Whatley & Whatley, 1982).

La proporción de clorofila a/b, se encuentra dentro de las proporciones citadas por otros autores como Monteith (1978), que menciona que las plantas que presentan la vía de fijación y asimilación del carbono tipo C3, tienen una proporción de clorofila a/b de  $2.8 \pm 0.4$  (Cuadro 9, 10, 11, 12).

En las épocas del año medidas, la concentración de clorofila a con respecto a la clorofila b es mayor durante la época lluviosa, en las especies de *Thrinax radiata*, *Coccothrinax readii* y *Chamaedorea seifrizii*, esto se debe a que hay varias especies en los sitios donde se encuentran ubicadas que despojan sus hojas al momento de la sequía y durante la lluvia, producen un nuevo follaje, creando un dosel que limita la radiación solar directa, de modo que la radiación solar que llega es más difusa, y por lo tanto hay un aumento de la clorofila b, para captar mejor la radiación solar incidente. A diferencia, de la especie de *Chamaedorea oblongata*, en esta especie hay una mayor concentración de clorofila a que de clorofila b en la época lluviosa, debido a que hay una apertura de claros durante esta época, lo que ocasiona que la luz sea más directa, y el pigmento que absorbe mejor esta radiación solar, es la clorofila a, por eso se observó un aumento.

En cuanto a la relación clorofilas/ carotenos, durante la época de sequía, de manera general, hay una mayor concentración de clorofila que de carotenos, y durante la época de lluvia, la cantidad de carotenos con respecto a las clorofilas es mayor.



Esto se debe a que durante la temporada de lluvia, hay un aumento en la ganancia de carbono, como se observa en el Cuadro 13, sugiriendo que este pigmento accesorio tiende a aumentar para ayudar a la maquinaria fotosintética en la realización de la fotosíntesis, ya que como mencionan Frank *et al.* (1997), los carotenoides tienen funciones protectoras en el aparato fotosintético por capacidad para extinguir la energía de excitación de otras moléculas, disipándola en forma de calor de una manera no perjudicial para la planta y evitando que la planta produzca moléculas de oxígeno que dañen el mismo aparato fotosintético.

#### **1.6.4. Actividad fotosintética de las palmeras en condiciones naturales**

Durante la temporada de sequía, las especies *Chamaedorea seifrizii* y *Chamaedorea oblongata*, presentan una mayor ganancia de carbono a diferencia de las especies de *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*. Como ya se discutió con anterioridad, las especies que se encuentran en la duna costera, y sobre todo en la época de sequía, se encuentran en condiciones de luz, temperatura y humedad relativa más estresantes y como estrategia adaptativa tienen los estomas más pequeños, mas abundantes y el tiempo de apertura es menor, a diferencia de las especies de la selva mediana, por lo consiguiente, todas estas limitantes influyen directamente en la ganancia de carbono de las plantas. Esto se puede corroborar, con la hora a la que la máxima ganancia de carbono se efectúa, esta fue a las 10 A.M. hora del día en que las condiciones son menos estresantes.

Durante la época de lluvia, las especies heliófilas, *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*, presentan un aumento en la ganancia de carbono mayor que las especies de *Chamaedorea*, las condiciones ambientales de temperatura, humedad relativa, luminosidad y concentración de CO<sub>2</sub>, es más favorable durante la temporada de lluvia, para todas las especies estudiadas. Y también se puede observar como la

ganancia de carbono se extiende a distintas horas de la tarde, debido a que las condiciones son menos estresantes, y el factor limitante es la falta de luz.

## 1.7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albrigo, L. y F. Devices. 1999. *Cítricos*. Editorial ACRIBIA. Zaragoza, España.
- Arriaga, L., Espinoza, J.M., Aguilar, C., Martínez, E., Gómez, L. y E. Loa (coordinadores). 2000. *Regiones terrestres prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México.
- Ayora, N. N. y R. Orellana. 1993. *Physicochemical soil factors influencing the distribution of two coastal palms in Yucatán, México*. *Principes*, 37(2), 82-91.
- Chan, V., Rico-Gray, V., y J. S. Flores. 2002. *Etnoflora yucatanense: Guía ilustrada de la flora costera representativa de la Península de Yucatán*. Fascículo 19. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán. 133p.
- Chi-Manzanero, B. H. 1999. *Aislamiento y caracterización del ADNc correspondiente a la enzima fitoeno-sintasa y su relación en la síntesis de pigmentos*. Maestría en Ciencias y Biotecnología de Plantas, CICY, Mérida, Yucatán.
- Esau, K. 1977. *Anatomy of seed plants*. 2nd ed. John Wiley & Sons. U.S.A. 550p.
- Fawcett, D. W. 1995. *Tratado de Histología de Bloom & Fawcett*. 2ª ed. Interamericana/McGraw Hill. Madrid. 1193p.
- Flores, J. S. 1992. *Etnoflora yucatanense: Vegetación de las islas de la península de Yucatán*. Florística y etnobotánica. Fascículo 4. Universidad Autónoma de Yucatán. Sostenibilidad maya. Mérida, Yucatán. México. 100p.
- Flores, J. S e I. Espejel. 1994. *Etnoflora yucatanense: Tipos de vegetación de la Península de Yucatán*. Fascículo 3. Universidad Autónoma de Yucatán. Sostenibilidad maya. Mérida, Yucatán. México. 135p.

- Frank, H. A., Chynwat, V., Desamero, R. Z. B., Farhoosh, R., Erickson, J. Y J. Bautista. 1997. *On the photophysics and photochemical properties of carotenoids and their role as light-harvesting pigments in photosynthesis*. Pure Applied Chemistry, 69(10), 2177-2124.
- Gaviño, G., Juárez, J. C. y H. H. Figueroa. 1979. *Técnicas biológicas selectas de laboratorio y de campo*. Editorial LIMUSA. México, D.F. 251p.
- Jensen, W. A. y F. B. Salisbury. 1988. *Botánica*. McGraw-Hill. México, D.F. 762p.
- Kramer P. J. y T. Kozlowski. 1979. *Fisiología de los árboles*. Fundación Calouste Gulbenkian. Lisboa, Portugal. 745p.
- Kürschner W., Stulen, I., Wagner, F. y P. Kuiper. 1998. Comparison of palaeobotanical observations with experimental data on the leaf anatomy of durmast oak [*Quercus petraea* (Fagaceae)] in response to environmental changes. *Annals of Botany*, 81, 657-664.
- Leegod, R. C. 1993. "Carbon dioxide concentrating mechanisms". In: P.J. Lea and R.C. Leegod (Eds.). *Plant Biochemistry and Molecular Biology*. John Wiley & Sons, Ltd. Chichester, U.K. 42-72pp.
- Luna, M. L., Vega, C., Franco, M. O., Vásquez, S., Trujillo, N., Ramírez, E. y L. Dendooven. 2002. *Actividad microbiana en suelos*. Avance y Perspectiva, 21, 328-332.
- Monteith, J. L. 1978. *Reassessment of maximum growth rates for C3 and C4 plants*. *Experimental Agriculture*, 14, 1-5.
- Pérez, M. y S. Rebollar. 2003. *Anatomía y usos de las hojas maduras de tres especies de Sabal (Arecaceae) de la Península de Yucatán, México*. *Revista de Biología Tropical*, 51(2), 333-344.
- Polanco, G. 2006. *Distribución de hábitats y condiciones favorables de crecimiento de la palma chit (Thrinax radiata Lodd. ex. Schult & Schult. F.) en una población de duna costera*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Yucatán. Tesis de Licenciatura.
- Quay P. 2002. *Ups and Downs of CO<sub>2</sub> uptake*. *Science*, 298(5602), 2344.

- Ragonese, A. 1990. *Caracteres xeromorfos foliares de Nassauvia lagascae (Compositae)*. Darwiniana, 3, 1-10.
- Ricalde, R. 1995. *Anatomía foliar del género Roystonea (Arecaceae, Arecoideae) de la Península de Yucatán*. Universidad Autónoma de Yucatán. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Tesis de Licenciatura.
- Roth, I. 1990. *Leaf structure of a Venezuelan cloud forest in relation to the microclimate*. Encyclopedia of Plant Anatomy. Gebrüder Borntraeger. Berlin, Stuttgart. P.244 pp.
- Rubino, P., Tarantino, E. y F. Rega. 1989. *Relationship between soil water status and stomatal resistance of tomatoes*. Irrigazione e Drenaggio, 36, 95-98.
- Ruzin, S. E. 1999. *Plant microtechnique and microscopy*. Oxford University Press. New York. 322p.
- Salas, J., Sanabria, M. y R. Pire. 2001. *Variación en el índice y densidad estomática en plantas de tomate (Lycopersicon esculentum Mill.) sometidas a tratamientos salinos*. Bioagro, 13(3), 99-104.
- Sollins, P. 1998. *Factors influencing species composition in tropical lowland rainforest: Does soil matter?*. Ecology, 79(1), 23-30.
- Stallings, J. 1969. *El suelo: Su uso y mejoramiento*. México: Editorial Continental S. A. Tercera Edición. 480p.
- Takur, P. 1990. *Different physiological response of tomato (Lycopersicon esculentum, Mill.) cultivars to drought*. Acta Physiologiae Plantarum, 12, 175-182.
- Tomlinson, P. B. 1990. *The structural biology of palms*. Clarendon press Oxford. New York. 477p.
- Torres, L. y L. H. Bojórquez. 2000. *Las dunas costeras de veracruz: un paisaje amenazado*. Instituto de investigaciones biológicas, Universidad veracruzana. Jalapa, Veracruz. Boletín Informativo. 14p
- Valencia, E. y J. J. Peña. 2001. *El suelo y sus habitantes microbianos: consideraciones ecológicas*. Avance y Perspectiva, 20, 401-406.

- Vera, D. F., Pérez, H. y H. Valencia. 2002. *Distribución de hongos solubilizadores de fosfatos en dos microhábitats de suelo de dos unidades fisiográficas de Guaviare, Colombia*. Acta Biológica Colombiana, 7(1): 23-31.
- Whatley, J. M. y F. R. Whatley. 1982. *A luz e a vida das plantas*. São Paulo: EDUSP. 101p. (Temas de Biologia, 30)
- Winterman, J. F. y A. Mots. 1965. *Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol*. Biochemistry and Biophysical Acta, 109, 448-453.

## CAPÍTULO 2

### Variación de la anatomía, fisiología y los pigmentos fotosintéticos de cuatro especies de palmeras de Yucatán, como consecuencia del incremento de CO<sub>2</sub>

#### 2.1. ANTECEDENTES

##### Efecto del aumento de la concentración de CO<sub>2</sub> en la densidad estomática de las plantas.

La densidad estomática es susceptible de cambiar en ciertas etapas de crecimiento de la planta o en respuesta a estímulos ambientales (Piña, 1994).

Woodward (1987), menciona que la densidad estomática (el número de estomas por unidad de área foliar) podría decrecer con el incremento de las concentraciones de CO<sub>2</sub> atmosférico. Esto es controversial, debido a que algunas especies responden de manera diferente a la propuesta en esta hipótesis. Se han realizado varios estudios donde se ha podido corroborar esta hipótesis. En un estudio realizado con 100 especies de plantas, Woodward y Kelly (1995) encontraron que el 74 % respondió con una reducción promedio del 14% en la densidad estomática.

Berryman *et al.*, (1994) en un trabajo con eucalipto (*Eucalyptus tetrodonta* F. Muell.) observaron que la densidad estomática era de 8,314 cm<sup>-2</sup> en condiciones ambientales y que esta densidad estomática era menor en condiciones con concentración de CO<sub>2</sub> elevada, que fue de 6,654 cm<sup>-2</sup>. Goodfellow (1997) también observó este patrón en el mango (*Mangifera indica* L.), en donde la densidad es de 7,200 estomas por cm<sup>-2</sup> en condiciones ambientales y de 5,900 estomas por cm<sup>-2</sup> en concentraciones de CO<sub>2</sub> elevadas. Ceulemans *et al.* (1997) de igual manera, reportan este patrón

en la densidad estomática, pero en la especie *Pinus taeda* L. (10,600 cm<sup>-2</sup> en condiciones ambientales y 10,500 cm<sup>-2</sup> en concentraciones de CO<sub>2</sub> elevadas). Con los estudios previamente mencionados, se deduce que las variaciones en la concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico tienen una influencia en la densidad estomática en las nuevas hojas que se generen a partir de esos cambios.

### **Efecto del aumento de la concentración de CO<sub>2</sub> en los pigmentos y la actividad fotosintética de las plantas.**

La clorofila y los carotenoides son frecuentemente estudiados en árboles expuestos a estrés ambiental, como la falta de nutrimentos y los factores climáticos (como la intensidad lumínica, la disponibilidad de agua y la temperatura extrema), y también a los contaminantes del aire. Las respuestas de las plantas al estrés ambiental son el amarillamiento y la senescencia de las hojas (Broschat, 1984). El impacto de la concentración de CO<sub>2</sub> elevada sobre la senescencia de las hojas, no es muy clara, ya que en algunos estudios se ha reportado un aumento o disminución, o no impacto sobre la senescencia en los árboles. Por ejemplo, en el castaño dulce (*Castanea sativa* Mill.), las hojas de las plántulas que crecen en lugares con enriquecimiento con CO<sub>2</sub>, muestran una senescencia temprana y como consecuencia un amarillamiento prematuro y un decremento de las concentraciones de clorofila (Mousseau & Enoch, 1989). En la haya (*Fagus sylvatica* L.), las hojas producidas bajo una elevada concentración de CO<sub>2</sub> atmosférica, muestran baja concentración de pigmentos a diferencia de los individuos que crecen bajo la condición ambiental actual, pero las tasas enzimáticas no fueron reducidas (Hogan *et al.*, 1996). Otros autores no detectaron diferencias significativas en el color de las hojas entre las concentraciones de CO<sub>2</sub> elevado y las concentraciones ambientales y concluyen que la pérdida de clorofila y la pérdida de actividad fisiológica están algunas veces, pero no siempre, correlacionadas con la senescencia (Gunderson *et al.*, 1993).



Muchos otros estudios se han realizado para conocer cómo el tiempo de senescencia de las hojas es acelerado por la elevación de CO<sub>2</sub>. Este efecto sobre la senescencia de las hojas se ha observado en las especies de *Acer pensylvanicum* L., *Acer rubrum* L. y *Fraxinus americana* L. (McConnaughay *et al.*, 1996), *Betula pendula* Roth (Evans & Lee, 1993), *Castanea sativa* Mill. (Mouseau & Enoch, 1989), *Nothofagus fusca* (Blume) Oerst. (Hogan *et al.*, 1996), *Pinus ponderosa* Douglas ex Lawson & C. Lawson (Surano *et al.*, 1986), *Pinus silvestris* L. (Jach & Ceulemans, 1999). En contraste, Gunderson *et al.* (1993) reportaron que las concentraciones de CO<sub>2</sub> elevadas no alteran la tasa de pérdida foliar en el tulipán popular (*Liriodendron tulipifera* L.) y el roble blanco (*Quercus alba* L.). Sin embargo, las altas tasas fotosintéticas debido al enriquecimiento por altas [CO<sub>2</sub>] fueron mantenidas a través del período de senescencia.

En los estudios realizados para medir actividad fotosintética como los de Griffin *et al.* (2001) y el de Herrera, *et al.* (2001) ante un aumento de las concentraciones de CO<sub>2</sub>, se ha podido comprobar que este tiene un efecto fertilizante en las plantas. En otros estudios como el de Keutgen y Chen (2001), realizado en plantas del género *Citrus* L. (Rutaceae), se ha observado que la tasa fotosintética comienza a disminuir a concentraciones de 600ppm.

