



**Universidad Michoacana de San
Nicolás de Hidalgo**



**Instituto de Investigaciones Sobre los
Recursos Naturales**

**Tesis para obtener el posgrado en
Maestría en Ciencias en Ecología Integrativa**

Título:

**Transpiración en *Persea americana* (aguacate *Hass*)
y especies forestales nativas en la “franja
aguacatera” de Michoacán**

Presentado por:

Biól. Fernando Quiroz Rivera

Tutor de Tesis

Dr. Alberto Gómez-Tagle Chávez

Morelia, Michoacán

Febrero de 2023

ÍNDICE GENERAL

DEDICATORIAS	1
AGRADECIMIENTOS	2
RESUMEN	4
ABSTRACT	5
INTRODUCCIÓN GENERAL	6
OBJETIVOS	10
OBJETIVO GENERAL:	10
OBJETIVOS PARTICULARES:	10
CAPÍTULO UNO	11
Calibración de sensores de flujo de savia TDP para estimación de consumo hídrico en aguacate (<i>Persea americana</i>) y dos especies arbóreas nativas de bosque montano del centro de México	11
RESUMEN	12
INTRODUCCIÓN	13
MÉTODO	15
Teoría del método de flujo de savia	15
Montaje para calibración y preparación del material	17
Validación de los coeficientes ajustados de la ecuación original de Granier	20
Mediciones dasométricas y cuantificación de área foliar	23
Obtención de los valores de las variables meteorológicas	25
Análisis de datos	25
Experimento de calibración	25
Experimento de validación	26
RESULTADOS	27
Calibración de laboratorio	27
Validación de los nuevos coeficientes en la ecuación original de Granier	30
DISCUSIÓN	32
CONCLUSIONES	34
CAPÍTULO DOS	35
Comparación de transpiración entre juveniles de <i>Persea americana</i> y dos especies forestales nativas de la franja aguacatera del centro de México	35
RESUMEN	36
INTRODUCCIÓN	37
MÉTODO	38
Área de estudio	38

Flujo de savia	40
Material vegetal	43
Instalación de sensores de flujo de savia	44
Dasometría, área foliar y densidad estomática	45
Variables meteorológicas	48
ANÁLISIS DE DATOS	48
Consumo hídrico y transpiración	48
RESULTADOS	50
Área foliar, superficie de copa y densidad estomática	50
Variables meteorológicas	51
Velocidad de flujo de savia y transpiración	53
Histéresis del flujo de savia	63
DISCUSIÓN	67
Flujo de savia, transpiración y densidad estomática	67
Influencia de las variables meteorológicas	71
Histéresis	72
CONCLUSIONES	74
CONCLUSIONES GENERALES	75
LITERATURA CITADA	78

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO UNO

Calibración de sensores de flujo de savia TDP para estimación de consumo hídrico en aguacate (*Persea americana*) y dos especies arbóreas nativas de bosque montano del centro de México 11

Figura 1: Proceso general de construcción de los sensores. Izquierda: Termopar tipo T (cobre-constantano); centro: Inserción del termopar en la aguja hipodérmica junto con la resistencia de chromel; derecha: instalación de cables de cuatro vías e incorporación del sistema en un tubo de plástico protector. (<https://www.facebook.com/113707077123411/videos/2452257795078566>) 16

Figura 2. Montaje para calibración de sensores TDP en laboratorio. El flujo en el interior del tallo es generado mediante succión empleando la bomba de vacío. El sensor de presión registra la altura de columna, mientras que el sensor de TDP la diferencia de temperatura asociada al flujo de savia en el interior del tallo. Éste está montado de forma que la porción correspondiente a la copa del árbol queda en la parte inferior, mientras que la correspondiente a la raíz en la parte superior. Como tubo de hule se empleó cámara de bicicleta de diferentes diámetros debido a su resistencia y elasticidad. Las flechas azules indican la dirección del flujo. 19

Figura 3. Montaje experimental para la medición de flujo de savia in vivo. A) Contenedor con detalle del sellado hermético y acceso para riego. B) Árboles sellados con sensores de flujo de savia instalados. 22

Figura 4. Modelos para calibración de los sensores de presión 26PCA. 27

Figura 5: Comportamiento típico de una “corrida de succión” con los datos pareados de diferencia de voltaje de flujo de savia y datos del sensor de presión utilizados. 28

Figura 6: Modelos tipo potencia derivados de la calibración de los coeficientes originales de Granier para *Persea americana*, *Pinus devoniana* y *Fraxinus uhdei*. U_{ref} es la densidad de flujo de savia ($\text{cm}^3/\text{cm}^2/\text{s}$) derivada de los sensores de presión y K_{ref} es el índice de flujo derivado de los sensores de flujo de savia. 29

Figura 7: Consumo hídrico estimado (Litros/día) con el método gravimétrico y con el método TDP con los coeficientes ajustados y con los coeficientes originales. Las barras indican la desviación estándar. 31

CAPÍTULO DOS

Comparación de transpiración entre juveniles de *Persea americana* y dos especies forestales nativas de la franja aguacatera del centro de México 35

Figura 1. A) Variación y tendencia del déficit de presión de vapor medio (DPV) y precipitación en Morelia (2015-2020) (datos originales de la estación meteorológica RUOA-UNAM). Se observa la tendencia recurrente y ocurrencia del bajo DPV durante la temporada lluviosa con el mayor DPV, mientras que los valores más altos de VPD se presentan al final de la estación seca de cada año. El área sombreada en gris corresponde al período 2020 considerado en el presente estudio. B) Promedio diario de VPD y tendencia de VPD en el sitio de estudio para el intervalo de tiempo considerado en el presente estudio (mayo a noviembre de 2020). Las áreas sombreadas indican las diferentes estaciones. 39

Figura 2. Esquema del funcionamiento de sensores de disipación térmica o tipo Granier. 41

Figura 3. Secciones de tallo teñidas (Sw: albura, Hd: duramen) y modelos ajustados para el área de albura (SA) en función del diámetro del tallo (D) a partir de secciones de tallo de árboles jóvenes de especies porosas anulares; pino (A) (*Pinus devoniana*; n=41) y especies porosas difusas; fresno mexicano (B) (*Fraxinus uhdei*; n=39), y aguacate (C) (*Persea americana* var *Hass*; n=18). 43

Figura 4: Esquema de instalación de los sensores de flujo de savia y conexión al colector de datos y a la fuente de alimentación de energía. El sensor “a” es el que contiene la resistencia de calefacción. 44

Figura 5: Gráfico de cajas y bigotes con la variación del área foliar (izquierda) y la superficie de copa proyectada (derecha) en las tres especies. Las letras minúsculas indican la diferencia estadística ($\alpha = 0.05$) entre las especies. 50

Figura 6. Densidad estomática para *Fraxinus uhdei* (A), *Pinus devoniana* (B) y *Persea americana* (C). Las letras minúsculas indican la diferencia estadística ($\alpha = 0.05$) entre las especies. 51

Figura 7. Serie de tiempo de las variables meteorológicas para el periodo de estudio. Los colores de fondo indican la diferenciación de temporadas. A) Temperatura; B) Precipitación; C) Déficit de presión de vapor; D) Radiación solar máxima. 53

Figura 8. Densidad de flujo de savia máxima diaria y su error estándar de la media para juveniles de tres especies; *Persea americana*, *Fraxinus uhdei* y *Pinus devoniana*, en cuatro temporadas; seca cálida (SC), lluviosa temprana (LLT), lluviosa (LL) y seca fría (SF). Las letras indican la diferencia estadística ($\alpha = 0.05$ con la prueba de Tukey) entre las especies por temporadas. 55

Figura 9. Volumen de consumo por unidad de superficie foliar promedio diario en juveniles de tres especies: *Fraxinus uhdei*, *Pinus devoniana* y *Persea americana* en cuatro temporadas; seca cálida (SC), lluviosa temprana (LLT), lluviosa (LL) y seca fría (SF). Las letras indican la diferencia estadística ($\alpha = 0.05$ con la prueba de Tukey) entre las especies por temporadas. 56

Figura 10. Lámina de transpiración promedio diaria en juveniles de tres especies *Fraxinus uhdei*, *Pinus devoniana* y *Persea americana* en cuatro temporadas; seca cálida (SC), lluviosa temprana (LLT), lluviosa (LL) y seca fría (SF). Las letras indican la diferencia estadística ($\alpha = 0.05$ con la prueba de Tukey) entre las especies por temporadas. 57

Figura 11. Flujo de savia para individuos representativos de *Fraxinus uhdei*, *Pinus devoniana* y *Persea americana* y variables meteorológicas (déficit de presión de vapor y temperatura (A), velocidad del viento (B) y radiación solar (C)) en un periodo representativo de la temporada SC (2020-05-26 al 2020-05-28). La sección sombreada corresponde a la parte luminosa del día. 59

Figura 12. Variación del flujo de savia en un individuo representativo de *Persea americana* durante el periodo de días soleados con condiciones meteorológicas similares en la temporada SC (26 al 28 de mayo de 2020). Nótese la ocurrencia de flujo de savia en forma de pulsos durante la fase luminosa del día (área sombreada beige). 59

Figura 13. Flujo de savia para individuos representativos de *Fraxinus uhdei*, *Pinus devoniana* y *Persea americana* y variables meteorológicas (déficit de presión de vapor y temperatura (A), velocidad del viento (B) y radiación solar (C)) en un periodo representativo de la temporada LL (2020/07/24 al 2020/07/26). La sección sombreada corresponde a la parte luminosa del día. 60

Figura 14. Flujo de savia para individuos representativos de *Fraxinus uhdei*, *Pinus devoniana* y *Persea americana* y variables meteorológicas (déficit de presión de vapor y temperatura (A), velocidad del viento (B) y radiación solar (C)) en un periodo representativo de la temporada SF (2020/11/14 al 2020/11/16). La sección sombreada corresponde a la parte luminosa del día. 62

Figura 15. Regresiones exponenciales y potencia entre el flujo de savia de *Fraxinus uhdei*, *Pinus devoniana* y *Persea americana* contra déficit de presión de vapor (panel izquierdo), radiación solar (panel central) y temperatura media (panel derecho). 63

Figura 16. Condiciones ambientales de dos días típicos; un día soleado de la temporada seca cálida (22 de mayo de 2020, superior) y un día lluvioso de la temporada lluviosa (12 de julio de 2020, inferior). 60

Figura 17. Relación entre densidad de flujo de savia en promedios horarios para individuos representativos de tres especies (*Fraxinus uhdei*, *Pinus devoniana* y *Persea americana*) y déficit de presión de vapor (izquierda), radiación solar neta (centro) y temperatura media del aire (derecha)

para un día soleado en la temporada seca cálida (22 de mayo de 2020). Las flechas indican la dirección de la rotación. 65

Figura 18. Relación entre densidad de flujo de savia en promedios horarios para individuos representativos de tres especies (*Fraxinus uhdei*, *Pinus devoniana* y *Persea americana*) y déficit de presión de vapor (izquierda), radiación solar neta (centro) y temperatura media del aire (derecha) para un día lluvioso en la temporada lluviosa (12 de julio de 2020). Las flechas indican la dirección de la rotación. 67

ÍNDICE DE TABLAS

CAPÍTULO UNO

Calibración de sensores de flujo de savia TDP para estimación de consumo hídrico en aguacate (*Persea americana*) y dos especies arbóreas nativas de bosque montano del centro de México 11

Tabla 1. Características dasométricas de los individuos experimentales 24

Tabla 2. Número de datos empleados, coeficientes α y β calibrados para *Fraxinus uhdei*, *Pinus devoniana* y *Persea americana*, coeficiente de determinación (R^2) y Raíz del error medio cuadrático (REMC). 29

Tabla 3: Valores promedio de consumo de agua (litros por día con desviación estándar) con el método de flujo de savia usando las ecuaciones calibradas y la ecuación original y el método de validación gravimétrico. 30

Tabla 4: Parámetros estadísticos de la prueba no paramétrica Mann-Whitney, comparación entre consumo hídrico (L/día) obtenido mediante mediciones gravimétricas y mediante sondas TDP con coeficientes calibrados. 32

CAPÍTULO DOS

Comparación de transpiración entre juveniles de *Persea americana* y dos especies forestales nativas de la franja aguacatera del centro de México 35

Tabla 1. Características dasométricas de los árboles empleados en el experimento (media \pm error estándar de la media). 46

Tabla 2: Periodos de tiempo tomados en cuenta para la estimación y comparación de la transpiración en las distintas temporadas del año 2020. 49

Tabla 3: Promedios de densidad de flujo de savia máxima diaria y el error estándar de la media para *Fraxinus uhdei*, *Pinus devoniana* y *Persea americana* en las cuatro temporadas; seca cálida (SC), lluviosa temprana (LLT), lluviosa (LL) y seca fría (SF). 54

Tabla 4. Valores promedio y error estándar de la media para consumo neto (L/día), consumo hídrico estandarizado por la superficie de área foliar (L/m²/día) y lámina de transpiración (mm/día) en juveniles de tres especies; *Fraxinus uhdei*, *Pinus devoniana* y *Persea americana*, en cuatro temporadas; seca cálida (SC), lluviosa temprana (LLT), lluviosa (LL) y seca fría (SF). 57

Tabla 5. Valores de flujo de savia para especies del género *Persea*, género *Pinus* y género *Fraxinus*. 67

DEDICATORIAS

A mi madre, por siempre confiar en mí para mi desarrollo personal y profesional, anteponiendo cualquier situación al bienestar de mi hermano y el mío. sin duda alguna, el amor más grande, sincero y puro.

A mi padre, por todo el apoyo que me ha dado, por siempre tener una frase que tranquiliza e inspira y por ser para mí un ejemplo de fortaleza y de lucha constante.

A mi hermano, que ha sido parte fundamental para mi motivación día a día para tratar de sobresalir.

A Draco, por ser el perrhijo de la familia durante 8 años, el cual me ha ayudado mucho a levantar mi ánimo en momentos difíciles.

Por último, este trabajo también se lo dedico a mi tía Soco, la cual ya no se encuentra con nosotros y a la cual extrañaré por el resto de mi vida.

Gracias tía por el apoyo y amor incondicional que siempre me diste. Si existe otra vida después de esta, cuando llegue el momento, te buscaré y nos reuniremos de nuevo con el abuelo.

Te quiero infinitamente.

AGRADECIMIENTOS

Quiero primero agradecer a toda mi familia. Cada uno de ellos siempre me dieron cariño y amor, así como palabras de ánimo, de comprensión y de acompañamiento hacia mi persona. Una mención especial para mis primos, los cuales por años hemos formado una hermandad tan fuerte, que sobresale por cualquier conflicto que llegue a nuestras vidas. Sin duda alguna, son un pilar fundamental para mí.

Qué sería de esta vida sin las demás personas que tengo a mi lado, las cuales siempre tengo presentes y que, aunque pase tiempo sin hablar con algunos, cuando nos ponemos en contacto, el lazo siempre se mantiene fuerte. María, Amairany, Uriel, Carlos, Migue, Yonhatan, Andrés (Vainilla), Victor, Karina, Toño, Michelle, Maura, Alejandra, Esthela, Juan (Sponch), Cristian (Gato), Pancho, Memo, gracias por todo. Quiero mencionar especialmente a Manu, que, siendo mi amigo por muchos años, desde 2020 ha sido mi mejor amigo, mi confidente, la persona que siempre tiene un comentario exacto para reflexionar sobre la vida y, no menos importante, fue pieza importante en este proceso de maestría, apoyándonos en nuestras tareas, en nuestros escritos, en ideas revolucionarias y otras no tanto, teniendo momentos de risa a carcajadas y otras ocasiones tocando fondo personal. Qué sería de mi vida académica y personal si no te tuviera, amigo, gracias por tanto.

En este proceso también conocí muchas personas dentro del laboratorio que estuvieron a mi lado, dándome consejos, platicando, riendo y motivándome. Que buen equipo de trabajo se ha generado. Les agradezco mucho tía Mari, tía Diana, Andrea, Felipe, Fernanda, Luisa, Lalo, Lupita, Deivid, Edgar, Vania, Joss, Marisol, Poncho.

A mi asesor, el Dr. Alberto Gómez-Tagle por confiar plenamente en mis capacidades, por aprender muchas cosas gracias a él, por brindarme siempre su ayuda en momentos difíciles y por acompañarme de excelente manera en todo este proceso. Estoy completamente seguro que no podría haberme desarrollado de esta manera si no fuera por su guía.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por haberme brindado apoyo económico con una beca de maestría, sin la cual, no habría podido cursar el posgrado.

A mi segunda casa, la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, la cual me permitió hacer un posgrado y me dio oportunidad de desarrollar mi potencial en sus instalaciones. De manera puntual, doy gracias al Instituto de Investigaciones Sobre los Recursos Naturales y a su programa de maestría, por la formación académica brindada. Jamás me arrepentiré de estudiar una licenciatura y un posgrado en esta casa de estudios. Que dicha y orgullo se nicolaita.

“pis-pas, pis-pas, calis calás, calis calás, shhh ¡pummm! ¡San Nicolás!”

La presente investigación fue financiada parcialmente por los proyectos: PFCTI/ICTI/2019/A/315, CONACyT/PDCPN2016/3053 y COFOM-UMSNH “Evaluación de la captación hídrico-pluvial mediante la metodología ecohidrológica de bosques templados en el estado de Michoacán” y CIC-UMSNH “Cuantificación del consumo hídrico en cultivo de aguacate y bosques nativos de la franja aguacatera de Michoacán”.

RESUMEN

Michoacán ocupa el primer lugar en producción del fruto en el país (86%), ocupando aproximadamente 200,000 has en el estado. Una gran cantidad de esta superficie ha reemplazando bosques y el impacto hidrológico de este cambio de uso del suelo es aún desconocido. Entonces; ¿Cuánta agua consume *Persea americana* en comparación con especies nativas de los bosques en el centro de México?

Para esto, comparamos el desempeño de sensores de flujo de savia tipo Granier (TDP) para estimar el consumo de agua en aguacate (*Persea americana* var *Hass*) y dos especies nativas de los bosque montanos del centro de México; *Pinus devoniana* y *Fraxinus uhdei*. Realizamos mediciones de flujo de savia en individuos juveniles de las tres especies en condiciones de campo semi-controladas y se calibraron los sensores TDP bajo condiciones de laboratorio con el fin de obtener los coeficientes de ajuste a y b del modelo original de Granier para estimar la densidad de flujo de savia ($u = aK^b$), correspondientes para cada especie. Los resultados indican que la ecuación original de Granier (coeficientes $a=0.0119$ y $b=1.231$) subestima en aproximadamente 6 veces menos para aguacate, 5 veces para pino. Para el caso de los fresnos, la ecuación original sobreestima en el flujo de savia aproximadamente 7 veces. Los coeficientes obtenidos para pinos ($a= 0.102$; $b=1.465$), fresnos ($a= 0.002$; $b= 2.540$) y aguacates ($a= 0.128$; $b= 1.874$), permitieron estimar consumos hídricos que muestran concordancia con los valores de consumo hídrico medidos en forma gravimétrica.

Posterior a la calibración, se realizó un experimento de campo empleando juveniles de las tres especies. Para estimar la transpiración a escala de individuo, se realizaron mediciones de flujo de savia, se registraron variables meteorológicas y además se cuantificó la densidad estomática y el área foliar. El experimento se llevó a cabo en la ciudad de Morelia, Michoacán, durante un periodo de 122 días, abarcando tres temporadas estacionales en el año 2020. Los resultados indican que las láminas de transpiración promedio fueron de 0.38 ± 0.06 mm/día para los aguacates, 0.07 ± 0.01 mm/día para los fresnos y 0.06 ± 0.006 mm/día para los pinos, con una importante variación estacional. Los aguacates consumieron en promedio 6.3 y 5.4 veces más agua que los pinos y los fresnos, respectivamente y la densidad estomática de los aguacates fue de 495.6 ± 9.03 estomas por mm^2 , mientras que pinos y fresnos fueron de 61.03 ± 1.42 y 145.2 ± 2.29 estomas por mm^2 , explicando el por qué individuos de pino con áreas foliares mayores transpiran menos agua que los aguacates. La variable meteorológica que mejor explicó la transpiración en todas las especies fue el déficit de presión de vapor, con diferencias entre las temporadas y especies.

Palabras clave: Palta, consumo hídrico, bosque, agua, deforestación

ABSTRACT

Mexico is the world's leading avocado producer, with 45% of global exports. Michoacán occupies the first place in avocado production in Mexico (86%), with approximately 200,000 hectares of avocado plantations. A large amount of this area has been established, replacing native forests, and the hydrological impact of this change in land use is still unknown. So, a question arises. How much water does *Persea americana* use compared to the main native tree species of forests in central Mexico?