Con lo anterior surgen las siguientes preguntas: ¿existe algún efecto fisiológico en las cuatro especies de palmeras bajo estudio, ante la elevación de las concentraciones de CO<sub>2</sub>? ¿Este efecto es benéfico o perjudicial sobre los individuos bajo experimentación? Si se da un cambio morfológico fenotípico ¿hasta que nivel se expresa? Para tratar de contestar estas preguntas se desarrolló el trabajo que se presenta a continuación.

## 2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Describir los posibles cambios en el mesófilo de cuatro especies de palmas de la Península de Yucatán sometidas a dos diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub>.
2. Determinar si existe variación en la densidad estomática de cuatro especies de palmas de la Península de Yucatán debido al aumento de la concentración de CO<sub>2</sub>.
3. Cuantificar la producción de pigmentos fotosintéticos (clorofila a, b y carotenoides) al incrementar la concentración de CO<sub>2</sub>, en cuatro especies de palmas de la Península de Yucatán.
4. Determinar si existen diferencias entre la actividad fotosintética (ganancia de carbono) de cuatro especies de palmas de la Península de Yucatán sometidas a diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub>.
5. Integrar los aspectos estudiados en los objetivos anteriores para conocer el efecto del aumento de CO<sub>2</sub> en la producción en hoja de las cuatro especies estudiadas.

## 2.3. MATERIALES Y MÉTODOS

En el marco del proyecto “Escenarios de cambio climático y vulnerabilidad en la Península de Yucatán”, se seleccionaron cuatro especies de palmeras:

***Chamaedorea oblongata*** Mart., *Hist. Nat. Palm.* (7)160. 1838.  
***Chamaedorea seifrizii*** Burret, *Notizbl, Bot. Gart. Berlin-Dahlem.* 123:268-269. 1938. ***Coccothrinax readii*** H. J. Quero R., *Principes* 24(3):118. 1980. ***Thrinax radiata*** Lodd. ex Schult.& Schult. f., *Syst. Veg.* 7(2): 1301.1830.

### 2.3.1. Descripción de las cámaras de Invernadero

Para evaluar el posible efecto de la duplicación de CO<sub>2</sub> en las palmas nativas de la Península de Yucatán, se utilizaron dos cámaras de crecimiento previamente montadas. Una contenía una atmósfera con concentración de CO<sub>2</sub> actual (aprox. 370 ppm), con una temperatura máxima menor a 28 °C, humedad relativa entre 100-80% y luz 700-1000 μMoles. seg.<sup>-1</sup>m<sup>-1</sup> (control). La otra cámara de crecimiento tiene una concentración elevada de CO<sub>2</sub> (740 ppm aproximadamente), la cual, también se encuentra a una temperatura máxima menor de 28 °C, humedad relativa entre 100-80% y luz 700-1000 μMoles. seg.<sup>-1</sup>m<sup>-1</sup>. A los individuos colocados en cada cámara se les regó hasta el punto de saturación del sustrato cada semana. El experimento tuvo una duración de 14 meses. El presente trabajo es un subproyecto de un proyecto mayor, en el que se ha trabajado con 10 especies de palmas y cada una con cuatro réplicas que han sido sometidas a los mismos tratamientos. Además de ser numerosos individuos (36 y 24 individuos trasplantados en cubetas de plástico de 30 cm de diámetro para la primera y segunda fase del proyecto, respectivamente, que serán descritas con detalle más adelante), el espacio de las cámaras es reducido (2.20 x 2.60 m) y podría limitar el crecimiento de estos, por lo que las diez especies antes mencionadas se dividieron en dos grupos; el primero que incluyó a *Bactris mexicana*, *Chamaedorea oblongata*, *Coccothrinax readii*, *Cryosophila stauracantha*, *Desmoncus orthacanthos* y *Thrinax radiata*, cada especie tiene cuatro réplicas. En esta primera fase, las palmas se dejaron crecer durante 14 meses en cada cámara con diferente concentración de CO<sub>2</sub>. Dentro de este grupo se encuentran 3 de las especies de palmas que fueron escogidas para este estudio *Chamaedorea oblongata*, *Coccothrinax readii* y *Thrinax radiata*.

El segundo grupo incluye a las especies de *Chamaedorea seifrizii*, *Gaussia maya*, *Pseudophoenix sargentii* y *Sabal yapa*. Cada una de estas especies con cuatro réplicas. Y dentro de este grupo se encuentra la especie *Chamaedorea seifrizii*.

### **2.3.2. Anatomía foliar de palmeras sometidas a diferentes atmósferas de CO<sub>2</sub>**

A los cuatro individuos de cada especie de palmera, en cada cámara de crecimiento con diferente concentración, al final de los 14 meses, se tomó una muestra de una pinna de la hoja más nueva de cada individuo, de 15 cm de largo, teniendo de esta manera cuatro réplicas de cada especie de palmera. Cada una de estas muestras, se cortaron en 3 partes iguales, la parte del medio se empleó para la cuantificación de pigmentos (debajo descrito). Las otras dos partes de los extremos de las pinas se colocaron en frascos de alcohol-glicerina-agua (70:29:1 alcohol, agua destilada, glicerina, respectivamente), para fijarlas y preservar las estructuras foliares. Estas muestras fueron analizadas en el laboratorio de anatomía y biología de la reproducción del Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY) y procesadas mediante varias técnicas para observar diferentes estructuras anatómicas. Para ver las estructuras del mesófilo se empleó la técnica de inclusión en parafina de Gaviño *et al.* (1979), se realizaron cortes transversales al microtomo con 10 micras de grosor y para los estomas la técnica de aclarado en cloro del Dr. Juan Javier Ortiz (com. pers.) y Ruzin (1999) (Anexo 1). Las placas obtenidas mediante estas técnicas, fueron observadas a través de un microscopio óptico con el aumento de 10 y 40X. Para las placas obtenidas de mesófilo esponjoso, se hicieron observaciones a 40X, y se tomaron fotografías digitales y en el laboratorio de la Dra. Rosa María Escobedo de la Unidad de Bioquímica y Biología Molecular de Plantas, de las que se obtuvieron fotos impresas. A estas fotos, con la ayuda del programa Celera Scope se midió los diámetros de 100 células del mesófilo esponjoso, para cada especie de palmera, en cada cámara de crecimiento con concentración diferente de CO<sub>2</sub>. Las preparaciones con los estomas, se observaron a 10X para determinar la densidad estomática de cada espécimen se observaron 8 campos para cada especie en cada cámara de crecimiento (Anexo 2). También se observaron los estomas a 40X y se fotografiaron, posteriormente con la ayuda del programa Celera Scope se

midieron el largo y el ancho de los estomas incluyendo las células guarda; asimismo se sobreestimó el área de los estomas, se tomaron 40 estomas para cada especie de palmera en cada concentración diferente de CO<sub>2</sub>.

### **2.3.3. Pigmentos fotosintéticos de las hojas de las palmeras sometidas a diferentes atmósferas de CO<sub>2</sub>**

Las tres partes en las que se dividió una pina colectada en el invernadero, las del medio se colocaron en bolsitas y se preservaron en una ultracongeladora a -70 °C, para tener así intactos los pigmentos. Siguiendo la técnica preestablecida de Winterman y Mots (1965) (Anexo 3) se cuantificó la concentración de clorofila a y b y mediante la técnica de la Association of Official Analytical Chemists, method 970.64 y de Chi-Manzanero (1999) (Anexo 3) se cuantificó la cantidad de carotenoides de cada especie de palmera en cada cámara de crecimiento con diferente concentración de CO<sub>2</sub>.

### **2.3.4. Actividad fotosintética de palmeras sometidas a diferentes atmósferas de CO<sub>2</sub>**

A los individuos de cada especie de palmeras en cada cámara de crecimiento, se les midió la fotosíntesis (ganancia de carbono) seleccionando una pina central en la hoja más nueva, cada dos meses durante un lapso de nueve meses. Estas mediciones se realizaron a 5 horas contrastantes del día, (7 A.M, 10 A.M, 1 P.M, 3 P.M. y 5 P.M.), por medio de un Analizador de Gases en Infrarrojo (IRGA) marca LICOR modelo 6400.

## **2.4. ANÁLISIS DE RESULTADOS**

### **2.4.1. Anatomía foliar de las palmeras en campo**

Los resultados obtenidos se analizaron con un ANOVA de una sola vía. Este estadístico tiene como supuestos la independencia de las muestras, y las muestras obtenidas a pesar de que se obtuvieron solo de cuatro individuos para cada especie se consideraron como independientes, ya que como se

había mencionado en los antecedentes, la anatomía (densidad y área estomática y diámetros de las células de mesófilo) varía mucho en cada individuo debido a que reacciona con el ambiente que lo rodea. La densidad estomática varía de acuerdo a la posición de la hoja en la que se obtuvieron las muestras, es decir el número de estomas que se encuentra en la punta de la hoja, no es la misma que se encuentra en el medio, ni en la base de la hoja y también varía de acuerdo a las condiciones microambientales donde se encuentra cada individuo. En lo que se refiere al área de los estomas y los diámetros de las células del mesófilo, aunque sean del mismo individuo, varía de acuerdo a las condiciones ambientales en las que este individuo se encuentra, ya que pueden estar más grandes o más pequeñas de acuerdo a la temperatura, la luminosidad o la humedad relativa del aire en la que se encuentra la hoja de cada individuo. Es por esto que las muestras a pesar de ser obtenidas del mismo individuo, se comportan de manera independiente.

Las variables dependientes (anatomía foliar) tuvieron diferente tamaño de muestra, debido a la dificultad para obtener las muestras. La densidad estomática tuvo un tamaño de muestra de 8 campos de observación al microscopio óptico. El área estomática tuvo un tamaño de muestra de 100 estomas con todo y las células oclusivas. Las células del mesófilo esponjoso fueron 100 células, para cada especie y cada época del año las que se emplearon como tamaño de muestra. Los tratamientos fueron las diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub>.

#### **2.4.2. Pigmentos fotosintéticos de las hojas de las palmeras en campo**

Las 4 muestras obtenidas para cada especie fueron analizadas mediante un ANOVA de una sola vía, en donde las variables dependientes fueron los pigmentos fotosintéticos (clorofila a, b, la relación clorofila a/b y la relación clorofila/carotenoides) y los tratamientos fueron las dos diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub>.

### **2.4.3. Actividad fotosintética de las palmeras en campo**

Los datos obtenidos se analizaron mediante un ANOVA de una sola vía. Uno de los supuestos de este estadístico es la independencia de las muestras, sin embargo en este estudio se consideraron las muestras obtenidas a un mismo individuo como independientes debido a que estas mediciones varía con la hora del día muestreada, la apertura estomática y los factores ambientales que los rodean, dicho de otra manera, las mediciones realizadas a un mismo individuo presentan gran variación, desde una ganancia de carbono nula o muy baja, hasta una ganancia de carbono muy elevada dependiendo de las condiciones microambientales imperantes.

## 2.5. RESULTADOS

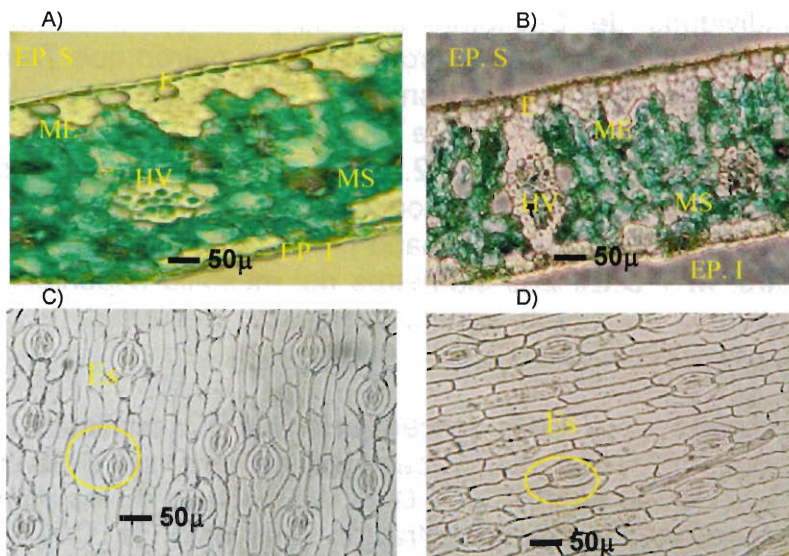
### 2.5.1. Anatomía foliar de las palmeras en condiciones controladas de CO<sub>2</sub>

En *Thrinax radiata* con CO<sub>2</sub> duplicado, se observó una disminución en el tamaño de las células del mesófilo. Las células de la cámara con concentración elevada (740 ppm) fueron las de menor tamaño ( $9.571 \pm 2$  micras,  $\mu$ , de diámetro;  $M \pm D.E$ ). Los diámetros del mesófilo esponjoso de *Thrinax radiata* son significativamente diferentes ( $F_{1,198} = 51.584$ ,  $p < 0.001$ ) (Cuadro 2.1). Al ser cambios muy pequeños la disminución no es percibida a simple vista (Figura 2.1).

En lo que respecta a la densidad estomática, *Thrinax radiata*, en las cámaras de CO<sub>2</sub> duplicado, aumentó su densidad estomática. El número de estomas en la cámara de CO<sub>2</sub> fue mayor ( $321.125 \pm 51.781$  por campo de 10X;  $M \pm D.E$ ), a diferencia de las palmas que se encontraron en las cámaras de crecimiento, cuyos rangos son menores. Sin embargo, no existen diferencias significativas en el número de estomas entre cada concentración de CO<sub>2</sub> ( $F_{1,14} = 3.242$ ,  $p = 0.09$ ) (Cuadro 2.1). También se puede corroborar esto en la Figura 2.1, la densidad estomática es muy similar en ambas superficies.

El área de los estomas de *Thrinax radiata*, en las dos cámaras de crecimiento (a una concentración actual, 370 ppm y en una atmósfera elevada de CO<sub>2</sub>, 740 ppm) fueron muy semejantes, y estadísticamente esto se confirma, debido a que no existen diferencias significativas en el área estomática encontrada en cada cámara de crecimiento ( $F_{1,78} = 0.002$ ,  $p = 0.96$ ) (Cuadro 2.1). Al observar la Figura 2.1, no se ven cambios perceptibles en los tamaños de los estomas.





**Figura 2.1.** A) Sección transversal de la lámina de *Thrinax radiata* en la concentración de 370 ppm de CO<sub>2</sub>, al microscopio óptico (40X). B) Sección transversal de la lámina de *Thrinax radiata* en la concentración de 740 ppm de CO<sub>2</sub>, al microscopio óptico (40X). C) Superficie abaxial de *Thrinax radiata* en la concentración de 370 ppm de CO<sub>2</sub>, al microscopio óptico (40X). D) Superficie abaxial de *Thrinax radiata* en la concentración de 740 ppm de CO<sub>2</sub>, al microscopio óptico (40X). E, Esclerénquima; Es, Estoma; EP. I, Epidermis inferior; EP. S, Epidermis superior; HV, Haz vascular; ME, Mesófilo en empalizada; MS, Mesófilo esponjoso.

**Cuadro 2.1.** Variables anatómicas de *Thrinax radiata* en diferentes condiciones de crecimiento con CO<sub>2</sub>. Se presentan las medias (± DE).

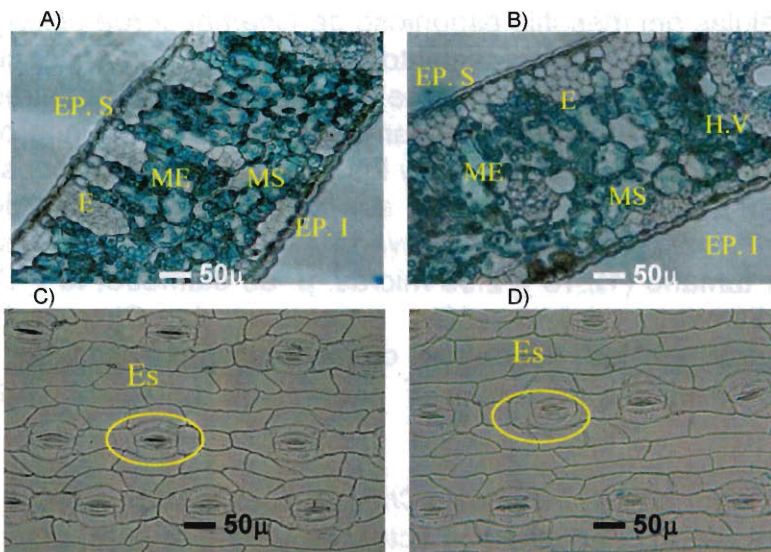
Variables	Concentración de CO <sub>2</sub>		ANOVA (1 vía)		
	370 ppm M ± D.E	740 ppm M ± D.E	F	p	n
<b>Diámetros de las células de mesófilo esponjoso (μ)</b>	12.42 ± 3.41	9.57 ± 2.016	F <sub>1,198</sub> = 51.584	p<0.001	50
<b>Densidad estomática por campo de 10X</b>	321.13 ± 51.78	377.13 ± 71.11	F <sub>1,14</sub> = 3.242	n.s P=0.09	8
<b>Área estomática (μ<sup>2</sup>)</b>	545.61 ± 70.83	544.84 ± 78.01	F <sub>1,78</sub> = 0.002	n.s p=0.96	40

M, Media; D. E, Desviación estándar; n.s, No significativo. n, Número de muestra.

Los individuos de *Coccothrinax readii*, en las cámaras de crecimiento, también presentaron el mismo patrón que *Thrinax radiata*, al aumentar el CO<sub>2</sub> disminuyó el tamaño de las células del mesófilo, esto se puede apreciar ligeramente en las imágenes de la Figura 2.2. Las células de las hojas procedentes de la cámara con concentración elevada (740 ppm) fueron las de menor tamaño ( $13.03 \pm 3.41$  micras,  $\mu$ , de diámetro;  $M \pm D.E$ ). Los diámetros del mesófilo esponjoso de *Coccothrinax readii* son significativamente diferentes ( $F_{1,198} = 5.197$ ,  $p = 0.024$ ) (Cuadro 2.2).

*Coccothrinax readii*, en la concentración de CO<sub>2</sub> duplicada (740 ppm) presentó una menor cantidad de estomas ( $432.25 \pm 55.17$  por campo de 10X;  $M \pm D.E$ ), a diferencia de las palmas que crecieron a una concentración más baja de CO<sub>2</sub> (370 ppm), sin embargo no existen diferencias significativas en el número de estomas entre cada concentración de CO<sub>2</sub> ( $F_{1,14} = 1.14$ ,  $p = 0.3$ ) (Cuadro 2.2) y esto es perceptible en la Figura 2.2.

En lo que se refiere al área de los estomas de esta especie, aumentó ligeramente con el aumento del CO<sub>2</sub>, de  $336 \mu^2$  en la cámara con CO<sub>2</sub> actual a  $353 \mu^2$  en la cámara con CO<sub>2</sub> elevado; estadísticamente, los estomas encontrados en las diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub>, no varían de manera significativa ( $F_{1,78} = 0.69$ ,  $p = 0.41$ ) (Cuadro 2.2). En la Figura 2.2, se muestran los estomas en cada concentración de CO<sub>2</sub>, en ambas cámaras de crecimiento el tamaño de los estomas es semejante.



**Figura 2.2.** A) Sección transversal de la lámina de *Coccothrinax readii* en la concentración de 370 ppm de CO<sub>2</sub>, al microscopio óptico (40X). B) Sección transversal de la lámina de *Coccothrinax readii* en de 740 ppm de CO<sub>2</sub>, al microscopio óptico (40X). C) Superficie abaxial de *Coccothrinax readii* en la concentración de 370 ppm de CO<sub>2</sub>, al microscopio óptico (40X). D) Superficie abaxial de *Coccothrinax readii* en la concentración de 740 ppm de CO<sub>2</sub>, al microscopio óptico (40X). E, Esclerénquima; Es, Estoma; EP. I, Epidermis inferior; EP. S, Epidermis superior; HV, Haz vascular; ME, Mesófilo en empalizada; MS, Mesófilo esponjoso.

**Cuadro 2.2.** Variables anatómicas de *Coccothrinax readii* en diferentes condiciones de crecimiento con CO<sub>2</sub>. Se presentan las medias (± DE).

Variables	Concentración de CO <sub>2</sub>		ANOVA (1vía)		
	370 ppm M ± D.E	740 ppm M ± D.E	F	p	n
Díametros de las células de mesófilo esponjoso (μ)	13.9 ± 1.7	13.03 ± 3.41	F <sub>1,198</sub> = 5.197	p=0.024	50
Densidad estomática por campo de 10X	471.63 ± 88.48	432.25 ± 55.17	F <sub>1,14</sub> = 1.14	n.s p=0.3	8
Área estomática (μ <sup>2</sup> )	336.26 ± 44.98	353 ± 120.3	F <sub>1,78</sub> = 0.69	n.s p=0.41	40

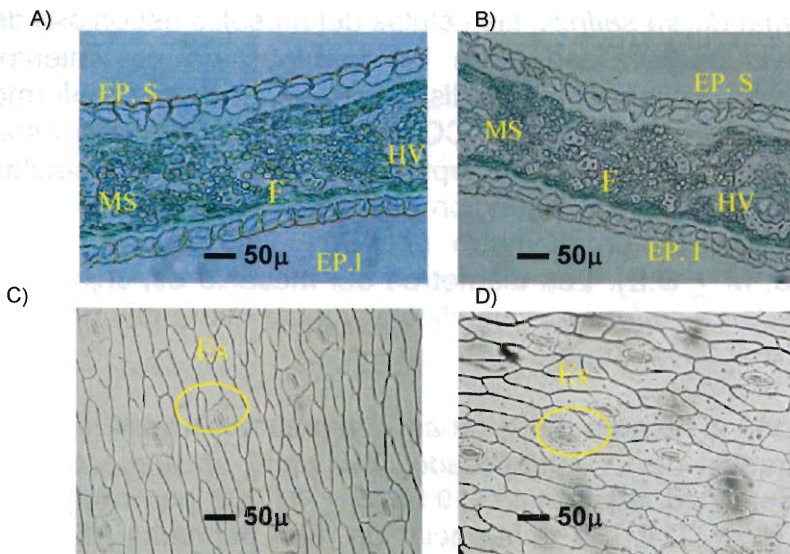
M, Media; D. E, Desviación estándar; n.s, No significativo; N, Número de muestra.



Las células del mesófilo esponjoso de *Chamaedorea oblongata* en las cámaras de crecimiento, presentaron la tendencia a disminuir de diámetro conforme se aumentó la concentración de CO<sub>2</sub>. Esto se puede observar en la Figura 2.3, donde otras estructuras como la epidermis y los haces vasculares muestran también cierta disminución en sus células. Las células de la cámara con concentración elevada (740 ppm) fueron las de menor tamaño ( $12.18 \pm 2.95$  micras,  $\mu$ , de diámetro;  $M \pm D.E.$ ). Los diámetros del mesófilo esponjoso de *Chamaedorea oblongata* en las diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub> son significativamente diferentes ( $F_{1,198} = 32.66$ ,  $p < 0.001$ ) (Cuadro 2.3).

En cuanto a los estomas, *Chamaedorea oblongata*, en la cámara con la concentración actual de CO<sub>2</sub> (370 ppm) presentó un mayor número de estomas ( $126.87 \pm 33.92$  por campo de 10X;  $M \pm D.E.$ ), a diferencia de las palmeras que se encontraron en concentraciones de CO<sub>2</sub> elevado (740 ppm), sin embargo no existen diferencias significativas en el número de estomas entre cada concentración de CO<sub>2</sub> ( $F_{1,14} = 1.18$ ,  $p = 0.3$ ) (Cuadro 2.3) y esto se puede observar en la Figura 2.3.

El área de los estomas de la superficie abaxial de *Chamaedorea oblongata*, tendió a disminuir ligeramente conforme se aumentó la concentración de CO<sub>2</sub>. Los estomas en las cámaras de CO<sub>2</sub> elevado (740 ppm) fueron los de menor tamaño ( $373.25 \pm 52.09 \mu^2$ ;  $M \pm D.E.$ ). Estadísticamente, los estomas encontrados en las diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub> no varían de manera significativa en área ( $F_{1,78} = 0.12$ ,  $p = 0.27$ ) (Cuadro 2.3), esto se puede corroborar mediante las imágenes de la Figura 2.3.



**Figura 2.3.** A) Sección transversal de la lámina de *Chamaedorea oblongata* en la concentración de 370 ppm de  $\text{CO}_2$ , al microscopio óptico (40X). B) Sección transversal de la lámina de *Chamaedorea oblongata* en la concentración de 740 ppm de  $\text{CO}_2$ , al microscopio óptico (40X). C) Superficie abaxial de *Chamaedorea oblongata* en la concentración normal de  $\text{CO}_2$  (370 ppm), al microscopio óptico (40X). D) Superficie abaxial de *Chamaedorea oblongata* en la concentración de 740 ppm de  $\text{CO}_2$ , al microscopio óptico (40X). Es, Estoma; EP. I, Epidermis inferior; EP. S, Epidermis superior; F, Fibras; HV, Haz vascular; MS, Mesófilo esponjoso.

**Cuadro 2.3.** Variables anatómicas de *Chamaedorea oblongata* en diferentes condiciones de crecimiento con  $\text{CO}_2$ . Medias ( $\pm$  DE).

Variables	Concentración de $\text{CO}_2$		ANOVA (1 vía)		
	370 ppm M $\pm$ D.E	740 ppm M $\pm$ D.E	F	p	n
<b>Díametros de las células de mesófilo esponjoso (<math>\mu</math>)</b>	14.62 $\pm$ 3.1	12.18 $\pm$ 2.95	F <sub>1,198</sub> = 32.66	p<0.001	50
<b>Densidad estomática por campo de 10X</b>	126.88 $\pm$ 33.92	111.5 $\pm$ 21.16	F <sub>1,14</sub> = 1.183	n.s p=0.3	8
<b>Área estomática (<math>\mu^2</math>)</b>	388.41 $\pm$ 69.31	373.25 $\pm$ 52.09	F <sub>1,78</sub> = 0.122	n.s p=0.27	40

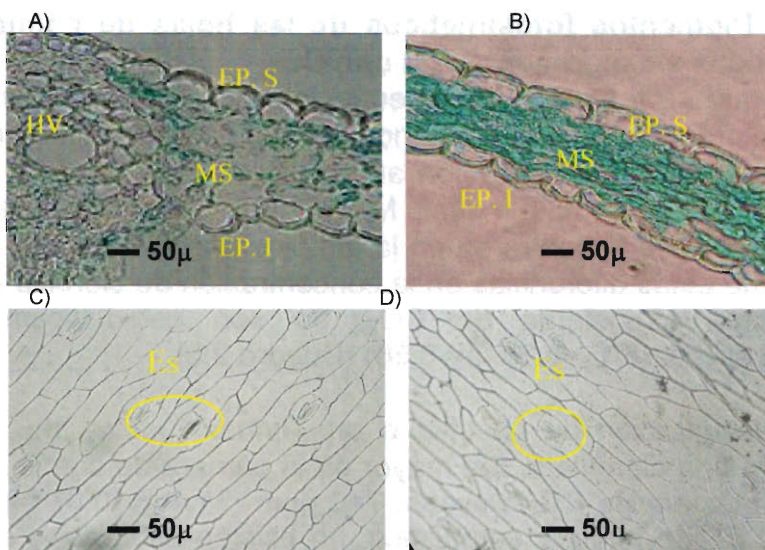
M, Media; D. E, Desviación estándar; n.s, No significativo; n, Número de muestra.

En *Chamaedorea seifrizii*, las células del mesófilo esponjoso de los individuos localizados en las cámaras de crecimiento, presentaron la tendencia a disminuir de diámetro conforme aumentó la concentración de CO<sub>2</sub>, sin embargo a simple vista, estas diferencias no son perceptibles (Figura 2.4). Las células de la cámara con concentración elevada (740 ppm) fueron las que presentaron un diámetro ( $11.78 \pm 2.53$  micras,  $\mu$ , de diámetro;  $M \pm D.E$ ). Los diámetros del mesófilo esponjoso de *Chamaedorea seifrizii* son significativamente diferentes ( $F_{1,198} = 229.08$ ,  $p < 0.001$ ) (Cuadro 2.4).

En relación al número de estomas, *Chamaedorea seifrizii*, en la concentración de CO<sub>2</sub> duplicado (740 ppm) se presentó una mayor densidad estomática ( $191.875 \pm 31.202$  por campo de 10 X;  $M \pm D.E$ ), a diferencia de las palmeras que se encontraron en la concentración más bajas (CO<sub>2</sub> actual, 370 ppm), estas diferencias también se pueden percibir en la Figura 2.4. Estadísticamente, también existen diferencias significativas en el número de estomas entre cada concentración de CO<sub>2</sub> ( $F_{1,14} = 4.72$ ,  $p = 0.048$ ) (Cuadro 2.4).

El área de los estomas presentó la tendencia a disminuir conforme se aumentó la concentración de CO<sub>2</sub>. Las plantas procedentes de la cámara de crecimiento con atmósfera de CO<sub>2</sub> actual (370 ppm) fueron las que presentaron un mayor tamaño en los estomas ( $430.27 \pm 72.31 \mu^2$ ;  $M \pm D.E$ ). Estadísticamente, los estomas encontrados en las diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub>, no varían de manera significativa en área ( $F_{1,78} = 2.44$ ,  $p = 0.12$ ) (Cuadro 2.4), esto también se puede observar en la Figura 2.4, donde los estomas presentan tamaños muy semejantes.





**Figura 2.4.** A) Sección transversal de la lámina de *Chamaedorea seifrizii* en la concentración de 370 ppm de CO<sub>2</sub>, al microscopio óptico (40X). B) Sección transversal de la lámina de *Chamaedorea seifrizii* en la concentración de 740 ppm de CO<sub>2</sub>, al microscopio óptico (40X). C) Superficie abaxial de *Chamaedorea seifrizii* en la concentración normal de CO<sub>2</sub> (370 ppm), al microscopio óptico (40X). D) Superficie abaxial de *Chamaedorea seifrizii* en la concentración de 740 ppm de CO<sub>2</sub>, al microscopio óptico (40X). Es, Estoma; EP. I, Epidermis inferior; EP. S, Epidermis superior; HV, Haz vascular; MS, Mesófilo esponjoso.

**Cuadro 2.4.** Variables anatómicas de *Chamaedorea seifrizii* en diferentes condiciones de crecimiento con CO<sub>2</sub>. Se presentan las medias (± DE).

Variables	Concentración de CO <sub>2</sub>		ANOVA (1 vía)		
	370 ppm M ± D.E	740 ppm M ± D.E	F	p	n
<b>Díámetros de las células de mesófilo esponjoso (μ)</b>	21.06 ± 5.58	11.78 ± 2.53	F <sub>1,198</sub> = 229.08	p<0.001	50
<b>Densidad estomática por campo de 10X</b>	161.75 ± 23.8	191.88 ± 31.2	F <sub>1,14</sub> = 4.72	p= 0.048	8
<b>Área estomática (μ<sup>2</sup>)</b>	430.27 ± 72.31	400.12 ± 98.41	F <sub>1,78</sub> = 2.44	n.s p=0.12	40

M, Media; D. E, Desviación estándar; n.s, No significativo; n, Número de muestra.