To answer this question, we compared water consumption between avocado (*Persea americana* var *Hass*) and two native species of the montane forests of central Mexico; Lacio pine (*Pinus devoniana*) and Mexican ash (*Fraxinus uhdei*).

To do so, we performed a two-phase study. First, we calibrated Granier-type sap flow sensors (TDP) to estimate water consumption in saplings of the target species. And second, we performed sap flow measurements in saplings of the three species under semi-controlled field conditions. The results show that the original Granier equation ($u = aK^b$) with coefficients $a=0.0119$ and $b=1.231$ underestimated avocado's sap flow by nearly 6 times and almost 5 the sap flow of pines. In the case of ash trees, the original equation overestimated the sap flow by approximately 7 times. The coefficients obtained for pines ($a= 0.102$; $b=1.465$), ash trees ($a= 0.002$; $b= 2.540$), and avocados ($a= 0.128$; $b= 1.874$) through calibration allowed estimating water consumption that showed good agreement with the water consumption values estimated from gravimetric measurements.

After the calibration, we carried out a 122 days field experiment comprising the dry-hot, wet (rainy), and dry-cold seasons in 2020 using saplings of the three species. As part of the experiment, we measured sap flow and meteorological variables in 10-minute intervals. Stomatal density and leaf area were also determined. The results indicate avocados' average transpiration depths were 0.38 ± 0.06 mm/day, with 0.07 ± 0.01 mm/day for ash trees and 0.06 ± 0.006 mm/day for pines. All species showed a significant seasonal variation. Avocados consumed, on average, 6.3 and 5.4 times more water than pines and ash trees, respectively. The stomatal density analysis revealed that avocados had 495.6 ± 9.03 stomata per mm^2 , while pines and ash trees had 61.03 ± 1.42 and 145.2 ± 2.29 stomata per mm^2 . Stomata density explains why pine individuals with larger leaf areas transpire less water than avocados. Finally, Vapour Pressure Deficit was the meteorological variable that best explained transpiration in all species.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO) señala que la producción mundial de aguacate (*Persea americana*) incrementó de 1.8 millones de toneladas a 8.2 millones de toneladas, entre 1990 a 2020. Esto como consecuencia de la superficie ocupada por este cultivo que también ha incrementado de 285,674 hectáreas a 825,532 hectáreas en los mismos 30 años (FAOSTAT, 2020).

El gran incremento en la demanda de este fruto en el mercado internacional, especialmente en Estados Unidos y Europa ha propiciado que este sea uno de los cultivos con más expansión territorial en donde, inclusive, ha comenzado a desplazar a otros cultivos por ser más rentable (Monsalve, 2021). Tal es el caso de Colombia, en donde en años recientes ha sucedido una expansión exponencial del cultivo de aguacate, ubicándose en grandes superficies en donde previamente existían cultivos de café (Monsalve, 2021). Debido a esto, para el año 2020, al menos 65 países se encuentran produciendo este fruto, en donde la producción ha sido dominada por México, con el 29% de la producción global, seguido de Colombia con el 10.7 %, República Dominicana con el 8.3 %, Perú con el 8.1 %, Indonesia con el 7.4% y Kenia con el 3.9 % (FAOSTAT, 2020).

De acuerdo a datos del Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP-SAGARPA, 2022), entre el año 2003 y 2020 la producción de aguacate en México incrementó en más del 250%, produciendo menos de un millón de toneladas anuales a 2.39 millones de toneladas anuales en una superficie que incrementó de 97,786 a 241,136 hectáreas. El estado de Michoacán ha liderado al resto de los estados en producción de aguacate con el 75.19% para el año 2020. En este estado, la superficie cultivada llegó a las 169,939 hectáreas en el mismo año, que corresponde al 70.47% a nivel nacional (datos hasta diciembre de 2021) (SIAP-SAGARPA, 2022).

El aumento en el área ocupada para este cultivo ha estado relacionado con procesos económicos internacionales, como el ingreso de México al Tratado de Libre Comercio de América del Norte en 1994 y posteriormente al mercado asiático en 2005 (Periódico Oficial del Estado de Michoacán, 2016). Aunado a esto, modificaciones al artículo 27 de la Constitución Mexicana, que entró en vigor en 1992 y la Ley Forestal de 1992, permitieron la titulación y venta de las tierras comunales, así como el proceso para regular el aprovechamiento forestal, que pasó de un extenso papeleo de certificación de legalidad, implicando un gran periodo de tiempo de documentación, a un sello con un martillo especial utilizado para marcar los troncos, dándole legalidad a la carga. Lo anterior tuvo como consecuencia en algunos casos un abuso del uso del martillo, así como la falsificación del mismo, dando como resultado la explotación ilegal de la madera a mayor escala (Barsimantov & Navia, 2012).

Por otro lado, Peñuela-Arévalo y Carrillo (2013) mencionan que las áreas de bosques de pino y encino de las partes altas de las cuencas en el centro de México, son zonas de recarga de acuíferos y proporcionan agua para cerca de 42,733 millones de personas (INEGI, 2013). Además, se sabe que los sistemas forestales son muy importantes en cuanto al abastecimiento y “producción” de agua (Hamilton, 2009), misma que puede ser modificada antropogénicamente a través del cambio de uso de suelo y gestión del agua, ya que las alteraciones de la cobertura vegetal pueden modificar drásticamente los procesos hidrológicos (Van Der Ent, *et al.*, 2010). En la franja aguacatera de Michoacán (la cual es una zona que cumple con las características edáficas y meteorológicas ideales para el cultivo de este fruto), estas zonas se encuentran sujetas a una fuerte presión de cambio de cobertura y uso del suelo (Morales-Manilla y Cuevas, 2012). Es innegable el gran impacto a nivel económico que el cultivo de aguacate ha tenido. De acuerdo con las estadísticas del SIAP (2022) para 2021, el valor de producto del aguacate alcanzó 2,526 millones de dólares estadounidenses, de los cuales Michoacán aportó 1,944 millones (76 %). Sin embargo, existe evidencia de que la producción de este fruto implica una competencia por el agua con otros cultivos, actividades industriales y uso doméstico y urbano (Budds, 2012; Gómez-Tagle *et al.*, 2022).

Debido al modelo agroindustrial de producción de aguacate predominante, el panorama se vuelve cada vez más complicado en cuanto a la escasez de agua. Dos casos emblemáticos de esta situación se encuentran en Chile, en las regiones de Petorca y La Ligua. En estas regiones, el aumento de la superficie del cultivo de aguacate debido a la gran demanda de éste en los mercados europeos (Chile es el principal abastecedor de dichos mercados, Holmqvist, 2020), a las políticas de privatización del agua, la sobreexplotación de la misma y factores climáticos cambiantes han provocado sequías extremas en estas regiones, han afectado en gran medida a los productores pequeños y a la gran mayoría de los habitantes de la zona (Budds, 2003, 2012, 2018). Esta extracción ha provocado una grave escasez de agua para las comunidades locales, lo que limitaba el derecho humano al acceso al recurso hídrico (Resolución 64/292, ONU-DAES).

Aún con toda esta problemática ambiental, existe poca información científica sobre el impacto a nivel hidrológico que este cultivo puede tener sobre las zonas en las que se establece. Dentro del grupo de investigación del departamento de Ciencias de la Tierra del Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, se han estudiado los efectos de este cultivo en la partición de la precipitación (Gómez-Tagle *et al.*, 2019), además de los efectos en la infiltración y permeabilidad de agua en el suelo (Alvarado-Huitrón, 2021), así como la

distribución de ollas de agua asociadas al cultivo de aguacate en la franja aguacatera del estado (Soto-González, 2019). Para ello, se han realizado diversos trabajos en donde se comparan bosques nativos de pino-encino y huertas de aguacate. Se reporta que, en cuanto a la partición de la precipitación, la mayoría de los componentes entre ambas coberturas son similares, excepto con el escurrimiento cortical, que llega a ser 14 veces mayor en el bosque de pino- encino. Por otro lado, Rosas-Rangel *et al.* (2019) muestran cómo se reduce la capacidad de infiltración de los suelos cuando ocurre el cambio de uso del suelo de bosque a plantación de aguacate. Así mismo, se ha analizado el consumo de agua del cultivo a nivel municipal empleando la perspectiva de huella hídrica (*Water footprint*) de Hoekstra *et al.* (2011). Gómez-Tagle y colaboradores (2022) reportan que el cultivo de aguacate en el municipio de Uruapan, requiere en promedio 417.1 L de agua por Kg de aguacate producido en condiciones de temporal, mientras que en las huertas bajo riego esta relación llega a los 1071.4 L de agua por Kg producido, con eficiencias de 9.88 ton/ha/año en condiciones de temporal y 10.26 ton/ha/año bajo riego. Sin embargo, este estudio emplea una perspectiva a nivel municipal y considera supuestos como; la homogeneidad en todo el municipio estudiado para las condiciones del suelo, las condiciones meteorológicas y las condiciones del cultivo. Por lo tanto, puede tener errores considerables a partir de la acumulación de fuentes de error. Actualmente y aun cuando existe una considerable presión social, el impacto hidrológico de este cultivo, es un tema que no ha sido abordado con suficiente profundidad. Esto, tanto a nivel de individuo, como de sitio y huerta, por lo que es crucial contar con comparaciones de consumo hídrico entre este cultivo y de las especies forestales nativas que desplaza este cultivo en la franja aguacatera del estado de Michoacán (México) a fin de establecer estrategias de manejo que consideren el consumo hídrico y la posible sustentabilidad hidrológica y ambiental del cultivo.

Existen diversos métodos para cuantificar el consumo de agua por la vegetación, en donde uno de los más usados es el método de medición de flujo de savia por disipación de calor de Granier (1985, 1987), el cual consiste en dos sensores cilíndricos, los cuales contienen un termopar tipo T y sólo uno tiene una resistencia que se calienta a 0.2 W. Ambos sensores se insertan radialmente en el tronco, separados por 10 cm, con el sensor con la resistencia por arriba, en el sentido de flujo, del segundo. Al sensor con la resistencia se le proporciona energía constante y la diferencia de voltaje medida entre los dos sensores se reduce a medida que el flujo de la savia aumenta por arrastre de la pluma térmica generada en el xilema por la resistencia. Este método no sólo permite conocer la cantidad de agua que absorben

las especies arbóreas, sino también se pueden observar con gran resolución los patrones de consumo que estos tienen en periodos de tiempo definidos.

Por lo tanto, nuestras preguntas de investigación son las siguientes:

1. ¿La ecuación original de Granier es correcta para estimar el flujo de savia real de *Persea americana*, *Pinus devoniana* y *Fraxinus uhdei*?
2. ¿Qué especie presenta los mayores flujos de savia y transpiración?
3. ¿Qué variables explican la transpiración diferenciada en las especies?
4. ¿Cuáles son los principales factores meteorológicos que controlan el proceso de la transpiración en estas especies?

De acuerdo con las preguntas de investigación, los objetivos se definen de la siguiente manera:

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL:

Evaluar la transpiración de *Persea americana*, variedad *HASS* y compararla con la transpiración de especies nativas de bosque de coníferas que se ubican dentro de la “franja aguacatera” en Michoacán, México.

OBJETIVOS PARTICULARES:

1. Calibrar la ecuación original de Granier (1985, 1987) para generar coeficientes que describan adecuadamente el proceso de flujo de savia en especies de interés y validar el método con un experimento de campo, comparando la ecuación original.
2. Cuantificar y comparar la transpiración de individuos juveniles de *Persea americana* y especies nativas de los bosques de coníferas de la franja aguacatera, mediante el sistema de flujo de savia.
3. Evaluar la respuesta del flujo de savia a las variables meteorológicas en distintas temporadas en el año.

El presente documento se divide en cuatro secciones principales, las cuales son: una introducción general, el capítulo uno que explora el primer objetivo particular, el capítulo dos que está centrado en los objetivos particulares dos y tres, y finalmente las conclusiones generales del trabajo.

CAPÍTULO UNO

**Calibración de sensores de flujo de savia
TDP para estimación de consumo hídrico en
aguacate (*Persea americana*) y dos especies
arbóreas nativas de bosque montano del
centro de México**

RESUMEN

En este capítulo, se calibró la ecuación original de flujo de savia y evaluamos el desempeño de sensores de flujo de savia tipo Granier (TDP) para estimar el consumo de agua en aguacate (*Persea americana* var Hass) y dos especies nativas de los bosques montanos del centro de México; *Pinus devoniana* y *Fraxinus uhdei*. La calibración se realizó bajo condiciones de laboratorio usando tallos de individuos correspondientes para cada especie, forzando el paso de agua por los mismos con una bomba de succión a diferentes presiones conocidas y midiendo el flujo efectivo de agua con sensores de presión, con el fin de obtener los coeficientes de ajuste a y b del modelo original de Granier para estimar el flujo de savia ($u = aK^b$). Además, se realizaron mediciones de flujo de savia en juveniles de las tres especies en condiciones de campo semi-controladas usando las ecuaciones nuevas y se contrastaron los resultados de consumo hídrico con estimaciones hechas con mediciones gravimétricas. La ecuación original de Granier ($a=0.0119$ y $b=1.231$) en lo general, subestima el flujo de savia en aproximadamente 6 veces menos para aguacate y en 5 veces para pino. Para el caso de los fresnos, la ecuación original sobreestima en el flujo de savia aproximadamente 7 veces. Los coeficientes obtenidos para pinos ($a= 0.102$; $b=1.465$), fresnos ($a= 0.002$; $b= 2.540$) y aguacates ($a= 0.128$; $b= 1.874$), permitieron estimar consumos hídricos que muestran concordancia con los valores de consumo hídrico medidos en forma gravimétrica, los cuales no mostraron diferencias estadísticamente significativas con la obtención del consumo hídrico con ambos métodos ($p>0.05$).

INTRODUCCIÓN

El sistema de estimación de flujo de savia mediante disipación térmica o TDP (*Thermal Dissipation Probe*) propuesto originalmente por Granier (1985, 1987) se ha empleado ampliamente en estudios de ecología forestal, de balance hídrico, así como en la agricultura de frutales para estimar la transpiración a distintas escalas; rama, árbol, huerto, rodal y cuenca. Esto debido a su sencillez, la simplicidad del sistema de medición y la facilidad de fabricación de los sensores (Bush *et al.*, 2010; Davis *et al.*, 2012; Pasqualotto *et al.*, 2019).

Esta técnica se basa en la medición de la diferencia de temperatura entre un sensor que se calienta y un sensor de referencia que se insertan radialmente en el tejido conductor de los tallos leñosos. La densidad de flujo de savia se estima empleando una ecuación derivada empíricamente y validada originalmente para dos especies de coníferas *Pseudotsuga mensiezii* (Mirb.) Franco, y *Pinus nigra* Arnold, así como una angiosperma *Quercus pedunculata* Ehrh. (Granier, 1985, 1987).

La calibración original ha sido aplicada en otras especies leñosas y generalmente ha mostrado un buen nivel de concordancia (Cabibel & Do 1991; Lu & Chacko, 1998; Braun & Schmid, 1999; Clearwater *et al.* 1999,2, Lu *et al.* 2002; McCulloh *et al.* 2007). Sin embargo, se ha reportado que para algunas especies, los coeficientes originales de Granier pueden subestimar el flujo de savia (Taneda y Sperry 2008; Steppe *et al.*, 2010; Hultine *et al.*, 2010; Bush *et al.*, 2010; Pasqualotto *et al.*, 2019). Diversos estudios reportan subestimaciones de hasta del 80% respecto a la densidad de flujo de savia de referencia (Clearwater *et al.*, 1999; Peters *et al.*, 2018; Smith *et al.*, 1996; Bush *et al.*, 2010; Pasqualotto *et al.*, 2019). Estas diferencias han sido atribuidas a distintas causas, como; variaciones fisiológicas, relacionadas con el perfil radial de velocidad de flujo de savia, también a la variación anatómica de los tejidos vegetales incluyendo la heterogeneidad de los vasos y su distribución, así como aspectos metodológicos o técnicos, relacionados con el montaje de calibración o incluso las características propias de los sensores y de su instalación.

Autores como Smith y Allen (1996), Steppe *et al.* (2010) y Pasqualotto *et al.* (2019), recomiendan llevar a cabo la calibración de las sondas antes de realizar un uso amplio de las mismas. En este sentido, el contar con coeficientes adecuados para el análisis de flujo de savia empleando el método de Granier y las sondas TDP es importante, puesto que permite poder estimar densidades de flujo de savia y calcular la transpiración a distintas escalas reduciendo el error que podría generarse aplicando los coeficientes originales de la ecuación propuesta por Granier.

En este contexto, realizamos la calibración necesaria para estimar la densidad de flujo de savia y el

cálculo de transpiración, a partir de mediciones empleando sondas TDP, para tres especies de interés especial: Aguacate (*Persea americana* var *Hass*), fresno mexicano (*Fraxinus uhdei*) y pino lacio (*Pinus devoniana*). El interés en estas especies surge del hecho de que la primera es un cultivo de alto valor comercial, que se ha expandido rápidamente durante las últimas décadas en zonas subtropicales, tropicales de clima mediterráneo e incluso zonas semiáridas, en distintas partes del mundo llegando a abarcar en 2020 un total de 825,532 hectáreas en 65 países (FAOSTAT, 2022). En México este cultivo abarca 241,136.1 hectáreas (SIAP, 2022), de las cuales el 70.5 % se encuentra en el estado de Michoacán. El contar con coeficientes calibrados permitiría estimar el flujo de savia con mayor precisión en este cultivo y contribuir al manejo sustentable de los recursos hídricos empleados en la producción del mismo. Por otro lado, *Fraxinus uhdei* y *Pinus devoniana* son especies nativas de la zona con la mayor producción de aguacate en el mundo; es decir, la franja aguacatera de Michoacán. En esta región, los procesos de deforestación y cambio de uso del suelo para el establecimiento de huertas de aguacate han afectado superficie previamente ocupada de bosque nativo (Morales-Manilla y Cuevas, 2012; Ramírez *et al.*, 2022), en donde *F. uhdei* y *P. devoniana* son especies abundantes en estos bosques (López-Toledo, *et al.*, 2017).

Por lo tanto, el interés es doble. Primero, porque la obtención de los coeficientes específicos calibrados permitirá estimar la densidad de flujo de savia empleando el método de Granier y sondas TDP para estas especies, así como calcular las tasas de transpiración de las mismas, lo cual generaría conocimiento *per se*. Segundo, porque esta información podrá ser aplicada en estudios comparativos posteriores encaminados a evaluar el consumo hídrico de los bosques nativos y las plantaciones de aguacate.

De forma que los objetivos de este trabajo son; i) obtener coeficientes calibrados para la correcta estimación de la densidad de flujo de savia mediante el método TDP de Granier para *P. americana*, *F. uhdei* y *P. devoniana*, bajo condiciones de laboratorio y ii) comparar la densidad de flujo de savia y la transpiración calculada a partir de la aplicación de los coeficientes calibrados, con la densidad de flujo de savia y la transpiración calculada a partir de los coeficientes originales propuestos por Granier (1985).

MÉTODO

Teoría del método de flujo de savia

El método de disipación de calor de Granier (1985, 1987), requiere de un par de sondas para medir el flujo de la savia. Éstas miden la diferencia de temperatura entre dos termopares tipo T (cobre/constantano) insertados en el tejido xilemático de la planta. Uno de estos se calienta empleando una resistencia y aplicando una corriente eléctrica para generar entre 0.1 y 0.2 Watt/hr de potencia (Gutiérrez-López *et al.*, 2018). Los sensores se insertan en el árbol de forma paralela, colocando el sensor con el calentador en la parte superior. El método de disipación térmica (TDP por sus siglas en inglés) se basa en el hecho de que entre mayor sea el flujo de savia (cuando la radiación solar y el déficit de presión de vapor son altos), menor es la diferencia de temperatura entre los dos termopares ya que la savia que fluye de la raíz hacia las hojas, no ha sido calentada y arrastra la pluma de calor generada por el termopar calentado (Figura 1A). Cuando el flujo de savia es bajo o nulo (durante la noche y madrugada) entonces la diferencia de temperatura entre los termopares alcanza su máximo (Lu *et al.*, 2002) (Figura 1B). La diferencia de voltaje, entre los termopares tipo T tiene una relación lineal con la temperatura. El método de TDP de Granier permite a través de un conjunto de ecuaciones, estimar la velocidad de flujo de savia a partir de los datos de diferencia de voltaje o temperatura de los sensores.