### 2.5.2. Pigmentos fotosintéticos de las hojas de palmeras sometidas a experimentación con CO<sub>2</sub>

En lo que se refiere a la concentración de clorofila a, *Thrinax radiata* presentó una mayor concentración de este pigmento en la cámara de crecimiento con atmósfera de CO<sub>2</sub> elevado, 740 ppm (75.32 ± 11.881 mg/ml; M ± D.E), a diferencia de las palmas que se encontraron en la atmósfera actual de CO<sub>2</sub>. Sin embargo estas diferencias en la concentración de clorofila a en diferentes atmósferas de CO<sub>2</sub>, no son estadísticamente significativas, (F<sub>1,6</sub>=0.38, p= 0.56) (Cuadro 2.5).

La concentración de clorofila b en *Thrinax radiata*, de igual manera a la clorofila a, fue mayor en la cámara de crecimiento con atmósfera de CO<sub>2</sub> elevado, 740 ppm (31.4 ± 10.07 mg/ml; M ± D.E), de manera estadística, no existen diferencias en la concentración de clorofila b en diferentes atmósferas de CO<sub>2</sub> (F<sub>1,6</sub>=0.21, p= 0.66) (Cuadro 2.5).

En *Thrinax radiata*, la concentración de carotenoides que se presentó en la cámara de crecimiento con la atmósfera de CO<sub>2</sub> elevada, 740 ppm, fue mayor (38 ± 29 mg/ml; M ± D.E) a la encontrada en la cámara con la atmósfera de 370 ppm de CO<sub>2</sub>; sin embargo, de manera estadística no existen diferencias en la cantidad de carotenoides a diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub> (F<sub>1,6</sub>=1.74, p=0.24) (Cuadro 2.5).

La proporción de clorofila a/b en *Thrinax radiata*, fue ligeramente mayor en la cámara de CO<sub>2</sub> con concentración elevada, 740 ppm, (2.73 ± 1.44; M ± D.E), a diferencia de la proporción encontrada en la atmósfera de CO<sub>2</sub> más baja. Esta proporción en la concentración de clorofilas presentó una tendencia a ir en aumento conforme se aumenta la concentración de CO<sub>2</sub>; sin embargo, no existen diferencias estadísticas entre la proporción de clorofila a/b a diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub> (F<sub>1,6</sub>=0.07, p=0.8) (Cuadro 2.5).



La proporción de clorofila/carotenoides en *Thrinax radiata* no presenta diferencias significativas entre las diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub> ( $F_{1,6}=2.16$ ,  $p=0.15$ ), sin embargo se siguió una tendencia hacia la disminución de esta proporción conforme se aumentó la concentración de CO<sub>2</sub>; siendo la concentración de CO<sub>2</sub> duplicado, 740 ppm, la que presentó una menor proporción de clorofilas/ carotenos ( $4.26 \pm 2.92$ ;  $M \pm D.E$ ) (Cuadro 2.5).

**Cuadro 2.5.** Concentración de los pigmentos fotosintéticos de *Thrinax radiata* en diferentes atmósferas de CO<sub>2</sub>. Se presentan las medias ( $\pm$  DE).

Variables	Concentración de CO <sub>2</sub>		ANOVA (1vía)	
	370 ppm M + D.E	740 ppm M + D.E	F	p
<b>Clorofila a (mg/ml)</b>	70.28 $\pm$ 11.32	75.32 $\pm$ 11.88	$F_{1,6}=0.38$	n.s p=0.56
<b>Clorofila b (mg/ml)</b>	28.49 $\pm$ 7.71	31.4 $\pm$ 10.07	$F_{1,6}=0.21$	n.s p=0.66
<b>Carotenoides (mg/ml)</b>	20.25 $\pm$ 8.51	39.3 $\pm$ 27.56	$F_{1,6}=1.74$	n.s p=0.24
<b>Proporción clorofila a/b</b>	2.53 $\pm$ 0.38	2.73 $\pm$ 1.44	$F_{1,6}=0.07$	n.s p=0.8
<b>Proporción clorofila/carotenos</b>	5.5 $\pm$ 2.13	4.26 $\pm$ 2.92	$F_{1,6}=2.16$	n.s p=0.15

M, Media; D. E, Desviación estándar; n.s, no significativo. n=4.

En *Coccothrinax readii*, la concentración de clorofila a fue mayor en la cámara de crecimiento con CO<sub>2</sub> actual, 370 ppm ( $75.32 \pm 11.88$  mg/ml;  $M \pm D.E$ ) que en la cámara con la atmósfera elevada de CO<sub>2</sub>. Estas diferencias en la concentración de clorofila a en diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub> no son estadísticamente significativas ( $F_{1,6}=1.77$ ,  $p=0.23$ ) (Cuadro 2.6).

La concentración de clorofila b en *Coccothrinax readii*, presentó una tendencia similar a la clorofila a, es mayor en la cámara de crecimiento con CO<sub>2</sub> actual. La concentración de clorofila b en la atmósfera con 370 ppm de CO<sub>2</sub> tuvo un rango de  $93 \pm 17$  mg/ml. Las diferencias en la concentración de clorofila b en las

diferentes atmósferas de crecimiento de las palmeras no son estadísticamente significativas ( $F_{1,6}=0.88$ ,  $p= 0.39$ ) (Cuadro 2.6).

La concentración de carotenoides que presentó la especie *Coccothrinax readii* fue mayor en la cámara de crecimiento con la atmósfera elevada de CO<sub>2</sub>, 740 ppm ( $23.63 \pm 20.29$  mg/ml;  $M \pm D.E$ ). Estadísticamente, no existen diferencias en la cantidad de carotenoides a diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub> ( $F_{1,6}=0.03$ ,  $p= 0.87$ ) (Cuadro 2.6).

La proporción de clorofila a/b presente en *Coccothrinax readii*, fue ligeramente mayor en la atmósfera actual de CO<sub>2</sub>, 370 ppm ( $2.4 \pm 0.43$ ;  $M \pm D.E$ ). Estadísticamente, no existen diferencias significativas entre la proporción de clorofila a/b y las diferentes cámaras con atmósferas diferentes de CO<sub>2</sub> ( $F_{1,6}=0.06$ ,  $p= 0.82$ ) (Cuadro 2.6).

Con respecto a la proporción de clorofila/carotenoides en *Coccothrinax readii*, hay una disminución en esta proporción al aumentar el CO<sub>2</sub>. La mayor proporción de clorofila/carotenoides se obtuvo en la cámara de crecimiento con la atmósfera de 370 ppm de CO<sub>2</sub> ( $10.698 \pm 7.018$ ,  $M \pm D.E$ ). Estadísticamente, no existen diferencias significativas en la proporción de clorofila/carotenoides entre las distintas atmósferas de CO<sub>2</sub> ( $F_{1,6}=1.49$ ,  $p=0.27$ ) (Cuadro 2.6).

**Cuadro 2.6.** Concentración de los pigmentos fotosintéticos de *Coccothrinax readii* en diferentes atmósferas de CO<sub>2</sub>. Se presentan las medias ( $\pm$  DE).

Variables	Concentración de CO <sub>2</sub>		ANOVA (1 vía)	
	370 ppm M $\pm$ D.E	740 ppm M $\pm$ D.E	F	p
<b>Clorofila a</b> (mg/ml)	92.23 $\pm$ 23.29	69.72 $\pm$ 24.61	F <sub>1,6</sub> = 1.77	n.s p=0.23
<b>Clorofila b</b> (mg/ml)	39.46 $\pm$ 11.7	31 $\pm$ 13.79	F <sub>1,6</sub> = 0.88	n.s p=.39
<b>Carotenoides</b> (mg/ml)	21 $\pm$ 22.05	23.63 $\pm$ 20.29	F <sub>1,6</sub> = 0.03	n.s p=0.87
<b>Proporción</b> <b>clorofila a/b</b>	2.4 $\pm$ 0.43	2.34 $\pm$ 0.3	F <sub>1,6</sub> = 0.06	n.s p=0.82
<b>Proporción</b> <b>clorofila/carotenos</b>	10.7 $\pm$ 7.02	5.86 $\pm$ 3.72	F <sub>1,6</sub> = 1.49	n.s p=0.27

M, Media; D. E, Desviación estándar; n.s, No significativo. n=4.

Con *Chamaedorea oblongata* se obtuvo la mayor concentración de clorofila a, en la cámara de crecimiento con atmósfera actual de CO<sub>2</sub> (154.07  $\pm$  33.33 mg/ml; M  $\pm$  D.E). De manera general, se presentó la tendencia hacia una disminución en la concentración de clorofila a al aumentar el CO<sub>2</sub>. Estas diferencias en la concentración de clorofila a en diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub> no son estadísticamente significativas, (F<sub>1,6</sub>=0.45, p= 0.53) (Cuadro 2.7).

La concentración de clorofila b, en *Chamaedorea oblongata* presentó una tendencia similar a la clorofila a, hacia una disminución en su concentración al aumentar el CO<sub>2</sub>. La concentración más elevada de clorofila b se obtuvo en la cámara de crecimiento con CO<sub>2</sub> actual, 370 ppm (77.8  $\pm$  13.34 mg/ml; M  $\pm$  D.E). Estadísticamente, no hay diferencias significativas en la concentración de clorofila b en las diferentes atmósferas de CO<sub>2</sub> (F<sub>1,6</sub>=1.64, p= 0.25) (Cuadro 2.7).

En lo que se refiere a la concentración de carotenoides, en *Chamaedorea oblongata* fue mayor en la cámara de crecimiento con CO<sub>2</sub> actual (27.02  $\pm$  16.61 mg/ml; M  $\pm$  D.E). Se observó una tendencia en la concentración de este pigmento

hacia la disminución a una concentración elevada de CO<sub>2</sub>. Estadísticamente, no existen diferencias en la concentración de carotenos entre las diferentes atmósferas de CO<sub>2</sub> ( $F_{1,6}=0.28$ ,  $p=0.62$ ) (Cuadro 2.7).

La proporción de clorofila a/b en *Chamaedorea oblongata* no presentó diferencias significativas entre las diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub> ( $F_{1,6} = 1.43$ ,  $p = 0.28$ ), sin embargo, se sigue una tendencia hacia el aumento en la proporción de clorofilas conforme se aumenta la concentración de CO<sub>2</sub>, siendo la concentración de CO<sub>2</sub> elevada, 740 ppm, la que presenta una mayor proporción de la relación clorofilas a/b ( $2.17 \pm 0.31$ ;  $M \pm D.E$ ) (Cuadro 2.7).

La proporción clorofilas/carotenoides en *Chamaedorea oblongata*, tuvo la tendencia hacia una disminución en esta proporción al aumentar la concentración de CO<sub>2</sub>. Las diferencias en la proporción clorofilas/carotenoides a diferentes atmósferas de CO<sub>2</sub> no son estadísticamente significativas ( $F_{1,6} = 0.001$ ,  $p = 0.97$ ) (Cuadro 2.7).

**Cuadro 2.7.** Concentración de los pigmentos fotosintéticos de *Chamaedorea oblongata* en diferentes atmósferas de CO<sub>2</sub>. Se presentan las medias ( $\pm$  DE).

Variables	Concentración de CO <sub>2</sub>		ANOVA (1 vía)	
	370 ppm M $\pm$ D.E	740 ppm M $\pm$ D.E	F	p
Clorofila a (mg/ml)	154.07 $\pm$ 33.33	133.77 $\pm$ 50.9	$F_{1,6}=0.45$	n.s p=0.53
Clorofila b (mg/ml)	77.8 $\pm$ 13.34	61.29 $\pm$ 22.06	$F_{1,6}=1.64$	n.s p=0.25
Carotenoides (mg/ml)	27.02 $\pm$ 16.61	22.04 $\pm$ 9.17	$F_{1,6}=0.28$	n.s p=0.62
Proporción clorofila a/b	1.97 $\pm$ 0.12	2.17 $\pm$ 0.31	$F_{1,6}=1.43$	n.s p=0.28
Proporción clorofila/carotenos	11 $\pm$ 5.43	10.85 $\pm$ 6.14	$F_{1,6}=0.001$	n.s p=0.97

M, Media; D. E, Desviación estándar; n.s, No significativo. n=4.

En *Chamaedorea seifrizii*, la concentración de clorofila a fue mayor en la cámara de crecimiento con la atmósfera de CO<sub>2</sub> actual (55.52 ± 60.99 mg/ml; M ± D.E) que en la cámara con la atmósfera elevada de CO<sub>2</sub>. Estas diferencias en la concentración de clorofila a en las distintas atmósferas de CO<sub>2</sub> no son estadísticamente significativas, (F<sub>1,6</sub> = 0.73, p = 0.43) (Cuadro 2.8).

En lo que respecta a la clorofila b, en *Chamaedorea seifrizii* esta siguió un patrón semejante al de la clorofila a; presentó una mayor concentración de este pigmento en la cámara de crecimiento con la atmósfera actual de CO<sub>2</sub> (23.09 ± 25.6 mg/ml; M ± D.E). Estas diferencias en la concentración de clorofila b en las diferentes atmósferas de CO<sub>2</sub>, no son estadísticamente significativas (F<sub>1,6</sub> = 0.52, p = 0.5) (Cuadro 2.8).

Los carotenoides en *Chamaedorea seifrizii* no presentan diferencias significativas entre las diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub> (F<sub>1,6</sub> = 0.95, p = 0.37), sin embargo, siguen la tendencia hacia una disminución en la concentración de carotenos al aumentar el CO<sub>2</sub>, siendo la cámara de crecimiento con la atmósfera actual de CO<sub>2</sub>, 370 ppm, la que presenta una mayor cantidad de carotenos (23.06 ± 16.75 mg/ml; M ± D.E) (Cuadro 2.8).

La proporción de clorofila a/b, en *Chamaedorea seifrizii*, presentó la tendencia hacia una disminución en la concentración de clorofila a al aumentar el CO<sub>2</sub>. De manera global, la proporción de clorofila a/b en la cámara de crecimiento con la atmósfera actual es mucho mayor (2.38 ± 0.27; M ± D.E) a la obtenida en las cámaras de crecimiento con atmósferas de CO<sub>2</sub> elevado. Las diferencias en la proporción de clorofila a/b en las diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub> no son estadísticamente significativas, (F<sub>1,6</sub>=1.23, p= 0.31) (Cuadro 2.8).

En *Chamaedorea seifrizii*, la proporción de clorofila/carotenoides es mayor en la cámara de crecimiento con atmósfera actual de CO<sub>2</sub>, 370 ppm, (4.64 ± 5.59; M ± D.E) a diferencia de las palmeras que se encontraron la atmósfera elevada de CO<sub>2</sub>. Estas diferencias en la proporción de clorofila/carotenoides en las distintas atmósferas de CO<sub>2</sub> no son estadísticamente significativas, (F<sub>1,6</sub>=0.48, p= 0.52) (Cuadro 2.8).

**Cuadro 2.8.** Concentración de los pigmentos fotosintéticos de *Chamaedorea seifrizii* en diferentes atmósferas de CO<sub>2</sub>. Se presentan las medias (± DE).