La ecuación de original de Granier (1987) toma la forma:

$$u = \alpha K^\beta \quad [\text{Ec. 1}]$$

en donde u ($\text{cm}^3/\text{cm}^2/\text{s}$) es la densidad de flujo de savia, α y β son constantes empíricas con valores de 0.0119 y 1.231 respectivamente, y K es una variable adimensional definida como:

$$K = \frac{\Delta T_{max} - \Delta T}{\Delta T} \quad [\text{Ec. 2}]$$

Donde ΔT_{max} es la diferencia de temperatura máxima diaria en condiciones de flujo cero y ΔT es la diferencia de temperatura entre los termopares.

De acuerdo con Clearwater *et al.* (1999), cuando se trabajan con tallos pequeños (< 6 cm), es posible que la longitud del sensor no sólo abarque el área de albura en donde se localiza el xilema activo, sino que también llegue a invadir el área de duramen; o puede existir el caso de que, al trabajar con tallos más grandes, el sensor no abarque todo el anillo de albura. Este autor menciona que pueden llegar a existir subestimaciones del flujo de savia cuando una porción de la sonda se encuentre insertada en

material no conductor en el árbol, por lo que el error de ΔT se corrige con:

$$\Delta T_{bc} = \frac{\Delta T - b\Delta T_{max}}{a} \quad [\text{Ec. 3}]$$

donde ΔT_{bc} es el valor ΔT corregido, y a y b son las proporciones de la sonda insertadas en la parte activa e inactiva de la albura, respectivamente.

El volumen de flujo de savia F ($\text{cm}^3 \text{ h}^{-1}$) para un árbol definido se obtiene a partir de:

$$F = u SA * 3600 \quad [\text{Ec. 4}]$$

donde SA (cm^2) corresponde a la sección cruzada de la albura. Se asume que el sistema es cerrado y que el volumen de flujo de savia corresponde con el agua transpirada a través de las hojas.

Los sensores de tipo Granier, basados en el trabajo de Davis et al. (2012), fueron construidos de acuerdo al manual de construcción de sensores de Hamilton (2004) (figura 1). De forma adicional, para el experimento de validación, se realizó una modificación a los sensores originales, construyendo un segundo par de sensores de referencia para evitar errores de medición por gradientes térmicos externos (Gutiérrez-López *et al.*, 2018). La construcción de los sensores se realizó en el Departamento de Ciencias de la Tierra del Instituto de Investigaciones Sobre los Recursos Naturales (UMSNH), en Morelia, Michoacán, México.

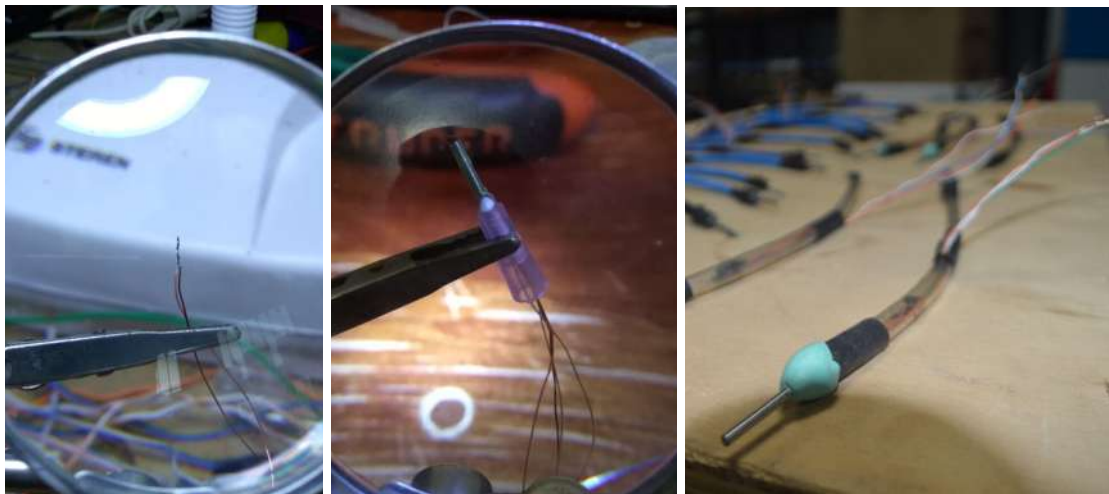


Figura 1: Proceso general de construcción de los sensores. Izquierda: Termopar tipo T (cobre-constantano); centro: Inserción del termopar en la aguja hipodérmica junto con la resistencia de chromel; derecha: instalación de cables de cuatro vías e incorporación del sistema en una tubo de plástico protector. (<https://www.facebook.com/113707077123411/videos/2452257795078566>)

Montaje para calibración y preparación del material

El montaje para la calibración de los sensores TDP está basado en el sistema que emplearon Ma *et al.* (2017). Sin embargo, el sistema usado en el presente estudio consiste en un reservorio de medición (tubo de acrílico transparente 2.5 cm diámetro interno y 90 cm de largo), un espécimen (tallo recién cortado bajo el agua) de la especie de interés, con diámetro entre 2.5 y 10.5 cm y longitud entre 40 y 60 cm, una bomba de vacío con capacidad de succión hasta 100 Cbar (Eikjerkamp, Inc.). De tal manera que la diferencia principal entre el sistema propuesto por Ma *et al.* (2017) y el diseñado para este estudio es que se calculó el flujo de savia de referencia a partir de mediciones volumétricas del agua que entra al tallo empleando un reservorio de referencia y transductores de presión, mientras que el dispositivo de Ma *et al.* (2017) emplea una balanza digital para cuantificar la masa de fluido que pasa a través de la muestra.

El reservorio de medición, estuvo conectado mediante piezas de PVC hidráulico y tubo de hule al espécimen de interés. Éste, se monta de forma inversa, de manera que la sección superior que corresponde a la copa del árbol quede en la parte inferior del montaje y la sección ligada a la raíz en la parte superior (figura 2). El espécimen se conectó mediante conectores de PVC hidráulico y tubo de hule a una manguera hidráulica de alta presión Grainger 20LV71 (100 cm y 400 psi), la cual fue conectada a una bomba de succión de operación manual (Eikjerkamp, Inc.). Entre la bomba y el espécimen se coloca una trampa de agua compuesta de un matraz Erlenmeyer de 250 mL con tapón de hule y conectado a las mangueras de entrada y salida (figura 2). En la trampa se retiene el fluido que sale del espécimen y se evita que ingrese en la bomba de vacío. Las diferentes partes de conexión del sistema están fijadas con abrazaderas metálicas (figura 2). El tubo de hule empleado fue cámara de bicicleta de diferentes diámetros, por su resistencia y elasticidad. En los puntos de conexión se empleó además cinta de teflón (19.0 mm, COFELX, Inc.) y petrolato (Vaseline, Unilever, S.A.) para garantizar el sello entre las partes y evitar fugas.

El sistema consta además de un sensor TDP de flujo de savia construido *ex profeso* de acuerdo con las especificaciones de Gutiérrez-Lopez (2015), y un transductor de presión Honeywell de la serie 26PCA con rango de presión 6.9 kPa. Ambos, conectados a un equipo para registro de datos CR1000 (Campbell, Scientific).

El voltaje de alimentación al registrador de datos se acondicionó empleando un regulador de tipo step-down LM2596 (Makerlab Electronics, Inc.) de 3 Amp y voltaje de salida regulable, entre 1.3 a 30.1 Volts. Por otro lado, el transductor de presión se alimentó con 9.0 V regulados a partir de la salida

de 12.0 V del registrador de datos y empleando otro regulador tipo *step-down* UBEC de 3.0 Amp/hora con salida de 9 Volts (LantianRC, Inc.), mientras que el sensor TDP se alimentó con un voltaje de 1.3 V, para alcanzar una potencia constante de 0.1 Watts y regulado empleando un circuito basado en el regulador LM375, descrito por Gutiérrez-López (2015).

Los sensores de presión fueron calibrados empleando diferentes alturas de columna de agua en el reservorio y cambiando la altura de la columna en intervalos de 5 cm entre los 0.0 y 75.0 cm de altura. El voltaje arrojado por los sensores se encuentra en función de la columna de agua que se le aplique a los mismos (Gómez-Tagle *et al.*, 2010). Por lo tanto, se realizaron regresiones lineales simples entre estas dos variables para obtener una ecuación de calibración para emplearla en los registros de presión diferencial en la calibración de los sensores de flujo de savia.

De forma que se obtuvo un modelo lineal que permite calcular la altura de columna (h_{cm}) a partir del voltaje de salida del sensor (mV_{sensor}), que adquiere la forma $h_{cm} = 7.57897 * mV_{sens} - 5.96362$, ($R^2 = 0.9998$, $p < 0.001$).

Con el fin de evitar daño a los tejidos conductores por choque osmótico, las calibraciones de flujo de savia se llevaron a cabo empleando solución de KCl 0.05 molar en el reservorio de medición, de acuerdo a lo recomendado por Bush *et al.* (2010).

Se emplearon para la calibración cuatro individuos de cada especie: *Persea americana*, *Pinus devoniana* y *Fraxinus uhdei*, los cuales fueron cortados temprano por la mañana (ver sección de medición *in vivo*) a una altura de 2 cm sobre el punto de inserción sobre la superficie del suelo e introducidos inmediatamente en un recipiente con agua. Posteriormente los cortes fueron rápidamente trasladados al laboratorio, donde se realizó un segundo corte bajo el agua empleando una cizalla (Truper T-122), a una distancia de por lo menos 10 cm del corte inicial. Esto, con el fin de evitar la cavitación del tejido vascular y posibles errores de medición. Los especímenes fueron conectados al sistema de medición bajo el agua y cuidando que la porción expuesta del tejido vascular no se encontrara en contacto con el aire.

La tasa de flujo se midió aplicando succiones entre 0 y 60 cBar en intervalos de 10 cBar. Cada succión se mantuvo por al menos 30 min para permitir la estabilización del flujo. La diferencia de temperatura máxima se registró entre las sondas de cada sensor bajo condiciones de flujo cero y durante aproximadamente 1 a 2 horas después de terminar la aplicación de succión.

Con el fin de medir el área y espesor de la albura en los especímenes en la sección ubicada entre las dos sondas, al finalizar cada medición, se agregó una solución de 0.5 % de Safranina O al reservorio y se

hizo pasar a través de los especímenes. Para garantizar la adecuada tinción de éstos, se aplicó una succión de 62 cBar durante 15 minutos y así asegurar el flujo del colorante en el tejido conductor. Al terminar la tinción, los especímenes se cortaron con una sierra en el punto medio entre las sondas y los cortes fueron escaneados con alta resolución (600 dpi) empleando un escáner Hewelett Packard M1132 MFP (Hewelett Packard, Inc.), en donde posteriormente, las imágenes se procesaron con el programa ImageJ v1.49d para cuantificar la superficie de albura.

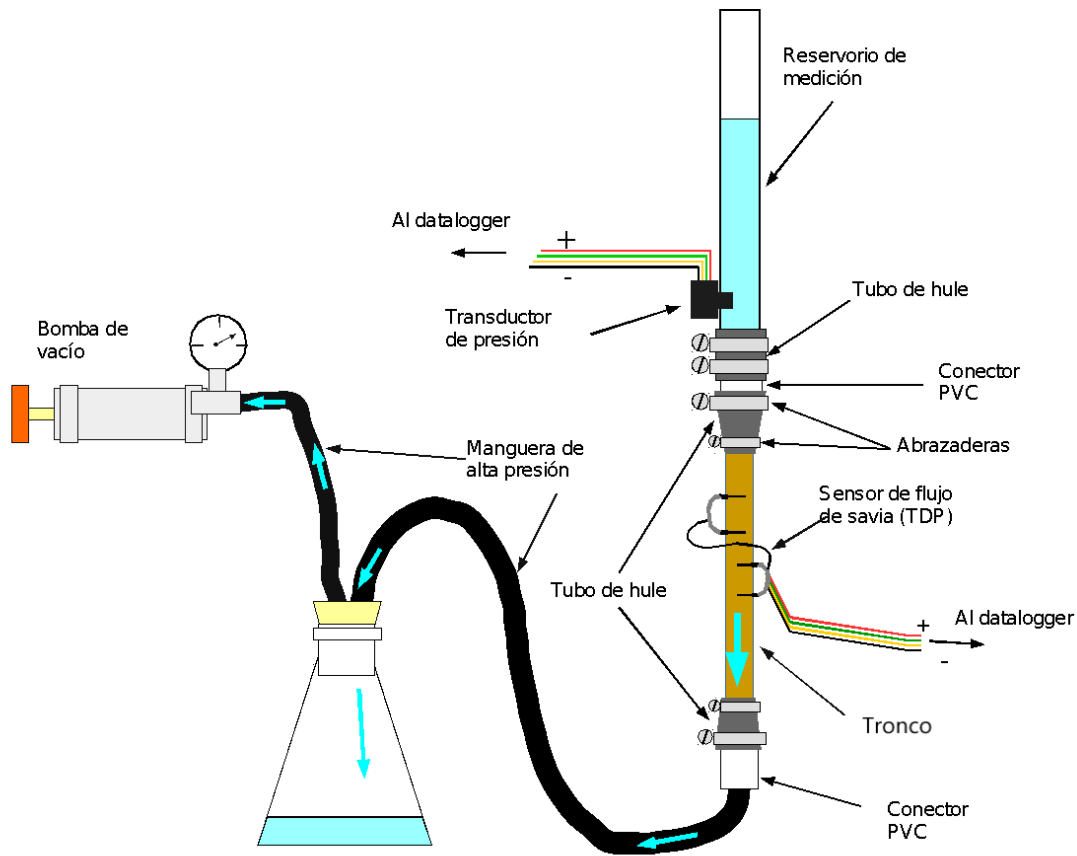


Figura 2. Montaje para calibración de sensores TDP en laboratorio. El flujo en el interior del tallo es generado mediante succión empleando la bomba de vacío. El sensor de presión registra la altura de columna, mientras que el sensor de TDP la diferencia de temperatura asociada al flujo de savia en el interior del tallo. Éste está montado de forma que la porción correspondiente a la copa del árbol queda en la parte inferior, mientras que la correspondiente a la raíz en la parte superior. Como tubo de hule se empleó cámara de bicicleta de diferentes diámetros debido a su resistencia y elasticidad. Las flechas azules indican la dirección del flujo.

Validación de los coeficientes ajustados de la ecuación original de Granier

Se realizó un experimento de campo en condiciones semicontroladas, para lo cual se emplearon individuos juveniles de *F. uhdei*, *P. pseudostrobus* y *P. americana* var. *Hass*. Los experimentos se realizaron en una parcela de investigación ubicada en el Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales (INIRENA) de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo en la ciudad de Morelia, en el estado de Michoacán, México, con coordenadas 19°41'22" N y 101°15'00" W con una altitud de 1 900 msnm, en un área de exclusión con superficie de 441 m², circundada con malla ciclónica, acceso controlado y con vegetación de herbáceas anuales. El experimento se llevó a cabo entre el 19 de abril del 2021 al 6 de mayo del mismo año (17 días).

El clima de la zona de acuerdo con el sistema de García (2004) es templado subhúmedo con la mayor parte de lluvias en verano. La temperatura media anual es de 19.0 °C y la precipitación media anual es de 796.5 mm para el periodo 1951-2010 (Servicio Meteorológico Nacional, 2015). En el sitio se presentan tres temporadas bien marcadas; lluviosa (mediados de junio a octubre), seca-fría (noviembre a enero) y seca-cálida (febrero a mayo). La temperatura promedio mensual más elevada se alcanza antes del solsticio de verano, en mayo, mientras que la más baja en enero. La precipitación durante la temporada lluviosa es de 691.5 mm y corresponde al 86.8 % de la precipitación total anual, mientras que en la temporada seca-fría y seca-caliente son de 27.0 mm y 78 mm que corresponden al 3.4 % y 9.7 % de la precipitación total anual respectivamente.

Como material vegetal, se emplearon 4 plantas de aguacate *Persea americana* var. *Hass* (injertadas en sobre *Persea americana* var. *Drymifolia*) de 2 años de edad, 4 plantas de *Pinus devoniana* de 2.5 años de edad y 4 plantas de fresno *Fraxinus uhdei* de 1.5 años de edad (Tabla 2).

Se empleó la variedad *Hass* de aguacate, debido a que es el cultivar con mayor superficie sembrada en México (Mijares y López, 1998; Loza, 2015). Para el caso de los pinos, se utilizó *P. devoniana* por ser una de las especies más representativas dentro de los bosques del estado de Michoacán, con mayor distribución y abundancia en el rango de elevaciones dentro de la franja aguacatera (1800 a 2500 msnm) y una de las de mayor importancia económica (Viveros-Viveros *et. al.*, 2006; Castellanos *et. al.*, 2015).

Las plantas de aguacate y fresno se obtuvieron de un vivero comercial (Viveros La Peña, Uruapan, Mich.), mientras que los pinos se obtuvieron de un vivero gubernamental (Comisión Forestal del Estado de Michoacán [COFOM]) que produce planta destinada a la reforestación.

Los árboles fueron cuidadosamente trasplantados a recipientes plásticos con volumen de 20 L. Como sustrato se utilizó suelo derivado de ceniza volcánica, con propiedades ándicas y textura franco-arenosa, secado al aire. El sustrato se agregó en forma cuidadosa durante el trasplante para evitar la formación de bolsas de aire entre las raíces y éste, el cual se recompactó hasta lograr una densidad de 1.1 g/cm³.

Una vez en el recipiente plástico, la superficie del sustrato se cubrió con un acolchado de corteza de pino molida y gravilla de 3 cm de espesor para evitar la evaporación directa desde la superficie del sustrato. Los recipientes se cubrieron con material plástico impermeable y se sellaron con silicón, evitando la pérdida de agua desde el suelo o el ingreso de la misma durante los eventos de precipitación. Se acondicionó un tapón hermético que permitiera realizar los riegos necesarios. Después del trasplante, a cada recipiente se le adicionó agua hasta alcanzar la capacidad de campo.

Los sensores de flujo se instalaron en los árboles de cada especie a una altura de 10 cm por encima del suelo. Se instaló el primer par (par original de Granier) en el tronco, con los sensores separados por diez centímetros en espacios hechos con un dremel y rellenos de pasta termoconductora. Del mismo modo, se instaló el segundo par (sensores de referencia) en la parte opuesta del tronco (a 5 cm del suelo) (figura 3). Los sensores junto con una sección del árbol fueron aislados de la intemperie usando aislante térmico reflejante que desde el suelo hasta 10 cm por encima del sensor superior, conforme a lo recomendado por Lu *et al.*, 2004, Hamilton (2004) y Davis *et al.*, (2012). El montaje para la medición de flujo de savia *in vivo* se presenta en la figura 3.

Los datos de voltaje generados por los sensores, se colectaron mediante un colector de datos CR1000 (Campbell Scientific, Inc). Se aplicó una potencia continua de 0.1 W y la diferencia de voltaje entre los sensores se registró cada 10 minutos.

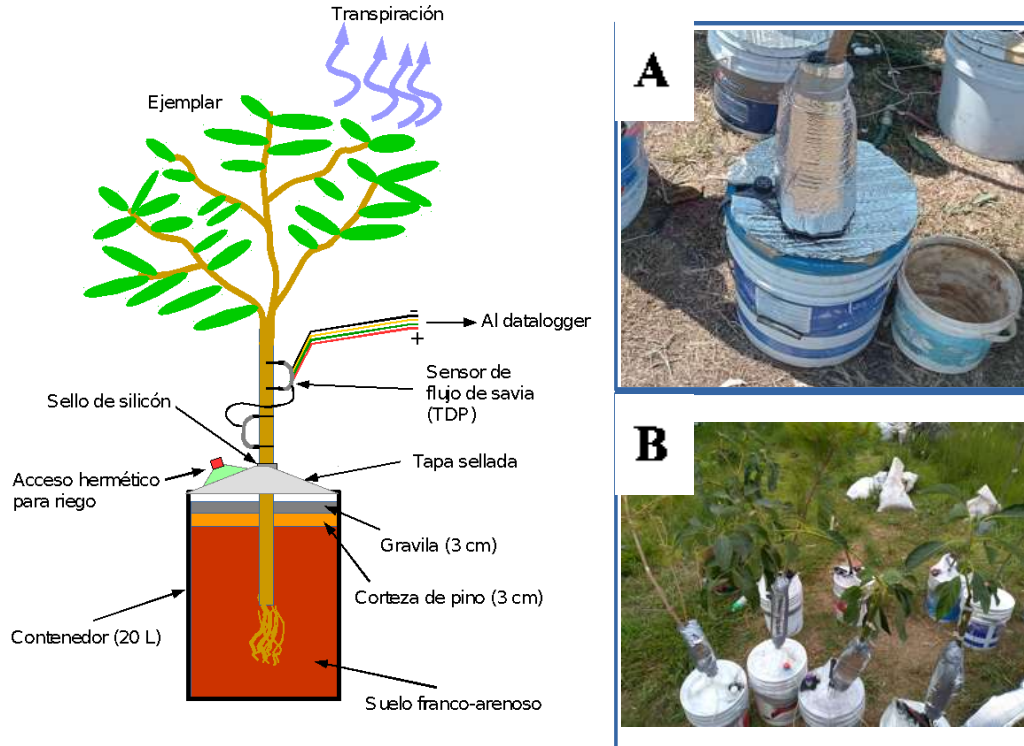


Figura 3. Montaje experimental para la medición de flujo de savia *in vivo*. A) Contenedor con detalle del sellado hermético y acceso para riego. B) Árboles sellados con sensores de flujo de savia instalados.

La alimentación de energía eléctrica para el colector de datos y los sensores de flujo de savia se realizó por medio de un panel solar de 120 Watts, estabilizando la corriente con un controlador de carga solar LandStar LS1024B (Epever Inc.) con el almacén de energía para el funcionamiento por la noche con una batería de carga profunda LTH. El voltaje de salida del controlador de carga fue regulado a 12 V con un regulador de corriente LM 2596 3A (Makerlab Electronics, Inc.). La razón de usar el regulador es que mantiene el voltaje de alimentación estable. La alimentación de los sensores de flujo de savia a 0.1 W se realizó empleando un sistema de entrega de energía variable a partir de la salida de 12 V del CR1000.

Como método de validación para los datos de consumo derivados de los sensores de flujo de savia, se empleó un método gravimétrico, en el que se pesaron los contenedores, junto con las plantas. Con este método estimamos la cantidad de agua perdida por transpiración de cada individuo, a través de la diferencia de peso diaria. Para esto, se realizaron mediciones usando una balanza digital de 40 kg de capacidad máxima y con resolución de ± 10 gr (Torrey, Inc).

Las mediciones se realizaron cada 12 horas a las 7:00 hrs y a las 19:00 hrs con el fin de abarcar el periodo de actividad fotosintética de las plantas. La diferencia de peso entre ambas mediciones correspondió a la pérdida de agua por transpiración. Con el fin de evitar estrés hídrico elevado en las plantas, se realizaron riegos cada tres días para mantener la humedad del sustrato en valores cercanos a capacidad de campo.

Mediciones dasométricas y cuantificación de área foliar

Se midió el diámetro del tronco de los árboles en su base con un vernier digital (Benewell, Inc.) (rango de 15.24 cm, precisión de 0.01 cm). Se midió además la altura del individuo con una cinta métrica (± 0.1 cm) y dos diámetros de copa en direcciones Norte-Sur y Este-Oeste.

La superficie proyectada de copa se calculó a partir del radio promedio de copa y la fórmula para calcular la superficie del círculo $Ac = \pi \times r^2$. Donde Ac es el área de copa, π es una constante con valor de 3.1416 y r es el radio promedio de la copa.

El área foliar se estimó a partir de mediciones manuales para cada planta. En los casos del aguacate y fresno, se midió el largo, de la base de la hoja hasta el ápice de la misma, y el ancho, que fue la distancia entre los bordes de la hoja en la parte más amplia, con un vernier digital con resolución de 0.1 mm. La superficie se aproximó idealizando la lámina foliar (lanceloada) como dos triángulos isósceles opuestos por la base, se empleó la expresión $Af_{hoja} = ((L/2) \times A)$, donde L corresponde a la longitud de la hoja en centímetros y A corresponde al ancho de la hoja en centímetros. El área foliar total de cada planta se obtuvo sumando todos los valores de Af_{hoja} obtenidos.

Para el caso del pino, cada planta se dividió en secciones de 15 cm. En cada sección se seleccionaron al azar 10 fascículos y se midieron el largo y ancho de cada acícula, con un vernier digital. La superficie de cada acícula, se calculó considerando una forma cilíndrica de longitud L_a y ancho a_a , y empleando la expresión; $Af_{acícula} = (\pi \times a_a) \times L_a$. El área foliar del fascículo se obtuvo como $Af_{fas} = Af_{acícula} \times 5$, ya que en *Pinus devoniana*, los fascículos presentan cinco acículas. Las áreas foliares de los 10 fascículos se promediaron Af_{ff} para cada sección del árbol. En cada una de las secciones, se contó la cantidad total de fascículos y posteriormente se multiplicó el área foliar promedio de los fascículos de cada sección (Af_{ff}) por la cantidad de fascículos en la misma. El área foliar de cada pino (Af_{planta}) se obtuvo sumando el área foliar de las distintas secciones.

Tabla 1. Características dasométricas de los individuos experimentales

Especie. individuo	Diámetro tronco (mm)	Altura (m)	Superficie de copa (m ²)	Área foliar (m ²)	Albura (mm ²)
Pino 1	21.7	1.80	1.76	0.61	229.52
Pino 2	20.4	1.90	1.60	0.60	205.15
Pino 3	22.6	1.73	2.86	0.63	247.10
Pino 4	20.4	1.74	1.88	0.55	205.15
Promedio Pinos	21.27 ± 1.07	1.79 ± 0.07	1.82 ± 0.56	0.60 ± 0.03	221.7 ± 20.44
Aguacate 1	16.9	1.57	1.09	0.22	143.78
Aguacate 2	15.4	1.06	1.01	0.28	114.68
Aguacate 3	12.7	1.48	0.39	0.11	71.74
Aguacate 4	14.4	1.45	0.93	0.18	97.39
Promedio Aguacates	14.85 ± 1.76	1.39 ± 0.22	0.85 ± 0.31	0.20 ± 0.07	106.90 ± 30.25
Fresno 1	16.3	1.65	0.23	0.09	132.1
Fresno 2	22.2	1.62	0.36	0.05	280.1
Fresno 3	19	1.23	0.54	0.01	191.8
Fresno 4	16	1.58	0.30	0.08	126.2
Promedio Fresnos	18.25 ± 1.92	1.52 ± 0.19	0.32 ± 0.12	0.06 ± 0.03	182.5 ± 63.20

Obtención de los valores de las variables meteorológicas

Se realizaron registros meteorológicos empleando una estación automática Davis Vantage Pro2⁺ (Davis, Inc.) instalada a 2.0 m sobre el nivel del suelo en el sitio experimental. La estación fue programada para realizar mediciones cada 10 s y registrar los promedios cada de 10 min. La temperatura del aire y la humedad relativa se emplearon para estimar el déficit de presión de vapor (*DPIV*) (Allen *et al.* 2006). La lámina de evapotranspiración de referencia (*ET₀*) se estimó a partir de la temperatura del aire, la radiación solar neta ($W \cdot m^{-2}$), la velocidad del viento ($km \cdot hr^{-1}$), y presión atmosférica (kPa), empleando el método de Penman-Monteith (Allen *et al.*, 2006). El pluviómetro se calibró mediante el método de Calder y Kidd (1978) y se alcanzó una resolución de 0.2 mm.

Análisis de datos

Experimento de calibración

Los datos de voltaje de salida de los sensores de presión diferencial se transformarán a columna de agua por medio de la ecuación de calibración. Estos registros corresponden a mediciones de longitud de agua que se va perdiendo en el tubo contenedor como consecuencia del consumo de agua de los árboles derivado de la succión aplicada. Por lo tanto, se estimó la longitud de columna de agua perdida en el tiempo de medición, de la siguiente manera:

$$\text{Longitud} = \text{Alt}_{t_1} - \text{Alt}_{t_2} \quad [\text{Ec. 5}]$$

Donde Alt_{t_1} es la altura de la columna de agua en el tiempo uno de medición y Alt_{t_2} es la altura de la columna de agua en el tiempo dos de medición.

Posteriormente, la longitud de columna de agua se multiplicó por la superficie de sección cruzada del interior del tubo de mariotte, obteniendo el volumen de agua en el tiempo “x”, [Ec. 6].

$$V = \text{Longitud} * A_m \quad [\text{Ec. 6}]$$

donde:

V: Volumen de agua entre el tiempo 1 y el tiempo 2 de medición

Longitud: Longitud de la columna de agua entre el tiempo 1 y el tiempo 2 de medición

A_m : Superficie de sección cruzada del reservorio de agua

Por otro lado, los datos de diferencia de voltaje de los sensores de flujo de savia recolectados de los árboles se convirtieron a densidad de flujo de savia ($\text{cm}^3/\text{cm}^2/\text{s}$) usando las ecuaciones [1, 2] y la ecuación [3] para la corrección del diferencial de voltaje.

En esta instancia se realizó la calibración del método de flujo de savia, en donde se ajustaron regresiones exponenciales del volumen de agua consumido con las estimaciones con el sistema de la figura 1, en función del índice de flujo k , ya que se tiene demostrado que k se encuentra altamente correlacionado con el flujo de savia (Granier, 1985; Lu *et al.*, 2004, Pasqualotto *et al.*, 2019). Los coeficientes “ a ” y “ b ” estimados fueron sustituidos por los coeficientes de la ecuación original [Ec. 1] para calcular la densidad de flujo de savia.

Experimento de validación

En este experimento se estimó el flujo de savia con los nuevos coeficientes generados para cada especie [Ec. 1]. En ese caso, la ΔT_{max} que ocurre cuando hay condiciones cercanas a flujo cero, fue determinada por medio de las condiciones de más baja concentración de déficit de presión de vapor de cada día (Ward *et al.*, 2017).

Para convertir la densidad de flujo de savia a flujo de savia (cm^3/s), esta se multiplicó por la superficie de la sección transversal de xilema funcional en la sección que se encuentra entre los dos sensores principales (ver sección de estimación de albura). Finalmente, se estimaron los consumos de agua promedio al día por especie, normalizando estos por la superficie de hojas de los árboles [Ec. 3] para poder hacer comparaciones entre especies.

De este modo, para validar los datos de consumo derivados de los sensores de flujo de savia y del método gravimétrico, se realizaron pruebas no paramétricas de Mann-Whitney para verificar que no existieran diferencias estadísticamente significativas, aprobando las nuevas ecuaciones del método del método de Granier para las especies de interés.

La transpiración de las especies, derivadas por el experimento gravimétrico con los individuos, así como las velocidades de flujo de savia fueron analizados estadísticamente con pruebas de análisis de varianza y una prueba posterior de TukeyHSD para encontrar las posibles diferencias estadísticas en la transpiración entre las especies estudiadas. Esto se realizó utilizando el ambiente de programación estadística R 4.1.2 (R Core Team, 2020). Se empleó el criterio de coeficientes significativos al 95 % ($\alpha=0.05$) y se emplearon criterios de bondad de ajuste y análisis de residuales.

RESULTADOS

Calibración de laboratorio

La calibración de los sensores de presión se ajustó con un modelo lineal (figura 4), con un coeficiente de determinación de 0.99, lo cual es el coeficiente mínimo esperado, ya que este es un proceso físico, en donde no interviene ninguna otra variable. Aunado a esto, la raíz del error medio cuadrático fue baja, con 0.65 cm y con errores porcentuales del modelo con el 8.8 y 7.65% para el sensor uno y dos, respectivamente, aceptando entonces estas ecuaciones lineales para predecir la altura de columna con los datos de voltaje recolectado con el CR1000.

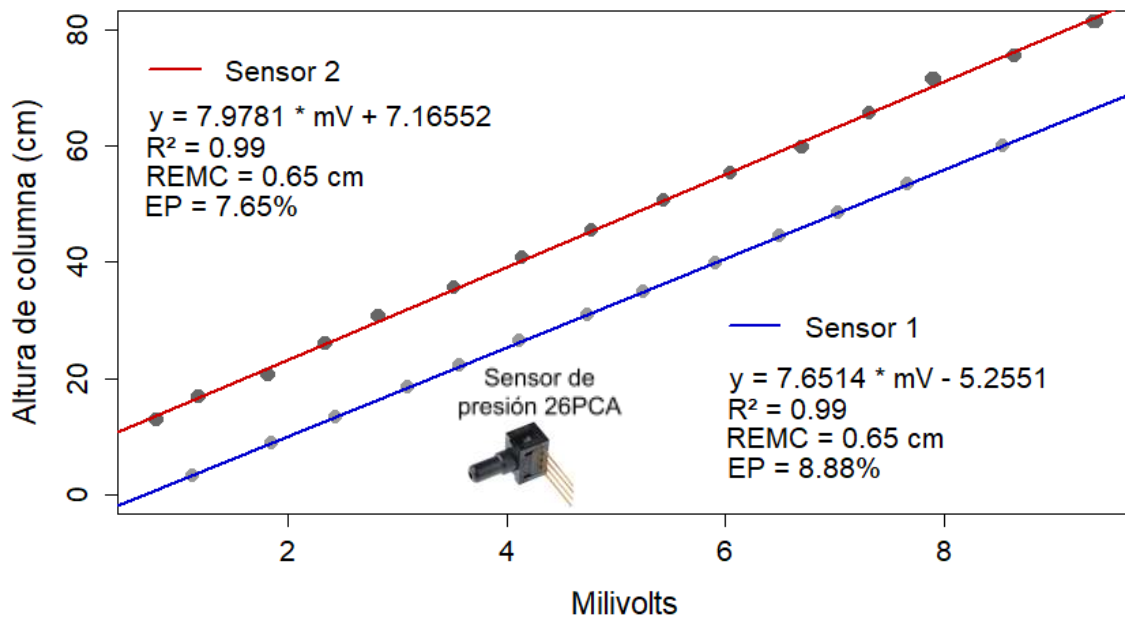


Figura 4. Modelos para calibración de los sensores de presión 26PCA.

En cuanto a la calibración de la ecuación original de Granier con las especies de estudio, los sensores de flujo de savia respondieron de forma inmediata al flujo de agua dentro del tronco causado por la succión en el mismo. Como se observa en la figura 5, en que se presenta el registro de datos para la calibración. A las 16:08 horas comenzó a fluir el agua dentro del tronco, disminuyendo por lo tanto los milivolts arrojados por el sensor de presión, como respuesta a la disminución de la columna de agua. Esta succión, al ser la de mayor presión (60 cbar), provocó el flujo de agua más rápido dentro del tronco, en comparación con el resto de succiones usadas. A la par de esta disminución de la columna de agua, el diferencial de voltaje leído por los sensores de flujo de savia disminuyó rápidamente, provocado por el desplazamiento de la pluma de calor del sensor con la resistencia, debido al gran flujo de agua ocurrido en ese momento.

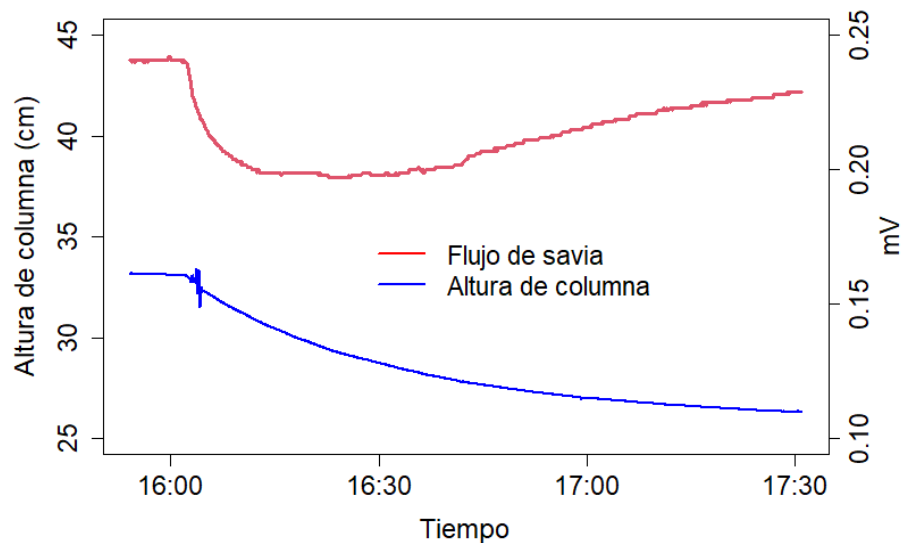


Figura 5: Comportamiento típico de una “corrida de succión” con los datos pareados de diferencia de voltaje de flujo de savia y datos del sensor de presión utilizados.

La medición directa de flujo de savia en los troncos de las tres especies y el ajuste de los datos experimentales, permitió obtener los coeficientes calibrados para las tres especies. La raíz del error medio cuadrático (RMSE) de las tres especies se promediaron en $7.408 \cdot 10^{-4} \text{ cm}^3/\text{cm}^2/\text{s}$, siendo un error muy bajo y presentaron coeficientes de determinación superiores a 0.80.

El resultado de los ajustes mediante regresión entre el coeficiente K y la densidad de flujo de savia de referencia fueron funciones tipo potencia de la misma forma que la ecuación original de Granier, significativas ($p < 0.001$), pero con distintos coeficientes α y β para cada especie analizada (Figura 6,

Tabla 2).

Las ecuaciones con coeficientes calibrados para *Persea americana* y para *Pinus devoniana* resultaron con coeficientes α y β muy similares pero mayores que los coeficientes de la ecuación original de Granier; en cambio, para *Fraxinus uhdei*, los coeficientes fueron menores, en comparación con los originales.

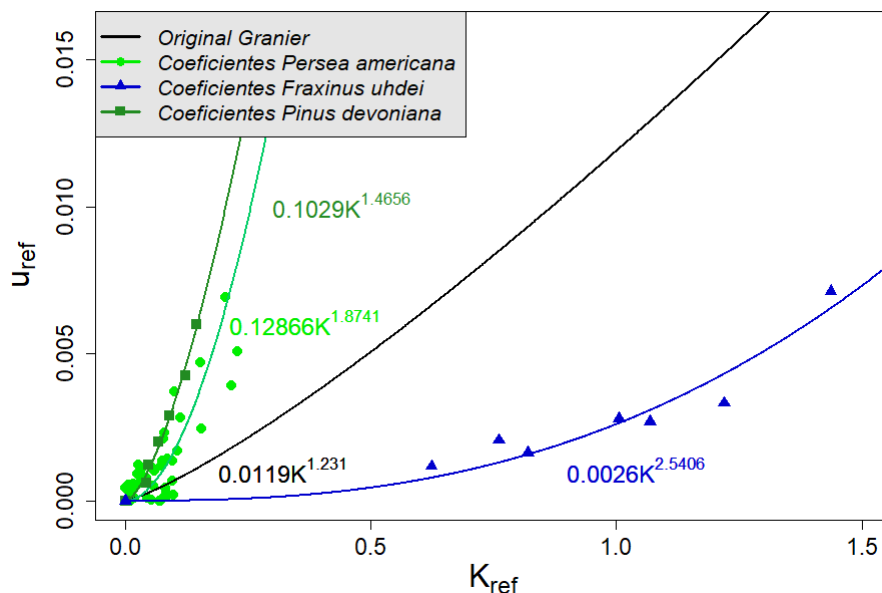


Figura 6: Modelos tipo potencia derivados de la calibración de los coeficientes originales de Granier para *Persea americana*, *Pinus devoniana* y *Fraxinus uhdei*. U_{ref} es la densidad de flujo de savia ($\text{cm}^3/\text{cm}^2/\text{s}$) derivada de los sensores de presión y K_{ref} es el índice de flujo derivado de los sensores de flujo de savia.

Tabla 2. Número de datos empleados, coeficientes α y β calibrados para *Pinus devoniana*, *Fraxinus uhdei* y *Persea americana*, coeficiente de determinación (R^2) y Raíz del error medio cuadrático (REMC).

Especie	n	α ($\text{cm}^3/\text{cm}^2/\text{s}$)	β	R^2	REMC ($\text{cm}^3/\text{cm}^2/\text{s}$)
<i>Pinus devoniana</i>	41	0.1029	1.46566	0.872	5.781×10^{-4}

<i>Fraxinus uhdei</i>	45	0.0026	2.5406	0.843	1.496×10^{-3}
<i>Persea americana</i>	17	0.12866	1.8741	0.890	1.483×10^{-4}
Ecuación original Granier	---	0.0119	1.231	---	---

Validación de los nuevos coeficientes en la ecuación original de Granier

Los datos de consumo hídrico para ambos métodos de medición indican que en el periodo de muestreo (13 días) los árboles de fresno fueron los que en promedio menos agua consumieron, con una media de 0.06 ± 0.03 litros/día de acuerdo con el método gravimétrico, siendo este valor muy similar al estimado con el método TDP con la ecuación usando los coeficientes calibrados (0.05 ± 0.03), resaltando que, al igual que en la figura 6, la estimación de consumo con la ecuación original de Granier sobreestima por cuatro veces al estimado con la ecuación con coeficientes calibrados (tabla 3).