Variables	Concentración de CO <sub>2</sub>		ANOVA (1 vía)	
	370 ppm M ± D.E	740 ppm M ± D.E	F	p
Clorofila a (mg/ml)	55.52 ± 60.99	27.37 ± 24.75	F <sub>1,6</sub> = 0.73	n.s p=0.43
Clorofila b (mg/ml)	23.09 ± 25.6	12.92 ± 11.87	F <sub>1,6</sub> = 0.52	n.s p=0.5
Carotenoides (mg/ml)	23.06 ± 16.75	14.81 ± 2.27	F <sub>1,6</sub> = 0.95	n.s p=0.37
Proporción clorofila a/b	2.38 ± 0.21	2.18 ± 0.29	F <sub>1,6</sub> = 1.23	n.s p=0.31
Proporción clorofila/carotenos	4.64 ± 5.59	2.58 ± 2.08	F <sub>1,6</sub> = 0.48	n.s p=0.52

M, Media; D. E, Desviación estándar; n.s, No significativo. n=4.

### 2.5.3. Actividad fotosintética de las palmeras sometidas a diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub>

De manera general, las especies *Chamaedorea oblongata* y *Coccothrinax readii* presentan una mayor actividad fotosintética (ganancia de carbono) en ambas cámaras de crecimiento (370 y 740 ppm de CO<sub>2</sub>) (Cuadro 2.9).

En *Thrinax radiata*, la ganancia de carbono durante todo el año fue mayor en la cámara de crecimiento con CO<sub>2</sub> elevado (5.6 ± 6.82 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> de CO<sub>2</sub>; M ± D.E). Estadísticamente, existen diferencias significativas en la ganancia de carbono de ambas

cámaras de crecimiento con CO<sub>2</sub> (F<sub>1,198</sub>=8.35, p= 0.003) (Cuadro 2.9).

Los ejemplares de *Coccothrinax readii* presentaron una mayor ganancia de carbono durante todo el año, en la cámara de crecimiento con atmósfera elevada ( $11.69 \pm 7.86 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de CO<sub>2</sub>; M  $\pm$  D.E), sin embargo, no existen diferencias estadísticas significativas entre la ganancia de carbono de ambas cámaras de crecimiento (F<sub>1,198</sub>=1.38, p= 0.24) (Cuadro 2.9).

La ganancia de carbono de *Chamaedorea oblongata* durante todo el año fue mayor en la cámara de crecimiento con CO<sub>2</sub> elevado ( $9.93 \pm 7.83 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de CO<sub>2</sub>; M  $\pm$  D.E). Estadísticamente, hay diferencias significativas en la ganancia de carbono de ambas cámaras de crecimiento (F<sub>(1,198)</sub>=6.71, p= 0.01) (Cuadro 2.9).

Las plantas de *Chamaedorea seifrizii* sometidas a experimentación con CO<sub>2</sub> elevado durante todo el año, presentaron una mayor ganancia de carbono ( $2.92 \pm 1.76 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de CO<sub>2</sub>; M  $\pm$  D.E). Sin embargo, no se presentaron diferencias significativas en la ganancia de carbono de ambas cámaras de crecimiento (F<sub>1,198</sub>=0.46, p= 0.5) (Cuadro 2.9).

**Cuadro 2.9.** Ganancia de carbono de cuatro especies de palmeras durante nueve meses en diferentes atmósferas de CO<sub>2</sub>. Se presentan las medias (± DE).

Especie	Fotosíntesis ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de CO <sub>2</sub> )		
	370 ppm	740 ppm	ANOVA (1 vía)
	M ± D.E	M ± D.E	F p
<i>Thrinax radiata</i>	4.46 ± 5.57	5.6 ± 6.82	F <sub>1,198</sub> = 8.35 p= 0.003
<i>Coccothrinax readii</i>	11.69 ± 7.86	12.42 ± 11.67	F <sub>1,198</sub> = 1.38 p= 0.24
<i>Chamaedorea oblongata</i>	9.93 ± 7.83	11.43 ± 10.31	F <sub>1,198</sub> = 6.71 p= 0.01
<i>Chamaedorea seifrizii</i>	2.92 ± 1.76	3 ± 2.25	F <sub>1,198</sub> = 0.46 p= 0.5

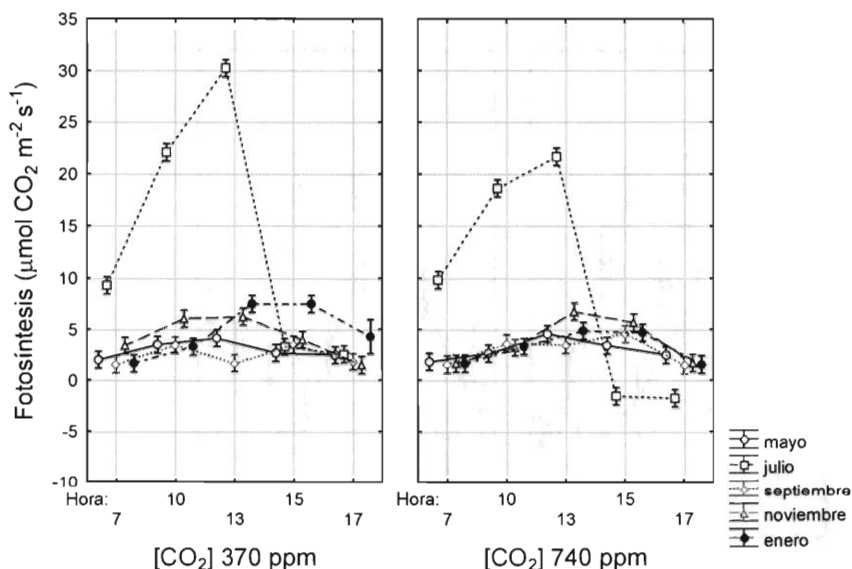
M, Media; D. E, Desviación estándar; n.s, no significativo. N=100.

Haciendo una comparación de las mediciones de las cámaras de crecimiento tomadas cada dos meses, se observó de manera general que *Thrinax radiata*, presentó una actividad fotosintética más elevada en las palmeras de la cámara de crecimiento con CO<sub>2</sub> elevado, excepto en los meses de julio y enero donde la fotosíntesis es mayor en la cámara de crecimiento con atmósfera actual, 370 ppm de CO<sub>2</sub> (Figura 2.5).

De manera global, el mes de enero, en ambas cámaras de crecimiento, es cuando se presentó la ganancia de carbono más baja y el mes de julio presentó la mayor ganancia de carbono durante el día (Figura 2.5).

La actividad fotosintética de *Thrinax radiata*, fue muy baja durante las primeras horas del día y alcanzó su máximo aumento a la 1 P.M, después de esta hora, comenzó a descender lentamente en los especímenes de ambas cámaras de crecimiento con atmósferas de CO<sub>2</sub> (Figura 2.5).



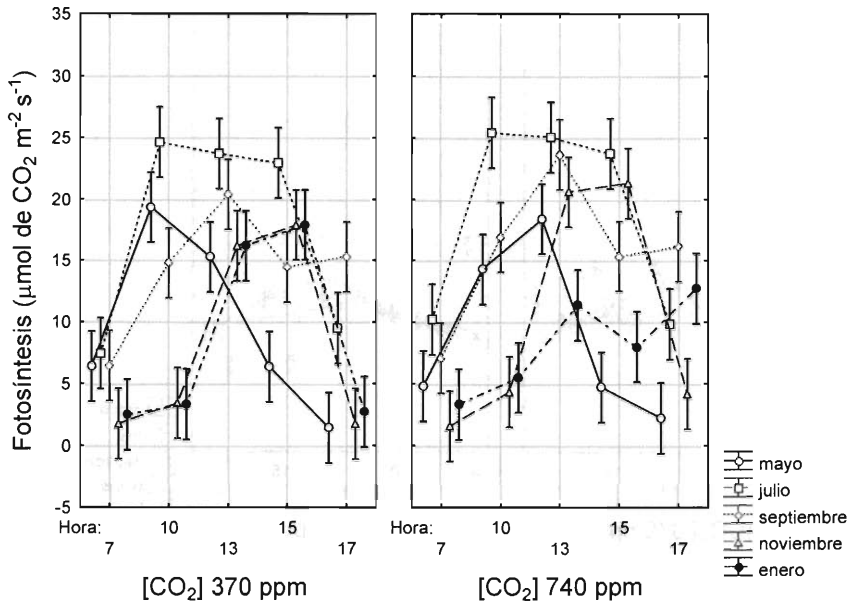


**Figura 2.5.** Ganancia de carbono de *Thrinax radiata* en el transcurso del día, cada dos meses, durante nueve meses, en las diferentes atmósferas de CO<sub>2</sub>.

El patrón de la fotosíntesis en *Coccothrinax readii*, entre meses tomada en el invernadero fue muy semejante, siendo el mes de julio cuando la fotosíntesis es mas elevada y el mes de enero, cuando la fotosíntesis es menor, esto en ambas cámaras de CO<sub>2</sub> (Figura 2.6).

En las plantas procedentes de la cámara con CO<sub>2</sub> elevado la ganancia de carbono fue mayor, excepto en los meses de julio y enero, cuando la ganancia de carbono fue más elevada en la cámara de crecimiento con CO<sub>2</sub> actual, 370 ppm (Figura 2.6).

La fotosíntesis de los ejemplares de *Coccothrinax readii*, fue muy baja durante las primeras horas del día y alcanzó su máximo aumento entre las 10 A.M. y la 1 P.M. y comenzó a descender lentamente, esto durante la mayoría de los meses, excepto en noviembre donde la máxima actividad fotosintética la tuvo a las 3 P.M y luego comenzó a descender, este patrón ocurrió en ambas cámaras de CO<sub>2</sub> (Figura 2.6).

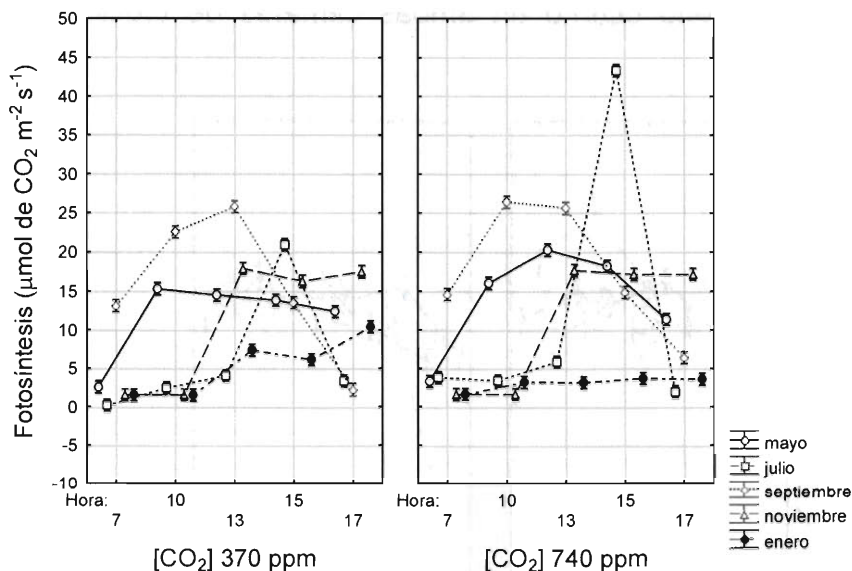


**Figura 2.6.** Ganancia de carbono de *Coccothrinax readii* en el transcurso del día, cada dos meses, durante nueve meses, en diferentes atmósferas de CO<sub>2</sub>.

De manera general, la actividad fotosintética entre meses tomada en el invernadero, fue más elevada en julio y septiembre. El mes de enero, tuvo la actividad fotosintética menor, esto en ambas cámaras del invernadero (Figura 2.7).

La ganancia de carbono fue mayor en la cámara de crecimiento con CO<sub>2</sub> elevado durante casi todos los meses, excepto en enero cuando la ganancia de carbono fue más elevada en la cámara de crecimiento con atmósfera actual, 370 ppm de CO<sub>2</sub> (Figura 2.7).

La fotosíntesis de los ejemplares *Chamaedorea oblongata*, fue muy baja durante las primeras horas del día y dependiendo de los meses y de la concentración de CO<sub>2</sub> de las cámaras, el máximo en la actividad fotosintética se alcanzó a diferentes horas, no hubo un patrón definido (Figura 2.7).



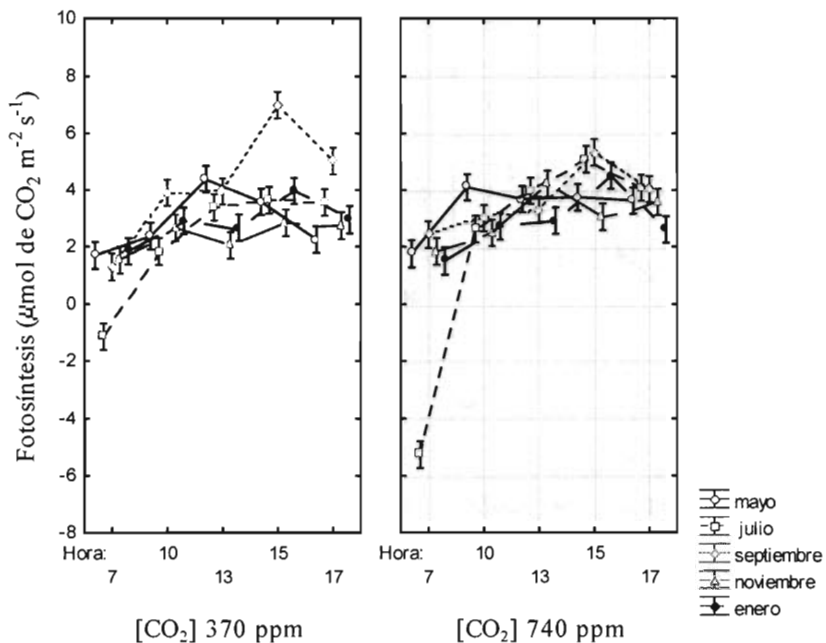
**Figura 2.7.** Ganancia de carbono de *Chamaedorea oblongata* en el transcurso del día, cada dos meses, durante nueve meses, en diferentes atmósferas de CO<sub>2</sub>.

De manera general, la actividad fotosintética entre meses tomada en el invernadero, fue más elevada en el mes de septiembre en ambas cámaras. El mes de noviembre, tuvo la actividad fotosintética más baja durante todo el transcurso del día, esto en ambas cámaras del invernadero (Figura 2.8).

La ganancia de carbono medida cada dos meses se presentó mayor en las plantas procedentes de la cámara de crecimiento con CO<sub>2</sub> elevado, excepto durante el mes de septiembre, cuando la ganancia de carbono fue mayor en la cámara de crecimiento con CO<sub>2</sub> actual (Figura 2.8).

La fotosíntesis de los individuos seleccionados de *Chamaedorea seifrizii*, fue muy baja durante las primeras horas del día y el máximo en la actividad fotosintética se alcanzó a horas más avanzadas del día (1-3 P.M) y posteriormente a las 5 P.M comenzó a descender la ganancia

de carbono, esto ocurrió en ambas cámaras de crecimiento (Figura 2.8).



**Figura 2.8.** Ganancia de carbono de *Chamaedorea seifrizii* en el transcurso del día, cada dos meses, durante nueve meses, en diferentes atmósferas de  $\text{CO}_2$ .

## 2.6. DISCUSION

### 2.6.1. Anatomía foliar de las palmeras sometidas a diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub>

Existen muy pocas especies de arecáceas a las que se les haya estudiado su anatomía foliar; tampoco se ha comparado la anatomía de los diferentes tejidos por ejemplo de hojas y tallos a lo largo de las diferentes fenofases por las que atraviesan las plantas. En los géneros *Thrinax* y *Chamaedorea* la forma de las células que conforman el mesófilo en empalizada son irregulares y dispuestas en distintas capas. Las células del mesófilo esponjoso son más grandes e isodiamétricas, según lo describe Tomlinson (1990). La forma de las células del mesófilo esponjoso en todas las especies, no se ve alterada al crecer a una concentración de CO<sub>2</sub> elevada.

En las cámaras de crecimiento, en todas las especies de palmeras estudiadas, el diámetro de las células del mesófilo esponjoso tienden a disminuir, a medida que la concentración de CO<sub>2</sub> aumenta; disminuye el tamaño de las células del mesófilo esponjoso pero aumenta el número de capas de este, debido a que estas células están muy relacionadas con la fotosíntesis. Como se observó anteriormente en los cuadros, la densidad estomática y la fotosíntesis aumentan como resultado de la duplicación de CO<sub>2</sub>. En estudios posteriores, el aumento en las capas de mesófilo esponjoso sería una muy buena variable a estudiar para complementar este trabajo.

En lo que respecta a la variación en la densidad estomática, esta no mostró el mismo patrón en todas las especies de palmeras al encontrarse sometidas a un aumento en la concentración atmosférica de CO<sub>2</sub>. Algunos autores como Woodward (1987), Woodward y Kelly (1995), Berryman *et al.* (1994), Goodfellow (1997), Ceulemans *et al.* (1997) pudieron observar de manera muy clara cómo la densidad estomática disminuye con el aumento en las concentraciones de CO<sub>2</sub>.

Comparando las cámaras de invernadero, se observa como solo *Coccothrinax readii*, y *Chamaedorea oblongata* presentaron una reducción en la densidad estomática de acuerdo al aumento de CO<sub>2</sub>. *Thrinax radiata*, y *Chamaedorea seifrizii*, presentan un patrón inverso en las cámaras de CO<sub>2</sub>, en donde la densidad estomática es mayor en la concentración de CO<sub>2</sub> duplicado (740 ppm) que en concentraciones de CO<sub>2</sub> actual (370 ppm). Estos resultados concuerdan, con los de Ramonell *et al.* (1997), en donde, el enriquecimiento con CO<sub>2</sub> tiene un efecto positivo sobre la densidad estomática.

*Chamaedorea seifrizii* y *Chamaedorea oblongata* presentan una menor densidad estomática y sus estomas son grandes, casi del mismo tamaño que los encontrados en *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*, los cuales, presentan los estomas con mayor área (Cuadro 14, 15, 16 y 17). De manera general, la mayoría de los datos obtenidos entre las concentraciones de CO<sub>2</sub>, hay una relación estrecha e inversa entre la densidad estomática y el área de estos, es decir, al aumentar la densidad estomática el área de estos disminuye.

### **2.6.2. Pigmentos fotosintéticos de las hojas sometidas a experimentación con CO<sub>2</sub>**

Como se mencionó con anterioridad en el capítulo I, las plantas que se desarrollan bajo el dosel maduro tienen una alta concentración del contenido de clorofila, que son características asociadas con hojas tolerantes a la sombra (Jensen & Salisbury, 1988; Albrigo & Devices, 1999). *Chamaedorea oblongata* es una especie umbrófila, sus individuos son los que presentan una mayor concentración de clorofilas (a y b) a diferencia de las especies heliófilas, *Coccothrinax readii* y *Thrinax radiata* (Cuadro 18, 19, 20 y 21). Según Kramer y Kozlowski (1979), estas diferencias entre las concentraciones de clorofilas en las especies de diferentes hábitos de crecimiento, ocurre porque la clorofila es constantemente sintetizada y destruida (foto-oxidación) en presencia de luz. Bajo intensidades luminosas muy altas, la



velocidad de descomposición es mayor, alcanzando un equilibrio a una concentración mas baja. En *Chamaedorea seifrizii* y *Coccothrinax readii*, se observa una menor concentración de clorofilas a y b, esto debido a que en los ecosistemas donde se distribuyen, ocupan los sitios más expuestos a la radiación solar.

La concentración de clorofilas a se ve afectada por el aumento de CO<sub>2</sub> en todas las especies, sin embargo estadísticamente no son significativas las diferencias encontradas entre los tratamientos con distintas concentraciones de CO<sub>2</sub>. Se observó que en las palmas de *Chamaedorea oblongata*, *Coccothrinax readii* y *Chamaedorea seifrizii* hay un descenso de las clorofilas (a y b) a una concentración de 740ppm. Este patrón de descenso de clorofilas fue semejante al observado en un trabajo realizado con el castaño dulce (*Castanea sativa* Mill.) por Mousseau y Enoch (1989) y con la Haya (*Fagus sylvatica* L.) por Hogan *et al.* (1996), en el que los individuos que crecen en concentraciones de CO<sub>2</sub> elevadas muestran baja concentración de pigmentos a diferencia de los individuos que crecen bajo condiciones ambientales. *Thrinax radiata*, es la única especie que no sigue con este patrón mencionado, los individuos muestreados de esta especie al aumentar el CO<sub>2</sub> aumenta la concentración de los pigmentos fotosintéticos.

Otros estudios realizados con clorofilas y fotosíntesis de *Citrus* a altas concentraciones de CO<sub>2</sub> por Keutgen y Chen (2001), muestran que al medir el parámetro de la fluorescencia de la clorofila esta decreció, lo cual fue interpretado como indicador de foto inhibición a altas concentraciones de CO<sub>2</sub>. En este trabajo, las especies *Chamaedorea oblongata*, *Coccothrinax readii* y *Chamaedorea seifrizii*, como ya mencionamos anteriormente, mostraron un descenso de la concentración de clorofilas (Cuadro 19, 20 y 21), sin embargo no hubo una disminución de la actividad fotosintética (ganancia de carbono) a concentraciones elevadas de CO<sub>2</sub>, al contrario hay un aumento en la fotosíntesis (Cuadro22), lo que sugiere que los

pigmentos encontrados a altas concentraciones de CO<sub>2</sub>, funcionan de manera más eficiente.

En el análisis de los carotenoides, los individuos de *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii* que se sometieron a una atmósfera elevada de CO<sub>2</sub>, presentaron un aumento de las concentraciones de este pigmento, lo que podría sugerir un aumento de la senescencia prematura de las hojas de esta especie, como plantea Mousseau y Enoch, (1989) para la *Castanea sativa* Mill. cuyas hojas que crecen en lugares con enriquecimiento con CO<sub>2</sub>, muestran una senescencia temprana y como consecuencia un amarillamiento prematuro y por consiguiente un aumento de carotenos. En *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*, el aumento de carotenoides, también puede estar relacionado tanto con el aumento de CO<sub>2</sub>, como con la deficiencia de radiación solar, ya que estas son especies que crecen en sitios con radiación solar directa y las cámaras de CO<sub>2</sub> al encontrarse construidas dentro de un invernadero, la radiación solar que incide sobre las palmas es difusa y como menciona Broschat (1984), tanto la deficiencia de nutrimentos como la incidencia solar y el estrés hídrico, pueden causar un amarillamiento en las palmas.

En términos generales la concentración de clorofila a en las plantas es mucho mayor a la concentración de clorofila b, aproximadamente tres cuartas partes de la clorofila es a (Whatley & Whatley, 1982). En las plantas tolerantes a la sombra hay una mayor proporción relativa de clorofila b, debido a que contribuye a la captación de energía de longitudes de onda más baja (Whatley & Whatley, 1982). Comparando entre las cámaras de crecimiento, podemos observar como en dos de las tres especies que disminuyen la concentración de clorofila a y b, presentan una mayor concentración de clorofila b con respecto a la clorofila a, estas especies son *Coccothrinax readii* y *Chamaedorea seifrizii*, lo que nos indicaría que están captando más la luz difusa para mejorar la ganancia de carbono.



Los carotenos, son pigmentos accesorios que ayudan a las clorofilas cuando estas se dañan, por el aumento de la actividad fotosintética (Whatley & Whatley, 1982). En las cámaras con atmósfera de CO<sub>2</sub>, la proporción clorofilas/carotenos disminuye conforme aumenta la concentración de CO<sub>2</sub>, es decir, la cantidad de carotenos con respecto a la clorofila aumenta cuando la concentración de este gas aumenta, sugiriéndonos que este pigmento accesorio tiende a aumentar para ayudar a la maquinaria fotosintética en la realización de la fotosíntesis.

### **2.6.3. Actividad fotosintética de las palmeras sometidas a diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub>**

En algunos estudios realizados a 600 ppm, como el de Keutgen y Chen (2001) han observado, que a esta concentración tan elevada de CO<sub>2</sub>, la tasa fotosintética neta disminuye considerablemente. En este estudio se trabajó con una concentración más elevada de CO<sub>2</sub>, 740 ppm, y esta concentración, no es tan alta como para saturar los respectivos aparatos fotosintéticos de las especies estudiadas y disminuir la fotosíntesis.

La actividad fotosintética de las especies con las que se trabajó en este estudio, *Chamaedorea oblongata*, *Coccothrinax readii*, *Thrinax radiata* y *Chamaedorea seifrizii* aumentó a elevadas concentraciones de CO<sub>2</sub> (Cuadro 22), esta respuesta fue semejante a la observada en otros estudios con altas concentraciones de CO<sub>2</sub>, como los de Griffin *et al.* (2001) y el de Herrera, *et al.* (2001), que comprobaron cómo el CO<sub>2</sub> tiene un efecto fertilizante en las plantas.

En *Coccothrinax readii*, hay una mayor fluctuación de la actividad fotosintética entre los diferentes meses de las mediciones. En los meses de mayo y enero, la actividad fotosintética de la cámara normal es mucho más alta que la de la cámara duplicada. En los demás meses la actividad fotosintética es mayor en la cámara elevada, esto quizás se

deba a que respecto al primer mes a la aclimatación a la cámara de CO<sub>2</sub>, y en el se me enero tal vez sea por el descenso en la radiación solar y las temperaturas.

En *Chamaedorea oblongata*, durante la mayoría de los meses la actividad fotosintética es mayor en la cámara de CO<sub>2</sub> elevado. Solamente en enero la actividad fotosintética presenta una disminución en la cámara de CO<sub>2</sub> duplicado.

De acuerdo con la ley de Charles, de la expansión del los gases, un gas tiende a contraerse a medida que la temperatura disminuye y como en CO<sub>2</sub> es menos denso que el aire, se localiza arriba dentro de las cámaras de crecimiento (Tippens, 2001). Esto hace al CO<sub>2</sub> menos disponible para las palmas, en el caso de las cámaras con CO<sub>2</sub> elevado, la baja disponibilidad de este gas conllevan a una baja actividad fotosintética, más baja que la de las cámaras de CO<sub>2</sub> actual, debido a que las palmas de esta cámara (CO<sub>2</sub> elevado) han sufrido modificaciones para trabajar en altas concentraciones de este gas.

*Chamaedorea seifrizii* es la especie que presentó una menor fluctuación de la actividad fotosintética entre todos los meses tanto de la cámara de CO<sub>2</sub> elevado como la de CO<sub>2</sub> actual. En el mes de enero, *Chamaedorea seifrizii*, presentó una menor actividad fotosintética, esto debido a la disminución en la temperatura y a la contracción de los gases (Tippens, 2001). El mes de septiembre fue el más elevado tanto para la cámara de CO<sub>2</sub>, como para la cámara de CO<sub>2</sub> duplicado, debido a que en estos meses las condiciones son las más adecuadas para que las palmeras presenten una mayor actividad fotosintética.

En lo que se refiere a *Thrinax radiata*, *Coccothrinax readii* y *Chamaedorea oblongata* en el mes de julio hay un aumento muy drástico de la actividad fotosintética en ambas cámaras de CO<sub>2</sub>. Esto se debe a que las condiciones ambientales son más favorables para las palmeras y además a que en el período de

julio a septiembre, las especies seleccionadas para este estudio, tienen su período de floración (Quero, 1992).

## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Albrigo, L. y F. Devices. 1999. *Cítricos*. Editorial ACRIBIA. Zaragoza, España.
- Ayora, N. N. y R. Orellana. 1993. *Physicochemical soil factors influencing the distribution of two coastal palms in Yucatán, México*. Principes, 37 (2), 82-91.
- Berryman, C. A., Eamus, D. and G. A. Duff . 1994. *Stomatal responses to a range of variables in two tropical tree species grown with CO<sub>2</sub> enrichment*. Journal of experimental Botany, 45 (5), 539-546.
- Broschat, T. K. 1984. *Nutrient deficiency symptoms in five species of palms grown as foliage plants*. Principes, 28, 6-14.
- Ceulemans, R., Taylor, G., Bosac, C., Wilkins, D. and R. T. Besford. 1997. *Photosynthetic acclimation to elevated CO<sub>2</sub> in poplar grown in glasshouse cabinets or in open top chambers depends on duration of exposure*. Journal of Experimental Botany, 48, 1681-1689.
- Chase, A. R. y T. K. Broschat. 1991. *Diseases and disorders of ornamental palms*. American Phytophological Press. St. Paul. 56p
- Chi-Manzanero, B. H. 1999. *Aislamiento y caracterización del ADNc correspondiente a la enzima fitoeno-sintasa y su relación en la síntesis de pigmentos*. Maestría en Ciencias y Biotecnología de Plantas, CICY, Mérida, Yucatán.
- Evans L. and H. J. S. Lee. 1993. *The effect of elevated CO<sub>2</sub> on the longterm growth of birch*. Journal of Experimental Botany, 44 ( S u p p l e m e n t ), 12.
- Flexas, J., Bota, J., Cifre, J., Galmés J., Gulías, J., Ribas-Carbó, M. y H. Medrano. 2006. *Ecofisiología de la Fotosíntesis en el Nuevo Siglo: Relacionando Genes y Moléculas con Procesos a Escala de Planta, Comunidad y Ecosistema*. Boletín de la Sociedad Española de Fisiología Vegetal, 45, 4-8.

- Gaviño, G., Juárez, J. C. y H. H. Figueroa. 1979. *Técnicas biológicas selectas de laboratorio y de campo*. Editorial LIMUSA. México, D.F. 251p.
- Goodfellow, J., Eamus, D. And G. Duff. 1997. *Diurnal and seasonal changes in the impact of CO<sub>2</sub> enrichment on assimilation, stomatal conductance and growth in a long-term study of Mangifera indica in the wet-dry tropics of Australia*. *Tree Physiology*, 17, 291-299.
- Griffin, K. L., Anderson, O. R., Gastrich, M. D., Lewis, J. D., Lin, G., Schuster, W., Seemann, J. R., Tissue, D. T., Turnbull, M. H., and D. Whitehead. 2001. *Plant growth in elevated CO<sub>2</sub> alters mitochondrial number and chloroplast fine structure*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98, 2473-2478.
- Gunderson, C. A., Norby, R. J. y S. D. Wullschleger. 1993. *Foliar gas exchange responses of two deciduous hardwoods during 3 years of growth in elevated CO<sub>2</sub>: no loss of photosynthetic enhancement*. *Plant, Cell and Environment*, 16, 797-807.
- Herrera, A., Dolores-Fernández, F., Rengifo, E. y W. Tezara. 2001. *Efecto de la concentración elevada de CO<sub>2</sub> sobre la fotosíntesis en especies tropicales*. *Interciencia*, 26(10), 469-471.
- Hogan, K. P., Whitehead, D., Kallarackal, J., Buwalda J. G., Meekings, J. And G. N. D. Rogers. 1996. *Photosynthetic activity of leaves of Pinus radiata and Nothofagus fusca after 1 year of growth at elevated CO<sub>2</sub>*. *Australian Journal of Plant Physiology*, 23, 623-630.
- Jach, M. E. and R. Ceulemans. 1999. *Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on phenology, growth and crown structure of Scots pine (Pinus sylvestris) seedlings after two years of exposure in the field*. *Tree Physiology*, 19, 289-300
- Jensen, W. A. y F. B. Salisbury. 1988. *Botánica*. McGraw-Hill. México, D.F. 762p.