Para el caso del consumo hídrico con aguacates, el consumo estimado con el método TDP calibrado y el método de validación presentan valores muy similares y en donde, caso contrario a lo estimado con los fresnos, el consumo estimado con el método TDP con la ecuación original subestima en 3.6 veces al estimado con la ecuación calibrada. Este mismo comportamiento de subestimación sucede con los pinos, pero ocurriendo una diferencia más amplia en lo estimado con el método TDP con la ecuación calibrada y su validación gravimétrica, en donde lo medido con el flujo de savia supera en 1.6 veces más a lo medido con la validación. Cabe señalar que, en este experimento de validación, los pinos fueron la especie que más consumió agua (bajo las condiciones controladas del experimento), superando inclusive a los individuos de aguacate (tabla 3, figura 7).

Tabla 3: Valores promedio de consumo de agua (litros por día con desviación estándar) con el método de flujo de savia usando las ecuaciones calibradas y la ecuación original y el método de validación gravimétrico.

Especie	Gravimétrico (L día ⁻¹)	Flujo de savia Coeficientes calibrados (L día ⁻¹)	Flujo de savia Coeficientes originales (L día ⁻¹)
<i>Persea americana</i>	0.13 ± 0.17	0.18 ± 0.31	0.05 ± 0.05
<i>Pinus devoniana</i>	0.24 ± 0.18	0.40 ± 0.43	0.06 ± 0.05
<i>Fraxinus uhdei</i>	0.06 ± 0.03	0.05 ± 0.03	0.20 ± 0.06

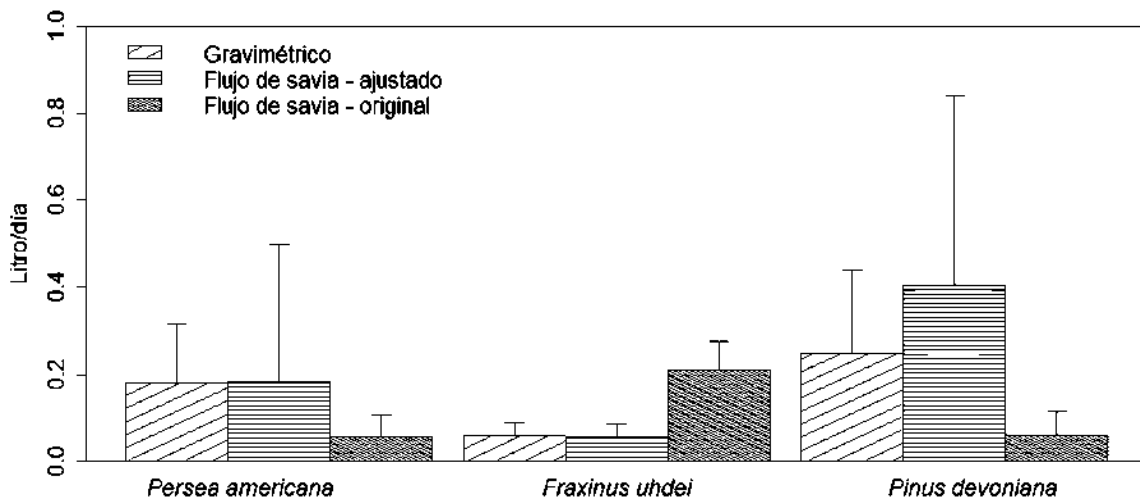


Figura 7: Consumo hídrico estimado (Litros/día) con el método gravimétrico y con el método *TDP* con los coeficientes ajustados y con los coeficientes originales. Las barras indican la desviación estándar.

Las series de datos del experimento de validación con el método gravimétrico no mostraron distribuciones normales, por lo que se aplicó la prueba no paramétrica homóloga a la *t de Student*, que es la prueba Mann-Whitney. Según las pruebas pareadas del consumo de agua medido gravimétricamente contra el consumo de agua medido con el método *TDP* para las tres especies indicaron valores de probabilidad mayores al valor umbral 0.05, indicando que no existe diferencia estadística significativa entre la cuantificación de consumo hídrico mediante el método gravimétrico y empleando sondas *TDP* con los coeficientes calibrados para cada especie (tabla 4). Por lo tanto, los coeficientes calibrados para las tres especies se consideran adecuadas para poder estimar el flujo de savia y el consumo de agua de las mismas.

Tabla 4: Parámetros estadísticos de la prueba no paramétrica Mann-Whitney, comparación entre consumo hídrico (L/día) obtenido mediante mediciones gravimétricas y mediante sondas TDP con coeficientes calibrados.

Gravimétrico vs TDP	W	n	p
<i>Persea americana</i>	790.5	48	0.93
<i>Pinus devoniana</i>	925	48	0.09
<i>Fraxinus uhdei</i>	823	31	0.51

DISCUSIÓN

El método usado para calibrar los coeficientes de la ecuación original de Granier tiene gran confiabilidad y no ha sido reportado en otros trabajos presentes en la literatura, aunque comparten algunos la aplicación se succión o empuje para generar flujo en segmentos de tallos. Se sabe que en la mayoría de los estudios de calibración de TDP se usan secciones de tallos o ramas de las especies para someter a experimentación (Bush *et. al.*, 2010; Fuchs, *et. al.*, 2017, Ma *et. al.*, 2017), aunque también existen aquellos que trabajan directamente con árboles vivos (Pasqualotto *et. al.*, 2019), siendo estos últimos poco invasivos con los individuos y las ecuaciones que se generan son resultado a partir del flujo de savia natural de las plantas, como respuesta al tiempo atmosférico que sucede en el sitio.

Con el sistema usado en este estudio, en la figura 5 se observa como los milivolts del sensor de presión no disminuyen de manera lineal, sino que tienden a una asíntota conforme pasan los minutos, debido a la disminución periódica de la succión; de la misma manera, el diferencial de voltaje del flujo de savia no sólo dejó de disminuir, sino que aumentó hasta valores cercanos al máximo encontrado al comienzo de la corrida de succión. Este aumento sucedió porque el flujo de agua dentro del tronco es tan bajo, que no alcanza a desplazar la pluma de calor por disipación en la albura, justo donde se ubica el sensor superior con la resistencia. Este comportamiento ocurrió con todos los individuos de todas las especies, lo que nos permitió generar con gran fiabilidad las nuevas ecuaciones con un cumulo de datos provenientes de las distintas corridas de succión y con los distintos individuos usados.

Los valores obtenidos para el exponente α fueron mayores en pinos y aguacates (0.1029 y 0.1286, respectivamente), en comparación con el coeficiente de la ecuación original (0.0119), pero en el caso de los fresnos, este mismo coeficiente fue menor en comparación al original de Granier, con 0.0026.

Por otro lado, los coeficientes β fueron un tanto similares al valor de Granier (1.231) en pinos y aguacates, con 1.4656 y 1.8741, respectivamente, pero en fresnos, este valor fue mayor por dos órdenes de magnitud, con 2.54.

Encontramos también que los coeficientes obtenidos con la calibración de la ecuación de Granier sobreestimaron del flujo de savia en *Fraxinus uhdei* y subestiman con *Persea americana* y *Pinus devoniana* con una escala de aproximadamente el 300%, siendo una desproporción muy grande respecto a la ecuación original. Ma *et. al.* (2017) mencionan que para *Robinia pseudoacacia* la ecuación original de Granier subestimó en aproximadamente el 80% el flujo de savia, similar a lo reportado por Pasqualotto *et. al.* (2019) que presenta un error de estimación de flujo en aproximadamente el 60% en *Corylus avellana*. Fuchs, *et. al.*, 2017 encontraron también una subestimación con el flujo de savia de sus especies estudiadas con 23-45% de error. Por el contrario, se tiene reportado también que la ecuación original de Granier funciona bien para estimar el flujo de savia con muy poco error para algunas especies, como *Populus femontii* y *Tilia cordata* (Bush *et. al.*, 2010), por lo que no siempre existirán errores de subestimación de flujo de savia con los parámetros originales.

Por lo tanto, varias pueden ser las razones de la subestimación y sobreestimación del flujo de savia con la ecuación original de Granier. Sun *et. al.* (2012) y Flo *et. al.* (2019) mencionan que el tipo de tejido xilemático juega un papel importante en la estimación de los parámetros nuevos al momento de calibrar la ecuación original, reportando que aquellas especies con porosidad difusa presentan los errores más grandes con un aproximado del 30-60% y aquellas especies con anillos de albura generan los menores errores de estimación, con un rango de 9-15%. Estos resultados pueden ser discutibles ya que la superficie de albura en sección cruzada resulta un tanto complicada estimarla, debido a la complejidad de delimitar sólo los anillos de alta conducción de savia, como lo presenta *Fraxinus uhdei*. Flo *et. al.* (2019) mencionan que la densidad de la madera y el porcentaje de humedad también pueden ser variables que tengan cierta influencia en estos procesos, aunque esto no está bien estudiado del todo.

Otra fuente de error puede estar asociada al diámetro de los árboles a experimentar o a usar para calibrar, ya que, trabajando con árboles de diámetro pequeño (<4-7 cm), una parte de la disipación térmica del sensor superior tiene probabilidades de perderse por la epidermis del tronco hacia la atmósfera y no tanto por la disipación generada por el flujo de la savia, aun cuando la sección de ubicación de los sensores se encuentra aislada térmicamente del exterior (Gutierrez-Lopez *et. al.*, 2018).

Teniendo en cuenta los posibles errores de estimación de los nuevos parámetros α y β , las ecuaciones obtenidas en este trabajo para las tres especies funcionan perfectamente para estimar con gran fiabilidad el flujo de savia en individuos juveniles; esto comprobado con el experimento de validación. Finalmente, sugerimos la necesidad de realizar una calibración de los coeficientes de la ecuación de Granier para cada nueva especie a estudiar, con la diferenciación de árboles jóvenes (diámetro menor a 6 cm) y adultos, así como por cada modificación del sensor que se realice con respecto a la configuración original (Sun *et. al.*, 2012), considerando los puntos débiles de los métodos usados en la literatura para disminuir de gran manera el posible error de estimación de flujo de savia, en donde los modelos estimados pueden llegar a tener errores por debajo del 4% (Bush *et. al.* 2010; Ma *et al.* 2017; Pasqualotto *et. al.* 2019), siendo aceptables para calcular el flujo de savia y la transpiración con suficiente robustez.

CONCLUSIONES

El método de calibración propuesto permitió obtener coeficientes calibrados para las tres especies de estudio y se validó empleando mediciones gravimétricas en árboles vivos. No se presentaron diferencias estadísticas significativas entre el método gravimétrico empleado de referencia y el método TDP con los coeficientes calibrados para cada especie.

Es de suma importancia calibrar la ecuación original de Granier para cada nueva especie en la que se pruebe el método, ya que las posibilidades de subestimar o sobreestimar el consumo de las especies son muy altas. Esto puede ser de gran importancia a la hora de estimar datos de uso de agua y volumen de transpiración en árboles individuales, rodales o escala de cuenca, los cuales pueden ser importantes para la gestión de políticas ambientales o hidrológicas que beneficien al medio ambiente y a la sociedad.

CAPÍTULO DOS

Comparación de transpiración entre juveniles de *Persea americana* y dos especies forestales nativas de la franja aguacatera del centro de México

RESUMEN

México es el principal productor de aguacate a nivel mundial, en donde, en el estado de Michoacán hay cerca de 170,000 hectáreas dedicadas a este cultivo, siendo el principal estado productor del país. Una cantidad considerable de esta superficie se estableció en áreas que previamente fueron ocupadas por bosque nativo y el impacto hidrológico de este cambio de uso del suelo es aún desconocido, en especial el impacto asociado al consumo hídrico. Por lo tanto, nos planteamos la siguiente pregunta; ¿Cuánta agua consume *Persea americana* en comparación con las principales especies arbóreas nativas en el centro de México? Se realizó un experimento empleando individuos juveniles de aguacate (*Persea americana* var. *Hass*), pino lacio (*Pinus devoniana*) y fresno mexicano (*Fraxinus uhdei*). Para estimar el consumo hídrico a escala de individuo, se realizaron mediciones de flujo de savia empleando sondas de TDP tipo Granier. Además, se cuantificó la densidad estomática y el área foliar por individuo y especie y se registraron variables meteorológicas en el sitio. El experimento se llevó a cabo en Morelia, en el centro de México, durante un periodo de 203 días, abarcando las temporadas seca-cálida, lluviosa y seca-fría, así como el periodo transicional entre seca-cálida y lluviosa de 2020. Los resultados indican que las plantas de aguacate tuvieron consumos netos de 1.05 ± 0.15 L/día, mientras que para los pinos y fresnos fueron de 0.19 ± 0.01 L·día⁻¹ y 0.18 ± 0.02 L·día⁻¹ respectivamente, que corresponden a consumos estandarizados por m² de área foliar de: 1.05 ± 0.2 L·día⁻¹m⁻² para aguacates, 0.18 ± 0.03 L·día⁻¹m⁻² para los fresnos y 0.13 ± 0.02 L·día⁻¹m⁻² para los pinos. Las láminas de transpiración promedio fueron de 0.38 ± 0.06 mm/día para los aguacates, 0.07 ± 0.01 mm/día para los fresnos y 0.06 ± 0.006 mm/día para los pinos, con una importante variación estacional. Los aguacates transpiraron en promedio 6.3 y 5.4 veces más agua que los pinos y los fresnos respectivamente. El análisis indicó que la densidad estomática de los aguacates fue de 495.6 ± 9.03 estomas por mm², mientras que pinos y fresnos fueron de 61.03 ± 1.42 y 145.2 ± 2.29 estomas por mm². Esto explica el por qué individuos de pino con áreas foliares mayores transpiran significativamente menos agua que los aguacates. Las variables meteorológicas que mejor explicaron el consumo y la transpiración en todas las especies fueron la temperatura media, el déficit de presión de vapor y la radiación solar, con diferencias entre las temporadas y especies.

Palabras clave: Aguacate, *Pinus devoniana*, *Fraxinus uhdei*, Michoacán, servicios ambientales.

INTRODUCCIÓN

La vegetación tiene un papel importante en la regulación de los flujos de humedad atmosférica y los patrones de lluvia sobre la tierra (Ellison *et al.*, 2017). Los ambientes de bosque suministran una gran parte del agua que se destina a satisfacer las necesidades domésticas, agrícolas, industriales y ecológicas (Hamilton *et al.*, 2009). De acuerdo con Peñuela-Arévalo y Carrillo (2013), las áreas de bosques de pino y encino (*Pinus* spp. y *Quercus* spp.) de las partes altas de las cuencas, en el centro de México, son zonas de recarga de acuíferos y proporcionan agua para cerca de 42,733 millones de personas (INEGI, 2013). Sin embargo, se encuentran sujetos de cambio de cobertura y uso del suelo (Morales-Manilla y Cuevas, 2011).

Uno de los cultivos que se ha extendido ampliamente en las últimas décadas es el aguacate (*Persea americana*) (Garibay y Bocco, 2011). Durante los últimos 30 años, México ha sido el principal productor de aguacate en el mundo y en la actualidad genera cerca de una tercera parte del volumen mundial y el 46 % de las exportaciones globales (FAOSTAT, 2017). El 70.5 % de la superficie nacional sembrada se ubica en el estado de Michoacán, donde se genera cerca del 75 % del volumen de producción del país (SIAP, 2022). La superficie de las plantaciones de aguacate en el estado de Michoacán incrementó en 700 % durante las últimas cuatro décadas, y alcanzó en 2020, una superficie de 169,939.45 ha (Chávez-León *et al.*, 2012; SIAP–SAGARPA, 2022).

Actualmente existe preocupación por los posibles efectos hidrológicos de este cultivo a gran escala. Estudios previos (García-González, 2018; Gómez-Tagle *et al.*, 2019) han demostrado que existe un efecto significativo en la partición de la precipitación en las huertas de aguacate, comparadas con sitios de bosque nativo de la región y se reporta que si bien la mayoría de los componentes de la partición de la precipitación son similares entre el bosque nativo de pino-encino y el cultivo de aguacate, la mayor diferencia se presenta en el escurrimiento cortical que puede llegar a ser hasta 18 veces mayor en el bosque. Por otro lado, el cultivo de aguacate compite por el agua, con otros cultivos, así como con actividades agroindustriales, actividades recreativas, y el uso doméstico y urbano (Budds, 2012; Gómez-Tagle *et al.*, 2022). Debido a la relevancia hidrológica de la cubierta forestal y los grandes cambios de uso del suelo asociados con la expansión de este cultivo en el centro de México, consideramos que es crucial el incrementar el conocimiento sobre el consumo hídrico del aguacate para compararlo en forma objetiva con otros usos del suelo con los cuales que compite a fin de proporcionar información de base para el manejo sustentable del cultivo y su coexistencia con los bosques nativos en la región.

Si bien existe información sobre el consumo hídrico, la eficiencia en el uso del agua y la transpiración del cultivo del aguacate, una de las aproximaciones más comunes es establecer la relación entre consumo/eficiencia de riego y la producción de fruta (ej. Tapia *et al.*, 2012; Moreno-Ortega, Pliego, Sarmiento, Barceló y Martínez-Ferri, 2019). Sin embargo, es de nuestro conocimiento que no existe información sobre el consumo hídrico de este cultivo y de especies nativas de los bosques en la región, obtenidas bajo las mismas condiciones y que permita establecer valores de referencia a nivel comparativo. En este estudio establecemos una base comparativa empleando la estimación de consumo hídrico mediante la medición de densidad de flujo de savia con sondas de disipación térmica tipo Granier, la medición y registro de variables meteorológicas *in situ* así como variables morfológicas de las especies de interés, incluyendo variables dendrométricas, el área foliar y la densidad estomática.

De acuerdo a la perspectiva antes expuesta, la pregunta de investigación que nos planteamos es; ¿Cuál es el consumo de agua de plantas juveniles de aguacate y de dos especies nativas de los bosques de la franja aguacatera del centro de México bajo las mismas condiciones ambientales (meteorológicas y edáficas)? Por lo tanto, los objetivos de este trabajo son; i) cuantificar mediante el método de disipación de calor (*Thermal Heat Dissipation*; Granier, 1987) el flujo de savia y estimar la transpiración de individuos juveniles de aguacate (*Persea americana* var. *Hass*) y de dos especies arbóreas nativas de los bosques de la franja aguacatera del estado de Michoacán (*Pinus devoniana*, *Fraxinus uhdei*) bajo las mismas condiciones ambientales, ii) analizar y comparar entre las especies antes mencionadas el consumo de agua y la transpiración en distintas temporadas del año, iii) Evaluar la respuesta del flujo de savia a los cambios en las variables meteorológicas en distintas temporadas.

MÉTODO

Área de estudio

Se realizó un experimento de campo en condiciones semicontroladas, empleando individuos juveniles de pino lacio (*Pinus devoniana*), fresno mexicano (*Fraxinus uhdei*) y aguacate (*Persea americana* var. *Hass*). El experimento se realizó en una parcela de investigación ubicada en el Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales (INIRENA) de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo en la ciudad de Morelia, en México, con coordenadas 19°41'22" N y 101°15'00" W con una altitud de 1 900 msnm, en un área de exclusión de 0.1 ha, circundada con malla ciclónica, con

acceso controlado y con vegetación herbácea de especies anuales. El experimento se llevó a cabo del 4 de mayo al 23 de noviembre del 2020 (203 días) abarcando la variación estacional anual.

De acuerdo con el sistema de García (2004) el clima es templado subhúmedo con lluvias en verano. La temperatura media anual es de 19.0 °C y la precipitación media anual es de 796.5 mm para el periodo 1951-2010 (Servicio Meteorológico Nacional, 2015). En la zona se presentan tres temporadas bien marcadas; seca-fría (noviembre a enero), seca-cálida (febrero a mayo) y lluviosa (junio a octubre) (García, 2004). La temperatura promedio mensual más elevada se alcanza antes del solsticio de verano (mayo) que coincide con la temporada más seca, mientras que las temperaturas más bajas ocurren en enero (SMN, 2020). El 95 % de la precipitación ocurre durante la temporada lluviosa y aproximadamente el 5 % en la temporada seca.

Por otro lado, el potencial evapotranspirativo del aire representado por el déficit de presión de vapor (VPD) (Allen et al., 1996), alcanza su máximo durante la temporada seca-cálida, justo al final de la misma, mientras que los valores más bajos se presentan durante la parte tardía de la temporada lluviosa (Figura 1.A).

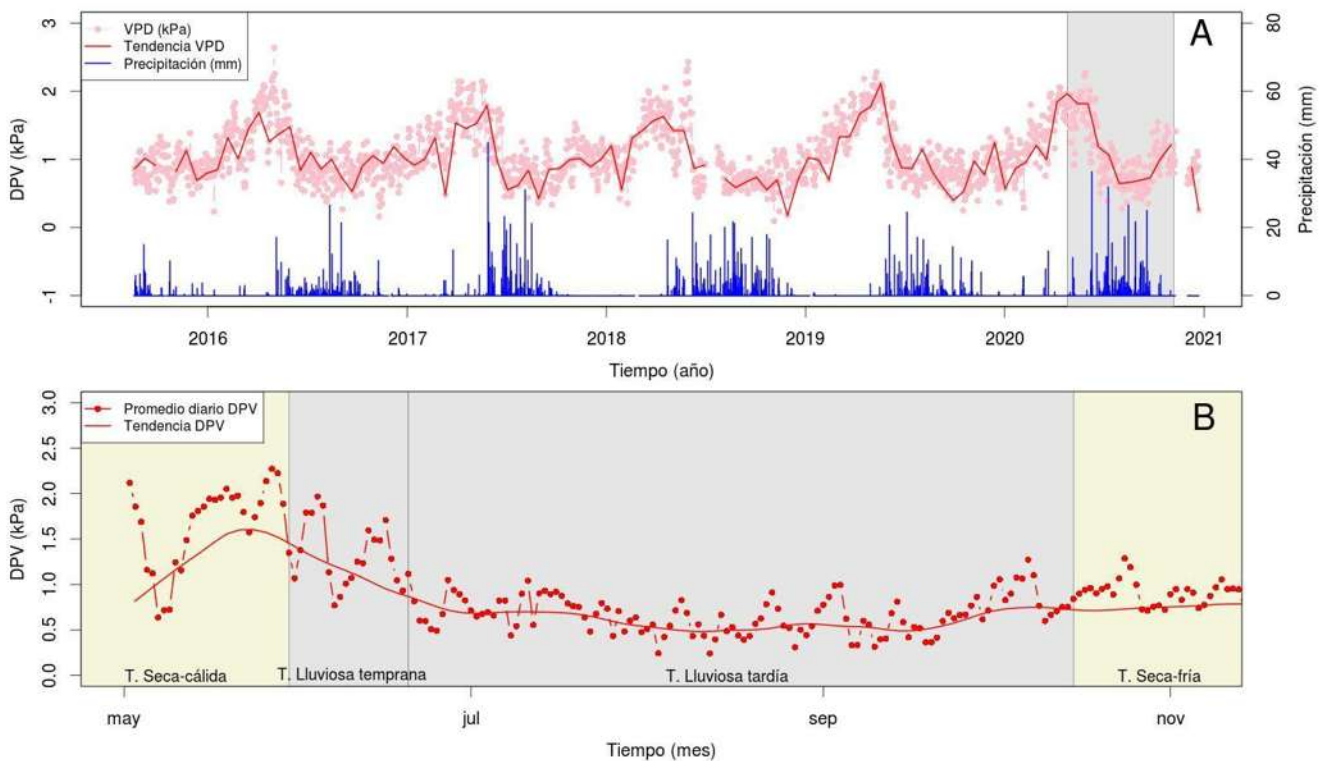


Figura 1. A) Variación y tendencia del déficit de presión de vapor medio (DPV) y precipitación en Morelia (2015-2020) (datos originales de la estación meteorológica RUOA-UNAM). Se observa la

tendencia recurrente y ocurrencia del bajo DPV durante la temporada lluviosa con el mayor DPV, mientras que los valores más altos de VPD se presentan al final de la estación seca de cada año. El área sombreada en gris corresponde al período 2020 considerado en el presente estudio. B) Promedio diario de VPD y tendencia de VPD en el sitio de estudio para el intervalo de tiempo considerado en el presente estudio (mayo a noviembre de 2020). Las áreas sombreadas indican las diferentes estaciones.

Flujo de savia

Diferentes métodos para estimar el flujo de savia en árboles han sido utilizados en estudios ecológicos y agronómicos, en estos se asume que la cantidad de agua que fluye a través del tallo es igual a la cantidad de agua transpirada por las hojas. Comparado con mediciones realizadas a nivel de hoja, las técnicas basadas en medición del flujo de savia permiten realizar mediciones continuas y automatizadas, además de poder escalar a nivel de sitio (Smith et al., 1996).

El método de disipación térmica (TDP por sus siglas en inglés) desarrollado inicialmente por Granier (1985, 1987) se ha utilizado ampliamente en estudios de consumo hídrico debido a su simplicidad y la relativa facilidad de fabricación de los sensores (Davis et al., 2012; Pasqualotto *et al.*, 2019). Este método ha sido utilizado con éxito en especies con albura de porosidad difusa y porosidad anillada (Bush *et al.*, 2010). En esta técnica, los sensores miden la diferencia de temperatura entre dos termopares insertados en el tejido xilemático de la planta. El sensor insertado en la parte superior se calienta al aplicar una corriente eléctrica generando entre 0.1 y 0.2 Watt/hr de potencia (Gutiérrez-López *et al.*, 2018). El calor se transfiere al tallo y es arrastrado por la savia en el interior del mismo. De forma que cuando hay mayor transpiración y el flujo de savia es elevado, la diferencia de temperatura entre los termopares es baja y alcanza valores mínimos al momento de mayor transpiración. Por el contrario, cuando la transpiración es poca o nula, el flujo de savia disminuye, usualmente durante la noche y madrugada, la diferencia de temperatura entre los termopares alcanza su máximo (Granier, 1985, 1987; Lu *et al.*, 2002) (figura 2). Debido a que el voltaje generado por los termopares tiene una relación lineal con la temperatura (efecto Seebeck), el método de TDP permite estimar la velocidad de flujo de savia a partir de los datos de diferencia de temperatura o diferencia de voltaje (Lu *et al.*, 2002; Davis *et al.*, 2012).

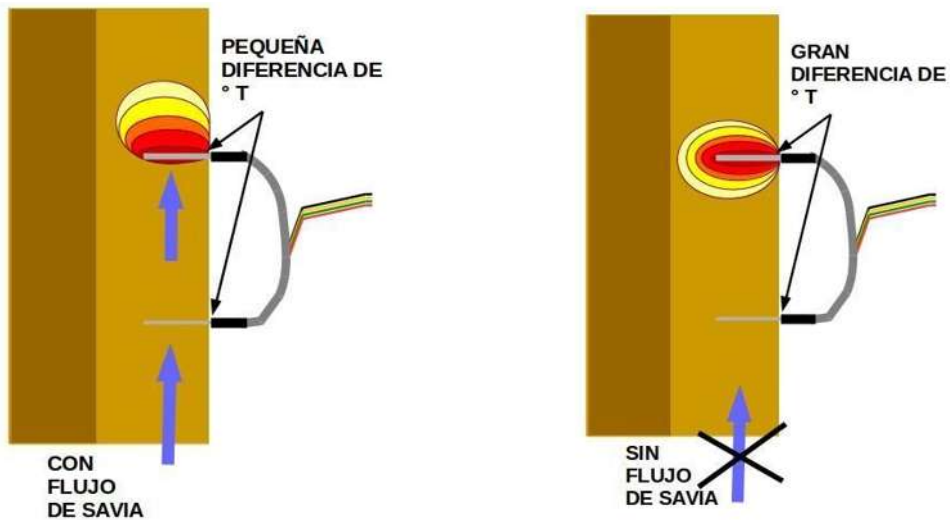


Figura 2. Esquema del funcionamiento de sensores de disipación térmica o tipo Granier.

En este estudio se emplearon sensores de flujo de savia TDP con compensación de gradiente natural (Gutiérrez-López *et al.*, 2018) contruidos *ex profeso* siguiendo las recomendaciones de Gutiérrez-López *et al.* (2015). Se utilizaron termopares tipo T con alambre calibre de 0.12 mm (AG-005) y aislamiento de teflón (cobre-constantano, Omega, Inc.). Los termopares se insertaron en agujas de calibre 18 (1.2 mm de diámetro externo) y longitud de 1.0 cm. Las resistencias de los sensores se fabricaron empleando alambre de *chromel* con calibre 0.12 mm (AG-005) y aislamiento de teflón (Omega, Inc.). Debido al diámetro pequeño de los árboles a instrumentar (≤ 5.0 cm) y con el fin de no dañar los tejidos de los mismos, se aplicó una potencia de 0.12 Watts/hr en forma constante. Se realizaron registros de diferencia de voltaje con intervalos de 10 minutos empleando un datalogger CR1000 (Campbell Scientific, Inc.) y un multiplexador AM16/32B (Campbell Scientific, Inc.). De acuerdo con Granier (1987), el volumen de flujo de savia (F) ($\text{cm}^3 \text{ h}^{-1}$) (ecuación 1) se puede obtener a partir del valor de densidad de flujo de savia (u) ($\text{cm}^3/\text{cm}^2/\text{h}$) (ecuación 2), multiplicado por la sección cruzada de la superficie de albura (SA) (cm^2) determinada para cada individuo en el punto de inserción de los sensores y considerando los coeficientes del modelo original de Granier (1987).

$$F = u * SA$$

[Ec. 1]

$$u = 118.99 K^{1.231} \quad [\text{Ec. 2}]$$

El coeficiente K o índice de flujo se calcula empleando la ecuación (3) con los datos de diferencia de temperatura o diferencia de voltaje (Lu et al., 2002).

$$K = (\Delta V_{max} - \Delta V) / \Delta V \quad [\text{Ec. 3}]$$

donde ΔV_{max} es la diferencia de temperatura máxima diaria y ΔV es la diferencia de temperatura entre termopares. Se considera que los valores de ΔV_{max} se alcanzan cuando hay condiciones de flujo cero.

Sin embargo, Clearwater *et al.* (1999) mencionan que cuando los sensores de flujo de savia no se encuentran completamente inmersos en la albura el método puede generar errores significativos. Estos autores desarrollaron una corrección que considera las fracciones de los sensores en contacto con xilema activo y aquella en contacto con tejido no conductor. Esta corrección considera que las propiedades térmicas de ambas secciones son iguales en condiciones de flujo de savia cero. Por lo tanto ΔV puede expresarse como la suma ponderada de la diferencia de temperatura de dos fracciones del sensor.

$$\Delta V = a \Delta V_{sw} + b \Delta V_{max} \quad [\text{Ec. 4}]$$

donde a es la fracción del sensor en contacto con el xilema activo y b es la fracción en contacto con tejido no conductor, ΔV_{sw} es la diferencia de temperatura para la parte activa, b se calcula como

$$b = 1 - a \quad [\text{Ec. 5}]$$

El valor de ΔV_{sw} puede calcularse a partir de la siguiente ecuación

$$\Delta V_{sw} = (\Delta V - b \Delta V_{max}) / a \quad [\text{Ec. 6}]$$

Por otro lado, diversos autores mencionan el posible efecto del gradiente térmico natural y la posibilidad de que existan registros de ΔV espuriosos (Lu *et al.*, 2002; Gutierrez-López *et al.*, 2018). Para evitar esto, en la práctica, se consideró el método de definición de momento de menor flujo propuesto por Ward *et al.* (2017). En este, se establece que las condiciones de menor flujo de savia o flujo cero a lo largo del día, ocurren cuando se alcanza el valor más bajo de déficit de presión de vapor (Ward *et al.*, 2017). Para ello, en este trabajo se utilizó la información meteorológica recabada en el sitio de estudio (ver sección de variables meteorológicas).

La superficie de albura (SA) para la sección del tallo donde se insertaron los sensores de flujo de savia se estimó empleando los modelos empíricos que describen la relación diámetro del tallo vs SA para cada una de las especies estudiadas (figura 3), los cuales fueron generados mediante el ajuste de ecuaciones de tipo de potencia entre la superficie de albura medida en secciones transversales de tronco teñidas empleando colorante vegetal soluble en agua y el diámetro de la sección del tronco. Se

obtuvieron valores de R^2 de 0.98, 0.86 y 0.98 para pino, fresno y aguacate respectivamente, con valores de raíz del error medio cuadrático (RMSE) de 18.63, 4.36 y 9.41 mm^2 , respectivamente (figura 3). Se registraron datos de flujo de savia durante 203 días, en el periodo que comprende del 2020/05/04 al 2020/11/23.

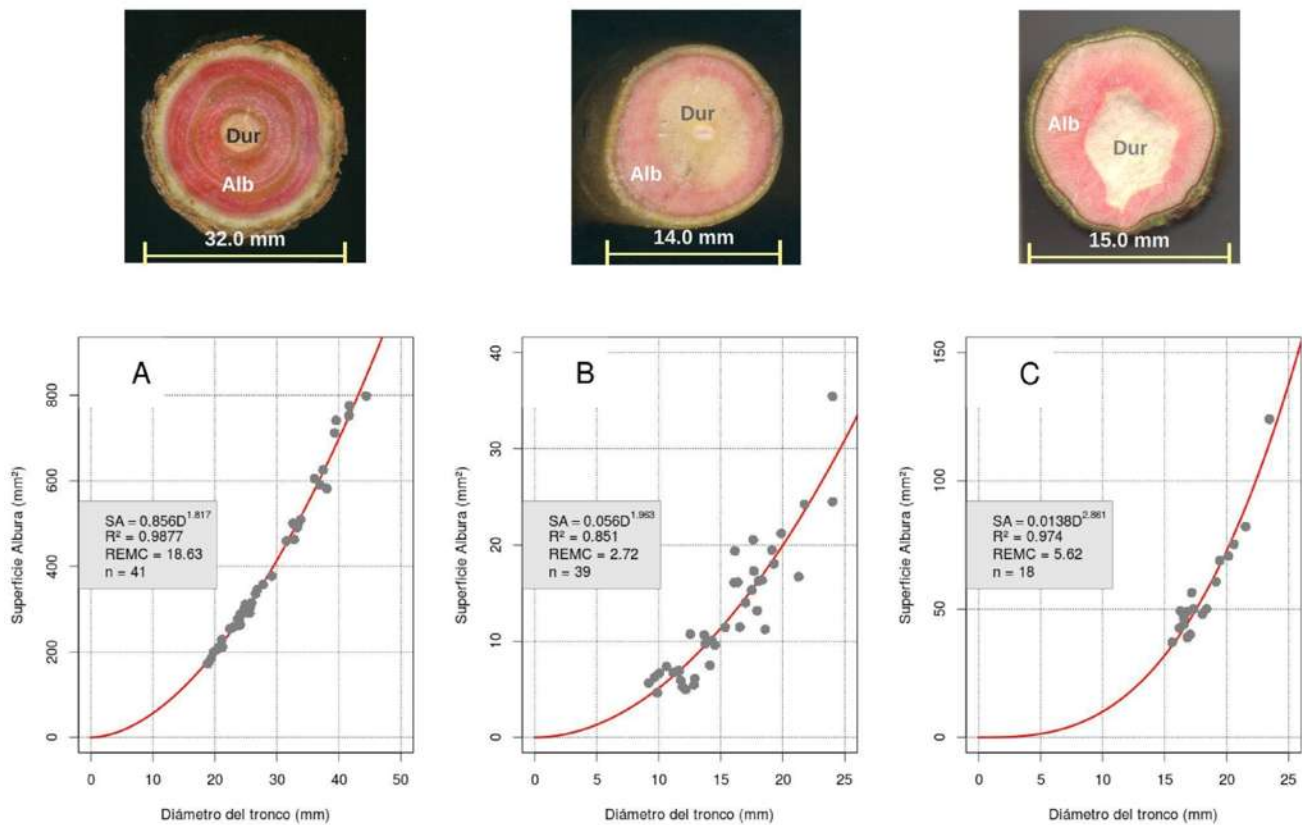


Figura 3. Secciones de tallo teñidas (Sw: albura, Hd: duramen) y modelos ajustados para el área de albura (SA) en función del diámetro del tallo (D) a partir de secciones de tallo de árboles jóvenes de especies porosas anulares; pino (A) (*Pinus devoniana*; $n=41$) y especies porosas difusas; fresno mexicano (B) (*Fraxinus uhdei*; $n=39$), y aguacate (C) (*Persea americana* var *Hass*; $n=18$).

Material vegetal

Se emplearon ocho plantas de aguacate *Persea americana* var. *Hass* (injertadas sobre *Persea americana* var. *Drymifolia*) de 3 años de edad, así como ocho individuos de pino (*P. devoniana*) de 3 años de edad y ocho plantas de fresno (*Fraxinus uhdei*) de 2 años (Tabla 2). Se empleó la variedad Hass de aguacate, debido a que es el cultivar con mayor superficie sembrada en México (Mijares y

López, 1998; Loza, 2015). Como especies nativas, se eligieron *Pinus devoniana* y *Fraxinus udhei*. La primera por ser una de las especies de pino dominantes de los bosques en el centro de México, donde existen condiciones climáticas y edáficas propicias para el cultivo del aguacate, además de que es la especie de pino que tiene una de las mayores distribuciones y abundancias en el rango de elevaciones dentro de la franja aguacatera (1800 a 2500 msnm) (Viveros-Viveros et al., 2006; Castellanos et al., 2015). El caso de *F. uhdei* se consideró por ser una especie latifoliada nativa de los ambientes riparios o condiciones húmedas de estos bosques y por lo tanto se considera una especie con mayor consumo de agua que las coníferas. En este sentido *F. uhdei* sirve como referencia de una especie nativa con elevado consumo hídrico, con la cual comparar.

El material vegetal se adquirió en viveros comerciales especializados; para el caso del aguacate Viveros Alcatraz (Morelia, Mich.) y para las otras dos especies Viveros Xochimilco (Morelia, Mich.).

Instalación de sensores de flujo de savia

Los sensores de flujo se instalaron en los árboles de cada especie a una altura de 10 cm por encima del suelo. Se instaló el primer par (par original de Granier) en el tronco, con los sensores separados por diez centímetros en espacios hechos con un dremel y rellenos de pasta termoconductora. Del mismo modo, se instaló el segundo par (sensores de referencia) en la parte opuesta del tronco (a 5 cm del suelo) (figura 4). Los sensores junto con una sección del árbol fueron aislados de la intemperie conforme a lo recomendado por Lu *et al.*, 2014, Hamilton (2004) y Davis *et. al.*, (2012), usando aislante térmico reflejante que cubrirá desde el suelo hasta 10 cm por encima del sensor superior, con la finalidad de evitar errores de estimación de flujo por gradientes térmicos naturales.

Los datos de voltaje generados por los sensores, se colectaron mediante un colector de datos CR1000 (Campbell Scientific, Inc). Se aplicó una potencia continua de 0.1 W y la diferencia de voltaje entre los sensores se registró cada 10 minutos.

La alimentación de energía eléctrica al colector de datos y a los sensores de flujo de savia se realizó por medio de un panel solar de 25 W, estabilizando la corriente con un controlador de carga solar LandStar LS1024B (Epever Inc.) con el almacén de energía para el funcionamiento por la noche con una batería de carga profunda LTH. El voltaje de salida del controlador de carga fue regulado a 12 V con un regulador de corriente LM 2596 3A (DC-DC Switching Regulators). La razón de usar el regulador es que mantiene el voltaje relativamente estable, con variaciones que pueden estar aproximadamente entre

0.01 hasta 0.5 V. La alimentación de los sensores de flujo de savia a 0.1 W se proveerá por un sistema de entrega de energía variable, el cual obtendrá la energía por parte de la salida de voltaje del CR1000 de 12 V.

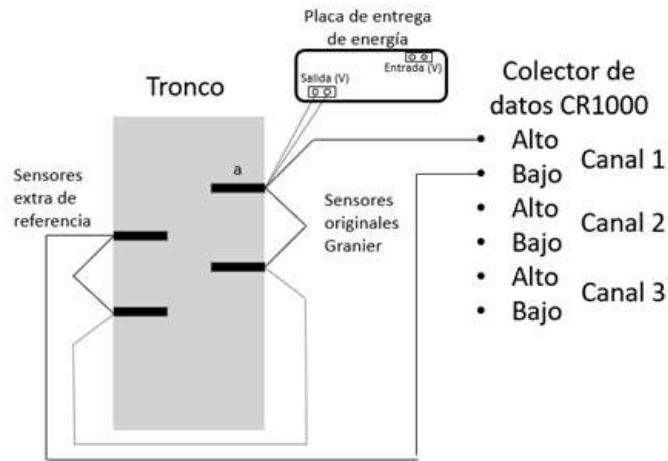


Figura 4: Esquema de instalación de los sensores de flujo de savia y conexión al colector de datos y a la fuente de alimentación de energía. El sensor “a” es el que contiene la resistencia de calefacción.

Dasometría, área foliar y densidad estomática

Para todos los individuos muestreados se hicieron mediciones de altura total, diámetro del tronco en la base del árbol, superficie de copa proyectada (generada a partir de un diámetro promedio de copa), área foliar y densidad estomática (tabla 1).