- Keutgen, N. and K. Chen. 2001. *Responses of citrus leaf photosynthesis, chlorophyll fluorescence, macronutrient and carbohydrate contents to elevated CO<sub>2</sub>*. Journal of Plant Physiology 158, 1307-1316.
- Kramer P.J. and T. Kozlowski. 1979. *Fisiología de los árboles*. Fundación Calouste Gulbenkian. Lisboa, Portugal. 745p.
- McConnaughay, K. D. M., Nicotra A. B. and F. A. Bazzaz. 1996. *Rooting Volume, Nutrient Availability, and CO<sub>2</sub> -Induced Growth Enhancements in Temperate Forest Tree Seedlings*. Ecological Applications, 6(2), 619-627.
- Mosseau, M. and H. Z. Enoch. 1989. Carbon dioxide enrichment reduces shoot growth in sweet chestnut seedlings (*Castanea sativa* Mill.). Plant, cell and environment, 12(9), 927-933.
- Parkhurst, D. F. y K. A. Mott. 1990. Intercellular diffusion limits to CO<sub>2</sub> uptake in leaves: studies in air and helox. Plant Physiology, 94, 1024-1032.
- Piña, J. M. 1994. *El cultivo del chícharo (Pisum sativum L.): Su respuesta bajo condiciones de acolchado de suelos y azufre elemental*. Tesis de Licenciatura en Biología. División de Ciencias Biológicas, ICCAC. Saltillo, Coahuila.
- Ragonese, A. 1990. *Caracteres xeromorfos foliares de Nassauvia lagascae (Compositae)*. Darwiniana, 30, 1-10.
- Ramonell, K. M., Crispi, M. L. and M. E. Musgrave. 1997. *Changes in stomatal density in Arabidopsis thaliana (L.) Heynh. grown under low oxygen atmospheres*. Eighth International Conference on Arabidopsis Research Meeting Schedule and Abstracts, 6-22.
- Ruzin, S. E. 1999. *Plant microtechnique and microscopy*. Oxford University Press. New York. 322 p.
- Sosa, I. F. 2002. *Concentración temporal de nutrimentos en dos tipos de palmas nativas de la península de Yucatán Thrinax radiata y Coccothrinax readii*. Universidad Autónoma de Yucatán. Facultad de química. Tesis de Licenciatura. Mérida, Yucatán, México.

- Surano, K. A., Daley, P. F., Houppis, J.L.J., Shinn, J. H., Helms, J.A., Palassou, R. J. and M. P. Costella. 1986. *Growth and physiological responses of Pinus ponderosa Dougl. ex P. Laws. to long-term CO<sub>2</sub> concentrations*. Tree Physiology, 2, 243-259.
- Tomlinson, P. B. 1990. *The structural biology of palms*. Clarendon press Oxford. New york. 477p.
- Vogelmann, T. C., Nishio, J. N. y W. K. Smith. 1996. *Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves*. Trends in Plant Science, 1, 65-70.
- Whatley, J. M. y F. R. Whatley. 1982. *A luz e a vida das plantas*. São Paulo: EDUSP, 101p. (Temas de Biologia, 30)
- Winterman, J. F. y A. Mots. 1965. *Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in etanol*. Biochemistry and Biophysic Acta, 109, 448-453.
- Woodward, F. I. 1987. *Stomatal numbers are sensitive to increases in CO<sub>2</sub> from pre-industrial levels*. Nature, 327, 617-618.
- Woodward, F. I. and C. K. Kelly. 1995. *The Influence of CO<sub>2</sub> Concentration on Stomatal Density*. New Phytologist, 131 (3), pp. 311-327.





## DISCUSION GENERAL

### Microambiente

En cuanto a las condiciones ambientales de *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*, la incidencia de la luz observada en el campo (San Benito) en la época de sequía, es mucho más intensa que los rangos de luz mantenidos para las condiciones de invernadero ( $2.35 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de luz en promedio en la época seca y de  $0.24 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de luz en las cámaras del invernadero). La temperatura en campo ( $31^\circ\text{C}$ ) es mayor a la que se mantuvo en el invernadero ( $26^\circ\text{C}$ ). En cuanto a la humedad, en el campo esta disminuye mucho, estas especies pueden tolerar hasta un 20 % de humedad relativa, y difiere a la mantenida en el invernadero, que es de 58 % en promedio. En la época lluviosa, la humedad relativa es mayor en campo (93%); la luz en campo ( $0.43 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de luz) es ligeramente más baja a la mantenida en las cámaras ( $0.24 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de luz), y la temperatura en campo ( $25.^\circ\text{C}$ ) es muy semejante a la mantenida en las cámaras de invernadero ( $26.^\circ\text{C}$ ).

Las condiciones ambientales de *Chamaedorea oblongata* (Tres garantías), en el campo para ambas épocas (seca y lluviosa), también son muy diferentes a las condiciones de invernadero. La luz que se encuentra en el campo ( $0.145 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de luz, promedio de las dos temporadas) es mucho más baja que la luz registrada para las condiciones de invernadero ( $0.24 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de luz). La temperatura en campo ( $26^\circ\text{C}$ ) es muy semejante a la que se mantuvo en el invernadero ( $26^\circ\text{C}$ ). En cuanto a la humedad, en el campo esta es mucho más alta a la mantenida en el invernadero (58 % promedio de humedad relativa).

Las condiciones ambientales de *Chamaedorea seifrizii*, en el campo (Calakmul) para la época seca, fueron muy semejantes a las condiciones en las cámaras de  $\text{CO}_2$  del invernadero. La luz que se encuentra en el campo es semejante a la luz registrada para las condiciones de invernadero ( $0.24 \mu\text{mol m}^{-2}$

s<sup>-1</sup> de luz). La temperatura en campo es ligeramente más elevada a la que se mantuvo en el invernadero (26 °C, en promedio). En cuanto a la humedad, en el campo esta disminuye un 10% de la mantenida en el invernadero (58% promedio de humedad relativa). En la época lluviosa, la humedad relativa es mayor a la del campo, pero los otros parámetros ambientales son muy semejantes a los mantenidos en el invernadero. Esta especie, en las cámaras de invernadero sufrió una infección por hongos que fue erradicada, luego de su detección.

### **Anatomía Foliar**

Comparando los resultados obtenidos en los capítulo I y II, las células del mesófilo esponjoso son mucho mayores en campo, en ambas épocas del año, en las especies de *Thrinax radiata*, *Coccothrinax readii* y *Chamaedorea oblongata* que en las cámaras de crecimiento con CO<sub>2</sub>. En parte se debe a una estrategia de las plantas para disminuir su temperatura, como menciona Ragonese (1990), que las células del mesófilo sean grandes conlleva a que los espacios intercelulares también sean grandes, y esto puede contribuir a amortiguar las fluctuaciones de temperatura. Recientes estudios de cambios anatómicos, como la cantidad y distribución del clorénquima en empalizada y esponjoso como también su estructura externa han sido asociados con la regulación de la luz y del CO<sub>2</sub> al interior de la hoja y han propuesto que estos cambios estructurales están orientados a aumentar la eficiencia fotosintética (Parkhurst Mott, 1990, Vogelmann, et al. 1996). Lo que nos sugiere que como en campo hay una menor concentración de CO<sub>2</sub>, se necesita mayor espacio del parénquima esponjoso para poder captar la misma concentración de CO<sub>2</sub>, que en las cámaras está más disponible. Es más probable que las células aumenten de tamaño a que aumenten en número, porque de acuerdo con Flexas et al. (2006), al incrementar la densidad del mesófilo, aumenta la resistencia de las plantas a la difusión del CO<sub>2</sub>, y esto resulta en una pérdida de la capacidad fotosintética.

En lo que respecta a la densidad estomática, esta es menor en las cámaras de crecimiento con atmósferas elevadas, y hay una relación estrecha entre la concentración de CO<sub>2</sub> y el número de estomas, en las especies *Thrinax radiata*, *Coccothrinax readii* y *Chamaedorea oblongata*. Algunos autores como Goodfellow (1997), Ceulemans *et al.* (1997), han observado un patrón semejante, en el cual, el aumento de la concentración de CO<sub>2</sub> disminuye la densidad estomática de las especies de plantas. En campo, hay otros factores como la humedad, la luz, la temperatura, principalmente que podrían estar afectando el número de los estomas. En *Chamaedorea seifrizii*, el número de estomas aumentó conforme incrementó la concentración de CO<sub>2</sub>, esto pudiera deberse al efecto sinérgico del aumento en la concentración de este gas con la insolación en las cámaras de crecimiento, sin embargo estos cambios anatómicos siguen favoreciendo la actividad fotosintética (Cuadro 17 y 22). Autores como Ramonell, *et al.* (1997), han obtenido resultados semejantes a los que aquí se presentan, en donde el enriquecimiento con CO<sub>2</sub> tiene un efecto positivo sobre la densidad estomática, sin embargo al trabajar con un nivel fotónico diferente al requerido por la especie de estudio *Arabidopsis thaliana*, (200 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), el cual, les cambió el esquema de respuesta esperada de las plantas a la fotosíntesis.

En cuanto al área de los estomas de las palmeras, este parámetro de manera general, es más grande en las cámaras de invernadero que en el campo, quizás porque en estas la disponibilidad de este gas es mayor y las condiciones ambientales son más favorables por lo consiguientes, no se encuentran sometidas a estrés. No hay muchos estudios realizados que muestren una relación entre el aumento de la concentración de CO<sub>2</sub> y el tamaño de los estomas. La mayoría de los estudios realizados, relacionan el tamaño de los estomas con características estresantes, como el déficit hídrico, la alta radiación solar y las elevadas temperaturas, y se muestra cómo a condiciones estresantes hay un patrón de

aumento del número de estomas y una reducción de su tamaño (Roth 1990).

Algunas de las modificaciones anatómicas observadas en las especies de palmeras estudiadas, para mantener su ganancia de carbono, ante el incremento de CO<sub>2</sub>, fueron el aumento del área de los estomas y disminuir la cantidad de los mismos, así como disminuir el área de las células del mesófilo esponjoso ya que el CO<sub>2</sub> que se necesita para la fotosíntesis se encuentra más disponible en las cámaras de invernadero; más adelante mencionaremos como estas modificaciones se relacionan con la actividad fotosintética.

### **Pigmentos fotosintéticos**

Comparando las plantas del campo muestreadas con las de las cámaras de crecimiento, de manera general, las clorofilas a y b son mayores en campo, ya que la radiación solar hace que se fotooxiden las clorofilas (Kramer & Kozlowski, 1979; Manrique, 2003), y por lo tanto la producción en campo es mayor a la del invernadero donde la luz no es tan directa. En cuanto a los carotenoides, este pigmento es mayor en campo que en las cámaras de CO<sub>2</sub>, debido a que en el campo la senescencia de las hojas es también mayor que en las cámaras de CO<sub>2</sub> por las condiciones ambientales estresantes como mayor luminosidad, exceso de salinidad, escasez de agua o de nutrimentos en el suelo, elevadas temperaturas. Las condiciones mencionadas, pueden amarillear, necrosar parte de las hojas o matarlas completamente, así como afectar su crecimiento y reproducción (Broschat, 1984; Chase & Broschat, 1991; Ayora & Orellana, 1993; Sosa, 2002). El aumento de los carotenoides también se debe a que actúan protegiendo a las plantas de sufrir fotodaño (Manrique, 2003).

En relación a la proporción clorofila a/b esta es mayor en las cámaras de crecimiento que en el campo, esto debido a que necesitan captar la mayor cantidad de luz disponible para que se lleve a cabo una mayor fotosíntesis. La proporción

clorofilas/carotenos es mayor en campo que en las cámaras de CO<sub>2</sub>, debido a que en campo la energía lumínica en algunos sitios es mas elevada a la de las cámaras de crecimiento y una de las funciones importantes de los carotenos es la disipación de la energía absorbida en exceso por la clorofila. Además de servir como pigmentos accesorios en la captación de luz (Manrique, 2003).

### **Fotosíntesis**

La fotosíntesis en condiciones naturales es más baja que en las cámaras de invernadero con diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub>; estas diferencias, fueron estadísticamente significativas. La actividad fotosintética en campo puede estar limitada por diferentes factores microambientales, del sitio en donde se encuentran las especies de palmeras.

Algunos de los factores microambientales que modulan la fotosíntesis, son la luz, la disponibilidad de agua, la temperatura y la disponibilidad de CO<sub>2</sub> (Sollins, 1998; Chapin III, 1991).

La luz tiene un efecto directo sobre la fotosíntesis al ser la que aporta la energía necesaria para la síntesis de carbohidratos.

En el campo hay una mayor radiación solar a diferencia de la registrada en el invernadero. una elevada radiación solar continua tiene efectos negativos para la planta: provoca la fotoinhibición, al desactivarse el fotosistema II por degradación de su proteína D1 y el exceso de energía “quema” las membranas cloroplásticas (Quero *et al.*, 2004; Mercado, 1999). De aquí que haya una mayor actividad fotosintética en las cámaras con diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub> que en condiciones naturales.

Una disminución de la disponibilidad de agua causa un inmediato cierre estomático. Especialmente en plantas C<sub>3</sub>, el cierre estomático provoca una disminución de la obtención de

CO<sub>2</sub> causando una disminución de la concentración de CO<sub>2</sub> intracelular y en consecuencia, la reducción de la tasa fotosintética (Quero *et al.*, 2004; Mercado, 1999). En las cámaras de invernadero con concentraciones de CO<sub>2</sub> elevado, hay una mayor actividad fotosintética, debido también a que hay una humedad relativa mayor a diferencia del campo.

Otro factor que influye en el descenso de la fotosíntesis en campo, es la temperatura, este parámetro afecta directamente a la fotosíntesis. La temperatura óptima de la fotosíntesis depende del tipo de planta. Las plantas C<sub>3</sub> tienen una temperatura óptima más baja que plantas C<sub>4</sub>; y la temperatura óptima de la fotosíntesis suele estar cerca de la temperatura media diurna del lugar donde se encuentra (Chapin III, 1991; Quero *et al.*, 2004). De manera general, la temperatura media de acuerdo con Flores y Espejel (1994) es de 26°C para la Península de Yucatán, y esta temperatura es semejante a la mantenida en las cámaras de invernadero. En campo se alcanzan temperaturas superiores a la manejada en las cámaras del invernadero, por lo que este factor también viene a contribuir en la disminución de la fotosíntesis en campo, en contraste con las cámaras con diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub>.

La disponibilidad de CO<sub>2</sub>, en condiciones normales, es el factor más limitante de la fotosíntesis en plantas C<sub>3</sub>. La competencia entre la función carboxilasa y oxigenasa de la Rubisco hace que un aumento de CO<sub>2</sub> estimule la fotosíntesis al mismo tiempo que inhibe la fotorrespiración. Al no haber CO<sub>2</sub> disponible, la fotorrespiración aumenta, y la energía almacenada por la planta es utilizada en este proceso, contribuyendo a que las plantas presenten una disminución en su crecimiento (Mercado, 1999). Dentro de las cámaras de crecimiento del invernadero, hay una mayor concentración de CO<sub>2</sub>, a diferencia de la encontrada en condiciones naturales, además de que los otros factores que representan estrés en las

plantas en campo, en el invernadero son más favorables para la realización de la fotosíntesis.