El área foliar se obtuvo a partir de mediciones directas de las láminas foliares. Para los fresnos y aguacates, se obtuvo a partir de mediciones considerando el largo y ancho de todas las láminas foliares y aproximando la forma de cada una a dos triángulos isósceles con base encontrada. Para el caso de los pinos la superficie de área foliar se obtuvo multiplicando el número de fascículos total en cada planta por la superficie foliar promedio de los fascículos. Se consideró la presencia de 5 acículas por fascículo y la superficie de las mismas se estimó a partir del diámetro y largo de las acículas, asumiendo secciones cilíndricas y considerando un tamaño de muestra de $n=150$ para los árboles de pino.

Por otro lado, la densidad estomática se obtuvo para 20 muestras foliares (hojas/foliolos) de hojas vivas de al menos cuatro individuos distintos de cada especie. Para *Persea americana* y *Fraxinus uhdei* se empleó la técnica de impresiones epidérmicas del envés de la hoja usando pegamento de cianoacrilato, de acuerdo con las recomendaciones de Barrientos-Priego *et al.* (2003) y Naizaque *et al.* (2014). La

técnica consistió en aplicar una gota de cianoacrilato en la superficie abaxial de la hoja en la región de la parte central, entre las venas secundarias y colocar sobre la hoja un portaobjetos previamente limpiado con acetona. Se aplicó presión durante un minuto y posteriormente se retiró la hoja del portaobjetos, quedando la impresión de la epidermis de la hoja en el portaobjetos.

En el caso de los pinos, para cada acícula muestreada, se realizó un corte longitudinal tangencial en la zona media de la acícula con un bisturí, extrayendo la epidermis, la cual se montó en un portaobjetos y se fijó empleando glicerina para evitar la deshidratación.

Para cada muestra (20 hojas/acículas) se analizaron cuatro campos diferentes y se obtuvieron imágenes de cada campo con una cámara AmScope MU1000 integrada a un microscopio óptico AmScope B490B con aumento de ocular 10x y objetivo de 10x, en donde la superficie se calculó empleando el software integrado a la cámara. Finalmente, se realizó un conteo del número total de estomas en la imagen de cada campo, empleando el programa Image J v.1.8.0_172 y se estimó la densidad estomática de la siguiente manera:

$$D_E = n_e / S_o \quad [\text{Ec. 7}]$$

donde D_E , corresponde a la densidad estomática (número de estomas/mm²), n_e al número de estomas y S_o a la superficie en que se realiza el conteo de estomas (mm²).

Tabla 1. Características dasométricas de los árboles empleados en el experimento (media ± error estándar de la media).

Árbol	Diámetro (mm)	Altura (m)	Área Foliar (m ²)	Sup. copa (m ²)
Pino-1	21.6	1.76	0.833	0.477
Pino-2	24.7	1.73	1.329	0.442
Pino-3	25.8	1.67	0.724	0.459
Pino-4	21.7	1.75	1.864	0.459
Pino-5	27.1	1.64	1.057	0.271
Pino-6	23.2	1.9	1.461	0.209

Pino-7	24.4	1.63	1.145	0.308
Pino-8	32.3	1.53	1.032	0.595
Promedio pinos	25.1 ± 1.23	1.70 ± 0.03	1.18 ± 0.13	0.40 ± 0.05
Fresno-1	14.7	1.48	0.034	0.118
Fresno-2	16.8	1.84	0.057	0.125
Fresno-3	13.6	1.46	0.044	0.208
Fresno-4	15.4	1.95	0.081	0.086
Fresno-5	13.2	1.37	0.062	0.255
Fresno-6*	13.9	1.36	0.0006	0.029
Fresno-7	13.7	1.98	0.058	0.142
Fresno-8	15.4	2.16	0.0163	0.055
Promedio Fresnos	14.59 ± 0.43	1.70 ± 0.11	0.050 ± 0.007	0.127 ± 0.026
Aguacate-1	14.4	1.89	0.334	0.403
Aguacate-2	14.2	1.34	0.285	0.361
Aguacate-3	15.0	1.4	0.554	0.478
Aguacate-4	18.0	1.39	0.279	0.553
Aguacate-5	14.9	1.54	0.367	0.600
Aguacate-6	15.6	1.23	0.313	0.366
Aguacate-7	17.6	1.54	0.390	0.900

Aguacate-8	17.3	1.55	0.356	1.100
Promedio Aguacates	15.87 ± 0.54	1.48 ± 0.07	0.359 ± 0.031	0.595 ± 0.095

* Individuo de fresno afectado por hormigas cortadoras de hoja. No se consideró en los análisis por daño.

Variables meteorológicas

Se registraron las condiciones meteorológicas en el sitio de experimentación empleando una estación automática Davis Vantage Pro2⁺ (Davis, Inc.) considerando las siguientes variables; lámina de precipitación (mm), humedad relativa (%), radiación solar ($W \cdot m^{-2}$), temperatura ($^{\circ} C$), velocidad del viento ($km \cdot hr^{-1}$) y presión atmosférica (kPa). El pluviómetro integrado en la estación se calibró mediante el método de Calder y Kidd (1978) y tuvo con resolución de lámina de precipitación de 0.2 mm.

Los registros de las variables meteorológicas se realizaron en forma sincrónica en intervalos de 10 minutos a partir de los promedios de las mediciones cada 5 segundos. Posteriormente, las variables meteorológicas se procesaron para calcular la lámina de evapotranspiración de referencia (ET_o) empleando el método de Penman-Monteith (Allen *et al.*, 2006), así como el déficit de presión de vapor (DPV) a partir de las temperaturas máximas, mínimas y la humedad relativa máxima y mínima para intervalos horarios y diarios de acuerdo a Allen *et al.*, (2006).

La humedad del sustrato se mantuvo durante todo el experimento entre capacidad de campo y saturación aplicando riegos diarios y dejando drenar el exceso de agua aplicada.

ANÁLISIS DE DATOS

Consumo hídrico y transpiración

Para la estimación de flujo de savia se usaron las nuevas ecuaciones generadas para cada especie y descritas en el capítulo uno de este documento. Los datos de densidad de flujo de savia se agregaron para obtener valores de consumo hídrico y transpiración en series de tiempo con intervalos horarios, diarios y para periodos específicos representativos de las condiciones estacionales para las especies estudiadas.

Debido al efecto de las variables meteorológicas en el proceso de transpiración de la vegetación, se realizó una separación de los datos considerando la variación intra-anual asociada a la estacionalidad climática. Para esto, se consideraron las temporadas seca-cálida (SC), seca-fría (SF) y lluviosa (LL) (tabla 2), así como un periodo transicional entre la seca-cálida y la lluviosa que denominamos lluviosa-temprana (LLT), con condiciones meteorológicas particulares. Para delimitar el periodo transicional, se realizó una comparación entre temporadas mediante análisis de varianza (Chambers et al., 1992) y pruebas de Tukey (Miller, 1981; Yandell, 1997) para las siguientes variables meteorológicas; temperatura diaria máxima, temperatura diaria mínima, temperatura diaria media, oscilación térmica diaria (temperatura máxima menos temperatura mínima), déficit de presión de vapor promedio diario y desplazamiento del viento. Se observó que este periodo transicional fue diferente significativamente respecto a las otras temporadas para las seis variables meteorológicas.

Tabla 2: Periodos de tiempo tomados en cuenta para la estimación y comparación de la transpiración en las distintas temporadas del año 2020.

Seca cálida (SC)	Lluviosa temprana (LLT)	Lluviosa (LL)	Seca fría (SF)
12 mayo - 28 mayo	29 mayo - 19 junio	20 junio - 11 agosto	1 nov - 20 nov

Los valores de superficie de área foliar para cada individuo sirvieron para estandarizar el consumo por unidad de área foliar, mientras que la superficie de copa permitió calcular la lámina de transpiración (mm/día). La información meteorológica y de temperatura y humedad del suelo se agregó en series de tiempo con las mismas resoluciones temporales para realizar comparaciones y llevar a cabo análisis de las mismas.

Se realizaron análisis de series de tiempo para la velocidad de flujo de savia, consumo hídrico, transpiración y las variables meteorológicas de referencia, con el fin de realizar un análisis visual y establecer relaciones entre estas.

Además, se realizaron análisis estadísticos y se comparó el consumo hídrico y la transpiración entre especies y temporadas (seca cálida, lluviosa-temprana, lluviosa-tardía y seca fría) empleando pruebas de T de Student (Ruxton, 2006) y análisis de varianza (Heiberger *et al.*, 2017). Se realizaron correlaciones de Pearson y Kendall, pruebas de *t de Student*, así como regresiones lineales y no lineales entre variables micrometeorológicas y densidad de flujo de savia para las diferentes especies.

Los niveles de significancia, incluyendo los errores estándar asociados con los parámetros de los modelos corresponden al intervalo de confianza de 95 % ($\alpha = 0.05$ o $P < 0.05$). Los análisis se realizaron empleando el ambiente de programación estadístico R v3.5.0 (R Core Team, 2020).

RESULTADOS

Área foliar, superficie de copa y densidad estomática

El área foliar de *Pinus devoniana* fue casi tres veces mayor ($1.18 \pm 0.13 \text{ m}^2$) que la de *Persea americana* ($0.359 \pm 0.03 \text{ m}^2$) y más de veinte veces más que el área foliar de los *Fraxinus uhdei* ($0.05 \pm 0.007 \text{ m}^2$). El análisis de varianza con una prueba *post hoc* de Tukey mostró diferencia significativa en el área foliar entre las tres especies ($F=52.65$, $g.l=2$, $p<0.001$) (figura 5). Por otro lado, la superficie de copa de los fresnos fue la más baja y diferente estadísticamente ($F=14.06$, $g.l=2$, $p<0.01$) a las otras dos especies, mientras que no hubo diferencia significativa ($p=0.09$) entre *Pinus devoniana* y *Persea americana*, teniendo esta última la superficie de copa más grande (figura 5).

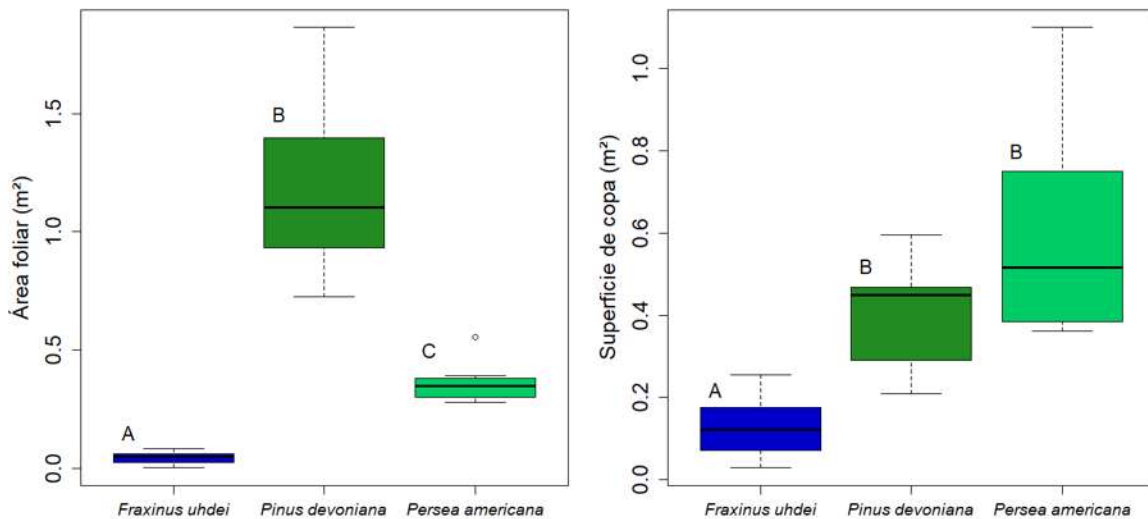


Figura 5: Gráfico de cajas y bigotes con la variación del área foliar (izquierda) y la superficie de copa proyectada (derecha) en las tres especies. Las letras minúsculas indican la diferencia estadística ($\alpha = 0.05$) entre las especies.

Por otro lado, la densidad estomática fue significativamente distinta entre las tres especies ($F=2322$, $g.l.=2$, $p<0.001$), en donde la mayor densidad la presentó *Persea americana* con 495.6 ± 9.03 estomas por mm^2 . y las densidades de *Pinus devoniana* y *Fraxinus uhdei* fueron de 61.03 ± 1.42 y 145.2 ± 2.29 estomas por mm^2 , respectivamente (figura 6). De tal forma que los aguacates presentaron poco más de tres veces más estomas por mm^2 de hojas que los fresnos y ocho veces más que los pinos.

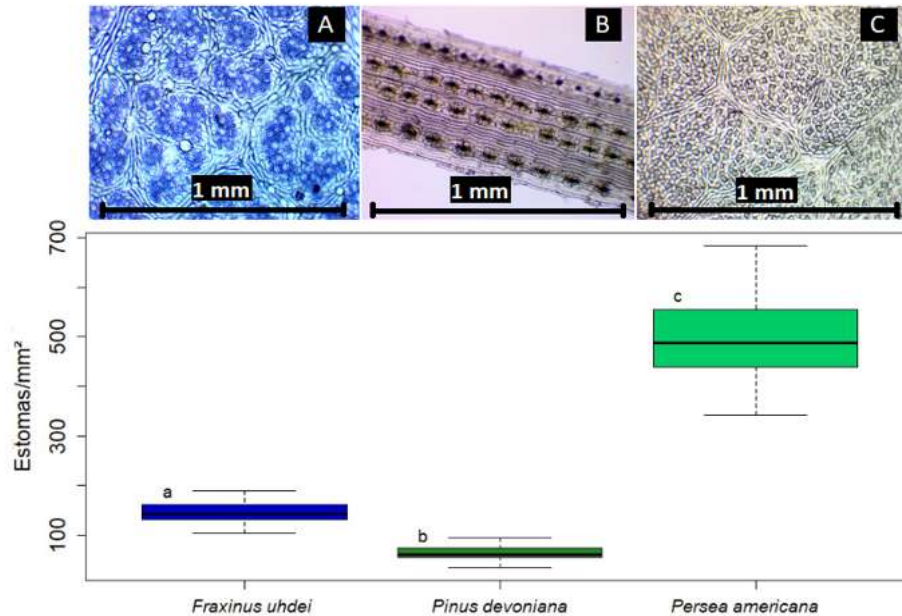


Figura 6. Densidad estomática para *Fraxinus uhdei* (A), *Pinus devoniana* (B) y *Persea americana* (C). Las letras minúsculas indican la diferencia estadística ($\alpha = 0.05$) entre las especies.

VARIABLES METEOROLÓGICAS

Temperatura

La temperatura del aire osciló entre $3.8^{\circ}C$ y $33.2^{\circ}C$ en el periodo de estudio. Inesperadamente, la temporada LLT tuvo la temperatura promedio diaria más elevada ($22.1^{\circ}C \pm 4.9$) de todas las temporadas analizadas, mientras que la más baja fue la temporada SF ($17.9^{\circ}C \pm 5.7$). Las temperaturas promedio de las temporadas SC y LL fueron de $21.4^{\circ}C \pm 5.7$ y $19.3^{\circ}C \pm 4.1$, mostrando un claro patrón a la disminución de la temperatura a lo largo del periodo de estudio. Solo hubo diferencia estadística entre la temperatura promedio diaria de la temporada SC y la temporada SF ($t = 28.74$, $g.l. = 7672$, $p < 0.001$). Por otro lado, la temperatura diaria máxima promedio fue mayor durante la temporada SC ($21.5^{\circ}C \pm 5.74$) que en las temporadas LLT, LL y SF, en donde se alcanzaron $22.2 \pm 5^{\circ}C$, 19.4 ± 4.1

°C y $18.1^{\circ}\text{C} \pm 5.7^{\circ}\text{C}$, respectivamente. Mientras que para la temperatura diaria mínima promedio fue $21.2^{\circ}\text{C} \pm 5.7^{\circ}\text{C}$, $21.9^{\circ}\text{C} \pm 4.9^{\circ}\text{C}$, $19.2^{\circ}\text{C} \pm 4.1^{\circ}\text{C}$ y $17.8^{\circ}\text{C} \pm 5.7^{\circ}\text{C}$ para las temporadas SC, LLT, LL Y SF (figura 7).

Precipitación

La precipitación acumulada del periodo de estudio (2020/05/12-2020/11/20) fue de 601.2 mm. En la temporada SC abarcada durante el experimento, la precipitación fue de 28.2 mm que corresponde al 3.65 % de la precipitación normal anual (770.5 mm; SMN, estación 16081, Morelia), mientras que para las temporadas LLT y LL fue de 38.6 mm y 513.6 mm, respectivamente, que corresponden al 5.0 % y 66.6 % del total anual. La temporada SF fue la que presentó menor lámina de precipitación con 16.6 mm correspondiendo al 2.15 % de la normal anual (figura 7).

Déficit de presión de vapor

En cuanto al déficit de presión de vapor, se presentó una clara tendencia estacional en la que se alcanzan los valores más altos al final de la temporada SC, para disminuir durante la LLT y alcanzar los mínimos diarios durante la temporada LL, y posteriormente incrementar en la temporada SF. Esta variable llegó a superar los 4.0 kPa en el periodo de estudio. Tal como se esperaba, el déficit de presión de vapor en la temporada SC (1.5 ± 1.0 kPa) fue significativamente mayor ($t = 52.92$, $gl = 4206$, $p < 0.001$) que en la temporada LL (0.66 ± 0.59 kPa) (figura 7).

Velocidad de viento

La velocidad del viento promedio diaria fue mayor para la temporada seca (2.74 ± 3.08 km·hr⁻¹) que para la temporada lluviosa (2.07 ± 2.45 km·hr⁻¹) ($t = 12,24$, $gl = 4696$, $p < 0.001$).

Estos resultados indican que la temperatura, la velocidad del viento y el déficit de presión de vapor fueron significativamente más altos en la estación seca cálida que en la lluviosa y que la humedad relativa fue mayor durante la temporada lluviosa (figura 7).

Radiación solar

Finalmente, la radiación solar presentó una media de 440.3 ± 320.44 W/m² al día en todo el periodo, presentando de forma inusual la media más alta la temporada lluviosa temprana, con 475.3 ± 333.24 W/m², siendo incluso mayor que en la temporada seca cálida (466.6 ± 335.26 W/m²). Los valores más

bajos de radiación solar se presentaron en la temporada lluviosa, con $421.5 \pm 325.80 \text{ W/m}^2$, siendo coherente con la temporalidad, ya que es el periodo del año en el que se presenta mayor nubosidad, obstruyendo de forma parcial la entrada de la radiación de onda corta. Finalmente, en la temporada seca fría, la radiación solar aumento ($460.8 \pm 282.87 \text{ W/m}^2$), con respecto a la radiación que se presentó en la temporada que le antecede, pero siendo menor que las primeras dos temporadas, ya que, en esta temporada, siendo el comienzo del invierno, el planeta presenta una inclinación menor en la eclíptica con respecto al sol, por lo que se recibe menor cantidad de radiación (figura 7).

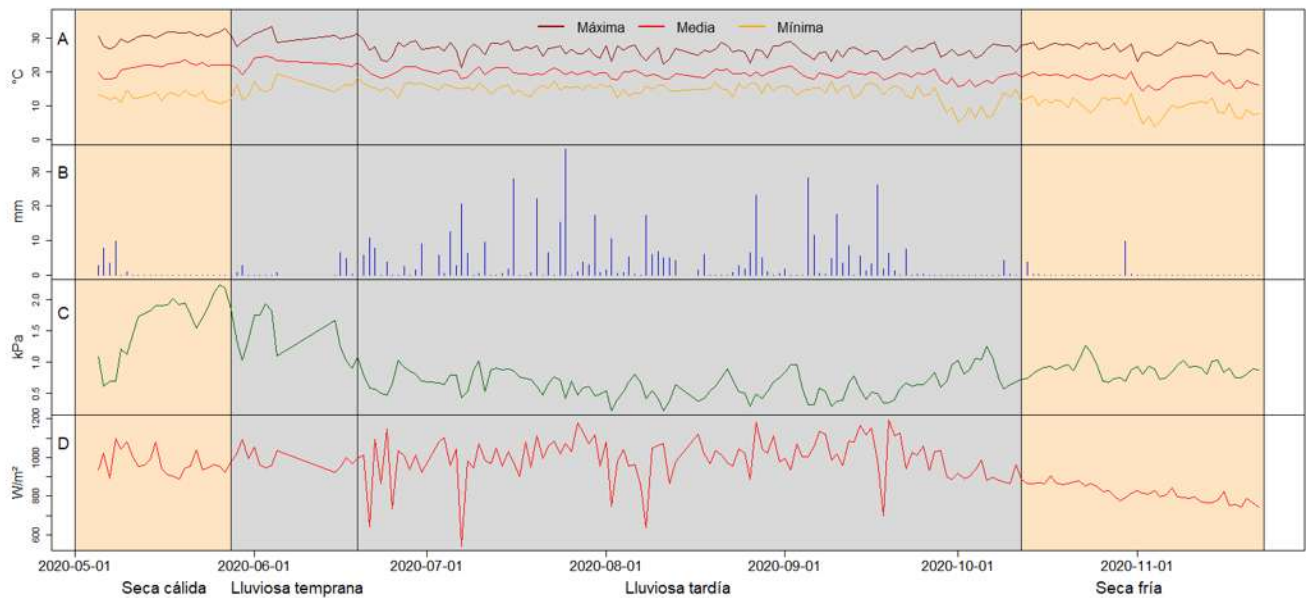


Figura 7. Serie de tiempo de las variables meteorológicas para el periodo de estudio. Los colores de fondo indican la diferenciación de temporadas. A) Temperatura; B) Precipitación; C) Déficit de presión de vapor; D) Radiación solar máxima.