Debido al aumento de las emisiones de CO<sub>2</sub>, se han venido realizando estudios, donde se relaciona la actividad fotosintética con el aumento de la concentración de CO<sub>2</sub>, como los de Griffin *et al.* (2001) y el de Herrera, *et al.* (2001), donde tal incremento en las concentraciones de CO<sub>2</sub> tiene un efecto positivo sobre la actividad fotosintética. Este resultado es semejante al observado en el presente estudio, en todas las curvas de la actividad fotosintética de las palmeras *Chamaedorea oblongata*, *Coccothrinax readii*, *Thrinax radiata* y *Chamaedorea seifrizii*, confirmando que a mayor concentración de CO<sub>2</sub> hay una mayor actividad fotosintética. A pesar de que en las cámaras del invernadero se utilizó una concentración duplicada de CO<sub>2</sub>, con respecto a la actual, la concentración de este gas no alcanza saturar el aparato fotosintético de ninguna de estas especies, y causarles una disminución en la actividad fotosintética.

## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Ayora, N. N. y R. Orellana. 1993. *Physicochemical soil factors influencing the distribution of two coastal palms in Yucatán, México*. Principes, 37(2), 82-91.
- Broschat, T. K. 1984. *Nutrient deficiency symptoms in five species of palms grown as foliage plants*. Principes, 28, 6-14.
- Ceulemans, R., Taylor, G., Bosac, C., Wilkins, D. and R. T. Besford. 1997. *Photosynthetic acclimation to elevated CO<sub>2</sub> in poplar grown in glasshouse cabinets or in open top chambers depends on duration of exposure*. Journal of Experimental Botany, 48, 1681-1689.
- Chapin III, J. F. 1991. *Integrate responses of plants to stress. A centralized system of physiological responses*. Bioscience, 41(1), 29-36.
- Chase, A. R. y T. K. Broschat. 1991. *Diseases and disorders of ornamental palms*. American Phytopathological Press. St. Paul. 56p.
- Flexas, J., Bota, J., Cifre, J., Galmés J., Gulías, J., Ribas-Carbó, M. y H. Medrano. 2006. *Ecofisiología de la Fotosíntesis en el Nuevo Siglo: Relacionando Genes y Moléculas con Procesos a Escala de Planta, Comunidad y Ecosistema*. Boletín de la Sociedad Española de Fisiología Vegetal, 45,4-8.
- Flores, J. S e I. Espejel. 1994. *Etnoflora yucatanense: Tipos de vegetación de la Península de Yucatán*. Fascículo 3. Universidad Autónoma de Yucatán. Sostenibilidad maya. Mérida, Yucatán. México. 135p.
- Goodfellow, J., Eamus, D. And G. Duff. 1997. *Diurnal and seasonal changes in the impact of CO<sub>2</sub> enrichment on assimilation, stomatal conductance and growth in a long-term study of Mangifera indica in the wet-dry tropics of Australia*. Tree Physiology, 17:291-299



- Griffin, K. L., Anderson, O. R., Gastrich, M. D., Lewis, J. D., Lin, G., Schuster, W., Seemann, J. R., Tissue, D. T., Turnbull, M. H., and D. Whitehead. 2001. *Plant growth in elevated CO<sub>2</sub> alters mitochondrial number and chloroplast fine structure*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 98, 2473-2478.
- Herrera, A., Dolores-Fernández, F., Rengifo, E. y W. Tezara. 2001. *Efecto de la concentración elevada de CO<sub>2</sub> sobre la fotosíntesis en especies tropicales*. Interciencia, 26(10), 469-471.
- Kramer P. J., y T. Kozlowski. 1979. *Fisiología de los árboles*. Fundación Calouste Gulbenkian. Lisboa, Portugal. 745p.
- Manrique, E. 2003. *Los pigmentos fotosintéticos, algo más que la captación de luz para la fotosíntesis*. Ecosistemas, 12 (1), 49-59.
- Mercado, J. M. 1999. *Fotosíntesis y el cambio en la composición atmosférica*. Ciencia al día, 2(2), 1-8.
- Parkhurst, D. F. y K. A. Mott. 1990. Intercellular diffusion limits to CO<sub>2</sub> uptake in leaves: studies in air and helox. *Plant Physiology*, 94, 1024-1032.
- Quero, J. L., Marañón, T. y R. Villar. 2004. *Tasas de fotosíntesis en plántulas de alcornoque y roble en distintos micrositios dentro del sotobosque*. Alboraima, 31, 101-110.
- Ragonese, A. 1990. *Caracteres xeromorfos foliares de Nassauvia lagascae (Compositae)*. Darwiniana, 30,1-10.
- Ramonell, K.M., M.L. Crispi and M.E. Musgrave. 1997. *Changes in stomatal density in Arabidopsis thaliana (L.) Heynh. grown under low oxygen atmospheres*. Eighth International Conference on Arabidopsis Research Meeting Schedule and Abstracts, 6-22.
- Roth, I. 1990. *Leaf structure of a Venezuelan cloud forest in relation to the microclimate*. Encyclopedia of Plant Anatomy. Gebrüder Borntraeger. Berlin, Stuttgart. 244p.

- Sosa, I. F. 2002. *Concentración temporal de nutrimentos en dos tipos de palmas nativas de la península de Yucatán* *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*. Universidad Autónoma de Yucatán. Facultad de química. Tesis de Licenciatura. Mérida, Yucatán, México.
- Vogelmann, T. C., Nishio, J. N. y W. K. Smith. 1996. *Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves*. Trends in Plant Science, 1, 65-70.

## CONCLUSIONES

- Las hojas más nuevas de las especies *Chamaedorea seifrizii* y *Chamaedorea oblongata* carecen de mesófilo en empalizada y esponjoso diferenciado y tienen estomas en ambas superficies de la hoja.
- En una atmósfera con CO<sub>2</sub> controlado, las células del mesófilo esponjoso en nuevas generaciones de hojas tienden a disminuir al aumentar la concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico.
- *Coccothrinax readii* y *Thrinax radiata* son especies, que siguen el mismo patrón en la densidad estomática, previamente reportada, en el que la densidad disminuye por el aumento en la concentraciones de CO<sub>2</sub>.
- En las diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub> la relación número de estomas / área, sigue un patrón inverso con la densidad estomática, a menor densidad estomática mayor área de los estomas
- La concentración de clorofila a y b, en casi todas las especies, muestra una ligera disminución a concentraciones de CO<sub>2</sub> duplicado.
- La concentración de carotenoides, en *Thrinax radiata* presentó un aumento a concentraciones de CO<sub>2</sub> elevadas.
- La proporción de clorofilas/ carotenos disminuye conforme aumenta la concentración de CO<sub>2</sub> como consecuencia de un probable daño.

- El aumento de  $\text{CO}_2$  incrementa la actividad fotosintética en todos los individuos sometidos a experimentación respecto a los que se encuentran en condiciones naturales.

## **PERSPECTIVAS**

Conocer como varía la anatomía y la fotosíntesis de estas cuatro especies de palmas nativas, con el aumento de la temperatura.

Probar el efecto del estrés hídrico en la anatomía y la fotosíntesis de estas especies de palmeras.

Investigar cual es la máxima intensidad lumínica que pueden tolerar estas especies de palmeras antes de causar un descenso en su fotosíntesis (ganancia de carbono).

Integrar los efectos en la anatomía y la fotosíntesis de los parámetros ambientales mencionados con anterioridad para conocer como sería la reacción de estas palmeras ante el cambio climático.

Determinar si la reacción ante este cambio climático de las cuatro especies de palmeras está relacionada con su historia de vida.



## ANEXOS

### **Técnica para observar las células de mesófilo** (Gaviño *et al*, 1979)

Cada muestra de hoja preservada, será deshidratada mediante una serie de concentraciones progresivas de alcohol etílico. Comenzando con alcohol al 50%, después 70%, alcohol absoluto (100%), en esta última concentración se realizan dos inmersiones. En cada concentración de alcohol se dejan reposar las muestras durante 45 minutos. Seguidamente, las muestras son aclaradas colocándolas en una solución de alcohol etílico absoluto – xilol en partes iguales. Luego, son sumergidas en xilol absoluto; en cada una de estas soluciones se deja la muestra durante 1 hora. Posteriormente, se realiza la infiltración e inclusión en parafina, en la cual, las muestras sacadas del xilol, son colocadas en parafina disuelta en xilol (100gr de parafina, disuelta en 30 ml de xilol) para que la parafina se infiltre lentamente, este proceso se deja en la estufa a 60 °C durante 24 horas. Después, se colocan las muestras en parafina pura, por otro día; luego de haber transcurrido este tiempo, estas muestras son sacadas de la parafina y colocadas en una posición exacta en moldes cuadrados, con la ayuda de pinzas de relojero y agujas de disección. Se vierte la parafina en estos moldes fijados en casetes de tinción de raíces. Una vez enfriados a temperatura ambiente se refrigeran.

Finalmente, se realizan los cortes finos, mediante un micrótomo de rotación marca Leica modelo RM2245. Estos cortes tendrán un grosor de 10 micras de grosor. Estos cortes realizados, se colocan en el baño de flotación (60°C) que contiene agua destilada 100 ml y 1 gr de gelatina, para extender y fijar las muestras en el portaobjetos. Estos portaobjetos con las muestras, son metidos en la estufa durante 10 minutos para derretir la parafina. Para eliminar la parafina restante, se introducen los portaobjetos en xilol puro (2 veces) durante 5 segundos cada una, posteriormente se colocan en alcohol/xilol

(en partes iguales). Luego son rehidratadas, pasando los portaobjetos en distintas concentraciones de alcohol etílico, en orden descendente (100% dos veces y 70%). De aquí son sacadas para teñirlas con safranina al 50%, durante dos horas, son lavadas para eliminar el exceso de este colorante con alcohol al 70 %; y se contrastan con el colorante verde rápido al 50%, durante 5 min. El exceso de colorante se elimina, lavando los portaobjetos con alcohol al 70%. Estas muestras son montadas de manera semipermanente con alcohol polivinílico y selladas con esmalte de uñas. Se realizarán las observaciones al microscopio óptico con el aumento 40X, y se cuantificarán el número de capas de mesófilo y los diámetros de 10 células de cada muestra.

#### **Técnica para observar estomas** (Ortiz, com. pers.; Ruzin, 1999)

Las muestras de hojas que se encuentran fijadas en alcohol glicerinado, son colocadas en cartuchos de tinción de raíces, y sumergidas en cloro comercial durante un lapso de 48 horas. Se dejan remojadas, en alcohol al 70% por un lapso de 24 hrs. Estas muestras son sacadas, cortadas para separar la superficie abaxial y adaxial y extendidas en un portaobjetos. Se tiñen con safranina al 50%. Se deja que actúe el colorante de 1 hora. Con una pizeta con alcohol al 70% se elimina el exceso de colorante. Se contrasta con verde rápido al 50% por 5 min., se elimina el exceso de colorante con alcohol al 70%. Estas muestras son montadas de manera semipermanente con alcohol polivinílico. Las observaciones se realizaran con un microscopio óptico. Para la realización de la densidad estomática, se determinará cuantificando los estomas que se encuentran en el campo de 10X. Para las mediciones de los diámetros de los estomas, estas se realizarán mediante observaciones hechas con el aumento de 40X, posteriormente se tomarán fotos digitales y con el programa Acelera Scope, se tomaran el largo y el ancho de los estomas, que posteriormente se emplearan para sobreestimar el área de los estomas.



### **Técnica para cuantificar clorofila a, b y total** (Winterman & Motts, 1965)

Se pesa en una balanza analítica una muestra de 0.06 gr de hoja de cada una de las palmas seleccionadas, esta se coloca en un mortero y se le adiciona 125 ml de nitrógeno líquido, se macera hasta obtener un polvo fino de la muestra de la hoja. Se le agregan 5 ml de acetona al 100%. Una vez homogeneizada la mezcla, se transfiere a un tubo de ensaye forrado con aluminio para evitar que se degraden las clorofilas. Se deja reposar por 30 min. en frío (nevera) (aproximadamente 4 °C) y oscuridad.

Posteriormente, con una pipeta milimétrica se toman 350 µl de la muestra, se coloca en un vial, se centrifuga a 13,000 r.p.m. durante 10 min. Se decanta el sobrenadante en otro vial. Se toma una alícuota de 100 µl, se coloca en una cubeta de cuarzo del espectrofotómetro (debido a que la acetona, daña las cubetas de plástico). Se diluye 30 veces la muestra, agregando 2.9 ml a los 100 µl de la cubeta. El extracto cetónico se lee en el espectrofotómetro Beckman modelo DU-64 a 2 longitudes de onda: 663nm y 645nm.

Cálculos para obtener clorofila:

$$Ca = \Delta \text{ a } 663\text{nm} - \Delta \text{ a } 645\text{nm} = \text{Mg/ml}$$

$$Cb = \Delta \text{ a } 645\text{nm} - \Delta \text{ a } 663\text{nm} = \text{Mg/ml}$$

$$Ct = \Delta \text{ a } 645 \text{ nm} + \Delta \text{ a } 663\text{nm} = \text{Mg/ml}$$

Donde:  $\Delta$  = absorbancia

Ca = clorofila a

Cb = clorofila b

Ct = *clorofila total*

Nota: la absorbancia (  $\Delta$  ) se multiplica por 30, debido a que fue el número de veces que se diluyó la muestra.

**Técnica para la cuantificación de carotenos** (Association of Official Analytical Chemists, method 970.64) (Chi-Manzanero, 1999).

Se pesa en una balanza analítica (0.5 –1gr) de hoja, esta se coloca en un mortero y se le adiciona 125ml de nitrógeno

líquido, se macera hasta obtener un polvo fino. La muestra se transfiere a un matraz aforado de 20ml con mezcla extractante (hexano-cetona-etanol-tolueno en proporción 10:7:6:7). Se le añaden 0.4 ml de KOH metanólico al 40% y se deja en baño María por 20 min. a 50 °C. Luego se deja enfriar por una 1hr en oscuridad, y se le adicionan 6ml más de hexano. Se afora a 20ml con sulfato de sodio al 10%, se agita vigorosamente y se deja en reposo por una hora. Finalmente se recupera la fase orgánica, de esta se toma una alícuota de 100 µl, se coloca en una cubeta de cuarzo del espectrofotómetro (debido a que la acetona, daña las cubetas de plástico). Se diluye 30 veces la muestra, agregando 2.9 ml a los 100 µl de la cubeta. Se lee en el espectrofotómetro Beckman modelo DU-64 a una longitud de onda de 436nm.

Cálculos para obtener carotenos:

$$\text{Carotenos g/kg} = A_{436} \times F \times D$$

$\Delta$  a 436= absorbancia a 436 nm

F= factor de desviación del espectrofotómetro

D= dilución final

Nota: la absorbancia (  $\Delta$  ) se multiplica por 30, debido a que fue el número de veces que se diluyó la muestra.

## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Chi-Manzanero, B. H. 1999. *Aislamiento y caracterización del ADNc correspondiente a la enzima fitoeno-sintasa y su relación en la síntesis de pigmentos*. Maestría en Ciencias y Biotecnología de Plantas, CICY, Mérida, Yucatán.
- Gaviño, G., Juárez, J. C. y H. H. Figueroa. 1979. *Técnicas biológicas selectas de laboratorio y de campo*. Editorial LIMUSA. México, D.F. 251p.
- Ruzin, S. E. 1999. *Plant microtrchnique and microscopy*. Oxford University Press. New york. 322 p.
- Winterman, J. F. y A. Mots. 1965. *Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in etanol*. Biochemistry and Biophysic Acta, 109, 448-453.