Velocidad de flujo de savia y transpiración

La densidad de flujo de savia fue distinta para las tres especies. Los flujos de savia más altos se presentaron en los *Persea americana* en todas las temporadas, con un promedio máximo de $307.2 \text{ cm}^3/\text{hora}$ en la temporada SC, mientras que el mínimo para esta especie ocurrió en la temporada LL con $52.81 \text{ cm}^3/\text{hora}$ (tabla 3).

Tabla 3: Promedios de densidad de flujo de savia máxima diaria y el error estándar de la media para *Persea americana*, *Fraxinus uhdei* y *Pinus devoniana* en las cuatro temporadas; seca cálida (SC), lluviosa temprana (LLT), lluviosa (LL) y seca fría (SF).

Densidad de flujo de savia máxima (cm ³ /hora)	Temporada seca cálida (SC)	Temporada lluviosa temprana (LLT)	Temporada lluviosa tardía (LL)	Temporada seca fría (SF)
<i>Persea americana</i>	307.2 ± 73.47	144.15 ± 43.25	52.81 ± 24.50	109.25 ± 50.72
<i>Fraxinus uhdei</i>	43.09 ± 9.67	10.69 ± 4.43	7.71 ± 1.67	8.32 ± 1.26
<i>Pinus devoniana</i>	4.20 ± 0.39	4.91 ± 0.54	4.26 ± 0.51	19.29 ± 5.02

Las densidades de flujo de savia en los pinos y fresnos presentaron máximos y mínimos en distintas temporadas. Los mayores flujos de savia se presentaron en la temporada SC para los fresnos, mientras que para los pinos ocurrió en la temporada SF. Mientras que los mínimos ocurrieron en la temporada LL y SC para los fresnos y pinos respectivamente (tabla 3, figura 8). Contrario a lo esperado, la velocidad de flujo de savia fue mayor en los pinos (19.29 cm³/hora) que en los fresnos (8.32 cm³/hora) durante la temporada SF (tabla 3, figura 8).

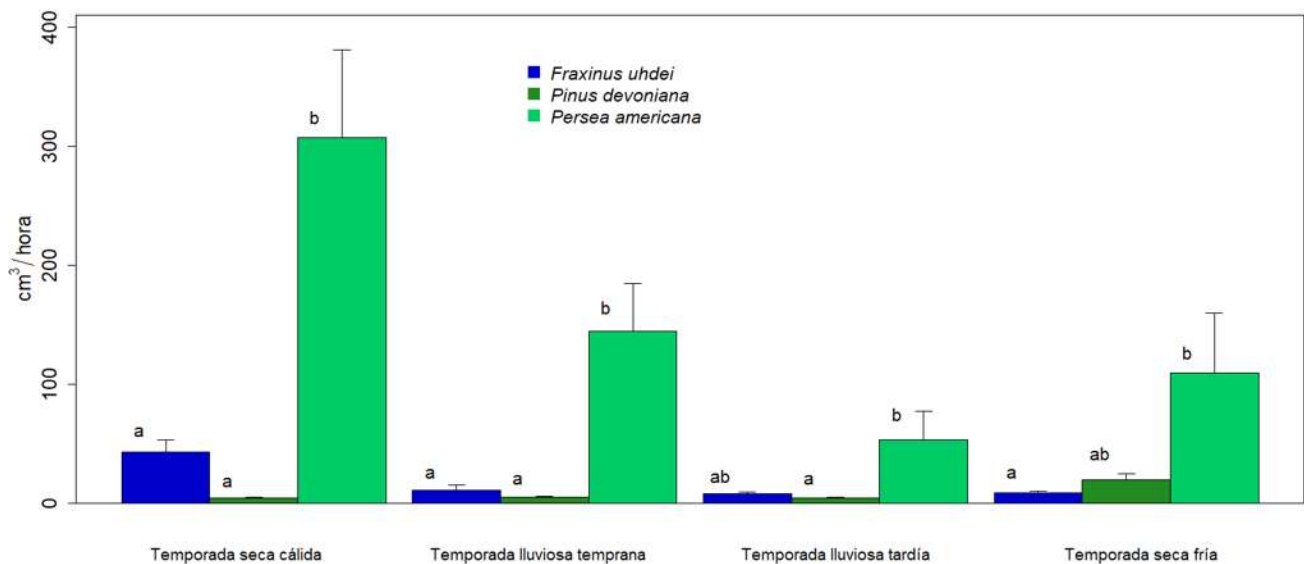


Figura 8. Densidad de flujo de savia máxima diaria y su error estándar de la media para juveniles de tres especies; *Persea americana*, *Fraxinus uhdei* y *Pinus devoniana*, en cuatro temporadas; seca cálida (SC), lluviosa temprana (LLT), lluviosa (LL) y seca fría (SF). Las letras indican la diferencia estadística ($\alpha = 0.05$ con la prueba de Tukey) entre las especies por temporadas.

Para todas las especies, los mayores flujos se presentaron en la temporada SC, con excepción de los *Pinus devoniana*, que mostró sus mayores flujos en la temporada SF (tabla 3, figura 8).

Por otra parte, en cuanto al volumen de consumo diario por superficie de área foliar (tabla 4, figura 9), *Persea americana* tuvo los mayores consumos de las tres especies a lo largo del año; 1.05, 0.58, 1.21 y 1.17 L/m²/día como promedio, para las temporadas SC, LLT, LL y SF, respectivamente. Estos fueron seguidos por *Fraxinus uhdei* (0.34, 0.41, 0.13, 0.03 L/m²/día), excepto en la temporada SF (tabla 4, figura 9). *Pinus devoniana* tuvo los valores más bajos de consumo diario durante todas las temporadas excepto durante la temporada SF, en la que sobrepasó a *Fraxinus uhdei* (tabla 4, figura 9).

Si bien las densidades de flujo estuvieron claramente diferenciadas en las distintas temporadas para el caso de *Persea americana*, esta especie presentó sus valores más bajos durante la temporada LL. Sin embargo, el patrón es distinto cuando se considera el consumo diario y la superficie de área foliar (tabla 4, figura 9), teniendo valores similares entre las temporadas (1.5, 0.58, 1.21 y 1.17 L/m²/día).

De forma similar a la densidad de flujo de savia (tabla 4, figura 9), *Fraxinus uhdei* tuvo un volumen de consumo de agua por unidad de área foliar por día, menores que *Persea americana*, alrededor de 0.4 L/m²/día en las temporadas SC y LLT, mientras que durante la temporada LL, se redujo por debajo de los 0.02 L/m²/día y para la temporada SF alcanzó su mínimo 0.01 L/m²/día (tabla 4, figura 9). En el caso de *Pinus devoniana*, los valores fueron bastante constantes a lo largo de todo el año con promedios de 0.09, 0.14, 0.12 y 0.13 L/m²/día, para las temporadas SC, LLT, LL y SF respectivamente

Aun así, con la diferenciación de consumo hídrico presente entre fresnos y pinos, no existieron diferencias significativas por temporadas ($p > 0.05$) entre estas especies, caso contrario con el consumo de los aguacates, los cuales siempre fueron diferentes significativamente de las otras dos especies en todas las temporadas.

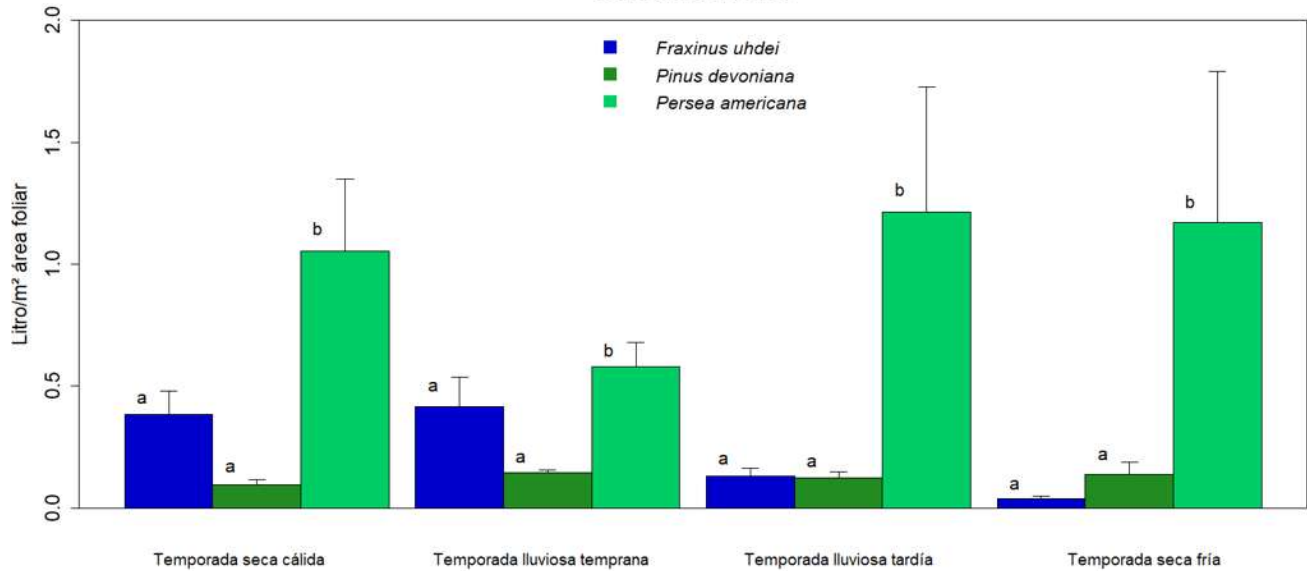


Figura 9. Volumen de consumo por unidad de superficie foliar promedio diario en juveniles de tres especies: *Fraxinus uhdei*, *Pinus devoniana* y *Persea americana* en cuatro temporadas; seca cálida (SC), lluviosa temprana (LLT), lluviosa (LL) y seca fría (SF). Las letras indican la diferencia estadística ($\alpha = 0.05$ con la prueba de Tukey) entre las especies por temporadas.

En cuanto a lámina de transpiración (considerando el volumen consumido dividido por la superficie de copa del árbol), *Persea americana* presentó los mayores promedios diarios para todas las temporadas (0.44, 0.21, 0.32 y 0.42 mm/día) (tabla 4, figura 10), sin que se presentara diferencia significativa entre las temporadas SC y SF o entre la LLT y LL. Para *Fraxinus uhdei* la lámina de transpiración diaria se ubicó en 0.13, 0.13, 0.04 y 0.02 mm/día para las temporadas SC, LLT, LL y SF, respectivamente (tabla 4, figura 10), no teniendo diferencia estadística entre las temporadas SC y LLT (dif = 0.01, $p = 0.94$) y entre las temporadas LL y SF (dif = 0.02, $p = 0.76$); la diferencia de transpiración más clara con esta especie fue entre la SF y LLT (dif = 0.11, $p < 0.001$). En el caso de *Pinus devoniana*, las láminas de transpiración promedio diaria fue prácticamente la misma (0.03, 0.05, 0.04 y 0.08 mm/día) a lo largo de todas las temporadas, sin diferencia entre estas ($F = 7.04$, g.l. = 3, $p = 0.07$).

Del mismo modo que con el consumo por superficie de área foliar, la transpiración de pinos y fresnos no fue diferente significativamente por temporadas. Así mismo, la transpiración de los individuos de aguacate fue diferente significativamente con la transpiración de las otras dos especies en todas las temporadas, con excepción de la temporada lluviosa temprana, que fue en donde se encontraron los

menores valores promedio de los aguacates, siendo similares a los encontrados en los fresnos ($p > 0.05$).

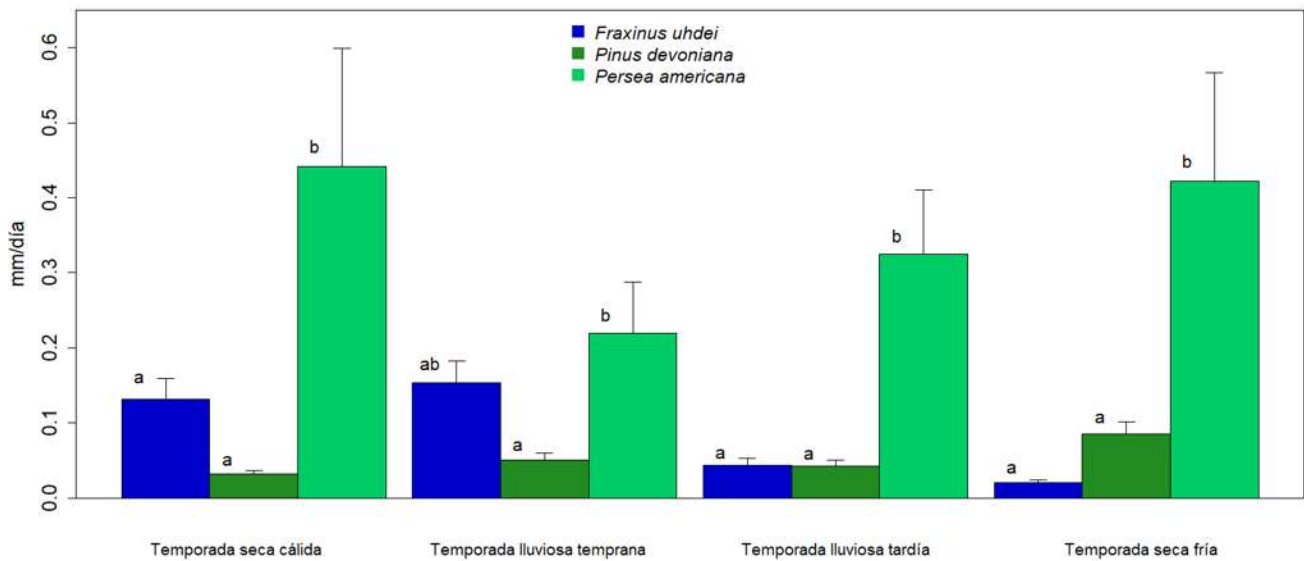


Figura 10. Lámina de transpiración promedio diaria en juveniles de tres especies *Fraxinus uhdei*, *Pinus devoniana* y *Persea americana* en cuatro temporadas; seca cálida (SC), lluviosa temprana (LLT), lluviosa (LL) y seca fría (SF). Las letras indican la diferencia estadística ($\alpha = 0.05$ con la prueba de Tukey) entre las especies por temporadas.

Tabla 4. Valores promedio y error estándar de la media para consumo neto (L/día), consumo hídrico estandarizado por la superficie de área foliar (L/m²/día) y lámina de transpiración (mm/día) en juveniles de tres especies; *Persea americana*, *Fraxinus uhdei* y *Pinus devoniana*, en cuatro temporadas; seca cálida (SC), lluviosa temprana (LLT), lluviosa (LL) y seca fría (SF).

	Especie	Temporada				Media
		SC	LLT	LL	SF	
Consumo neto (L/día)	<i>Persea americana</i>	1.05 ± 0.29	0.56 ± 0.14	0.97 ± 0.35	1.26 ± 0.27	1.05 ± 0.15
	<i>Fraxinus uhdei</i>	0.33 ± 0.04	0.36 ± 0.10	0.10 ± 0.01	0.07 ± 0.006	0.18 ± 0.02
	<i>Pinus devoniana</i>	0.09 ± 0.01	0.12 ± 0.01	0.10 ± 0.01	0.29 ± 0.03	0.19 ± 0.01

Consumo hídrico (L/m²/día)*	<i>Persea americana</i>	1.05 ± 0.29	0.58 ± 0.06	1.21 ± 0.51	1.17 ± 0.38	1.05 ± 0.20
	<i>Fraxinus uhdei</i>	0.34 ± 0.09	0.41 ± 0.03	0.13 ± 0.03	0.03 ± 0.01	0.18 ± 0.04
	<i>Pinus devoniana</i>	0.09 ± 0.02	0.14 ± 0.01	0.12 ± 0.02	0.13 ± 0.03	0.13 ± 0.02
Lámina de transpiración (mm/día)	<i>Persea americana</i>	0.44 ± 0.15	0.21 ± 0.06	0.32 ± 0.09	0.42 ± 0.08	0.37 ± 0.06
	<i>Fraxinus uhdei</i>	0.13 ± 0.02	0.13 ± 0.03	0.04 ± 0.01	0.02 ± 0.002	0.07 ± 0.01
	<i>Pinus devoniana</i>	0.03 ± 0.004	0.05 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.08 ± 0.01	0.06 ± 0.01

* Nota. Para consumo hídrico, se consideró la superficie de área foliar m².

Para transpiración, se consideró la superficie de copa proyectada en m².

Por otro lado, el flujo de savia en *Persea americana*, se presentó en forma de pulsos, a diferencia de lo sucedido en las otras especies, donde el flujo fue continuo. En estos hay intervalos en los que ocurre flujo de savia, alcanzando valores elevados, para después detenerse y llegar casi a cero. Este comportamiento de pulsos se observa a lo largo de toda la parte luminosa del día (figura 10, parte sombreada). Estos pulsos ocurren varias veces al día durante las horas con iluminación y en días despejados (figuras 11 y 12).

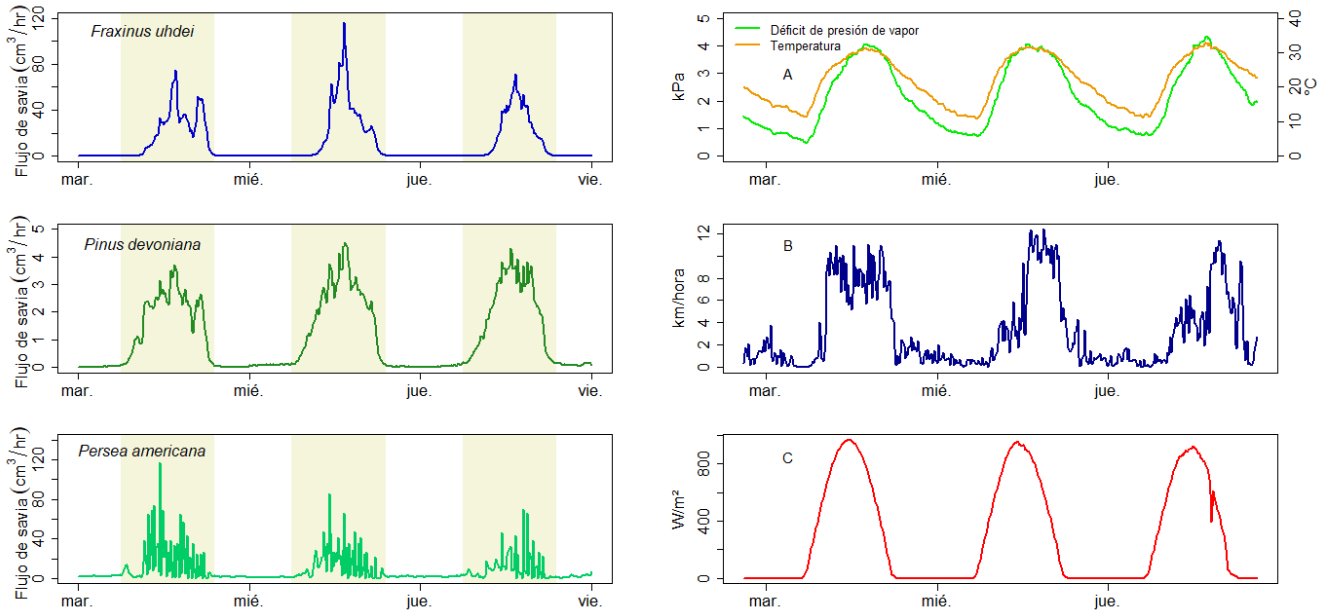


Figura 11. Flujo de savia para individuos representativos de *Fraxinus uhdei*, *Pinus devoniana* y *Persea americana* y variables meteorológicas (déficit de presión de vapor y temperatura (A), velocidad del viento (B) y radiación solar (C)) en un periodo representativo de la temporada SC (2020-05-26 al 2020-05-28). La sección sombreada corresponde a la parte luminosa del día.

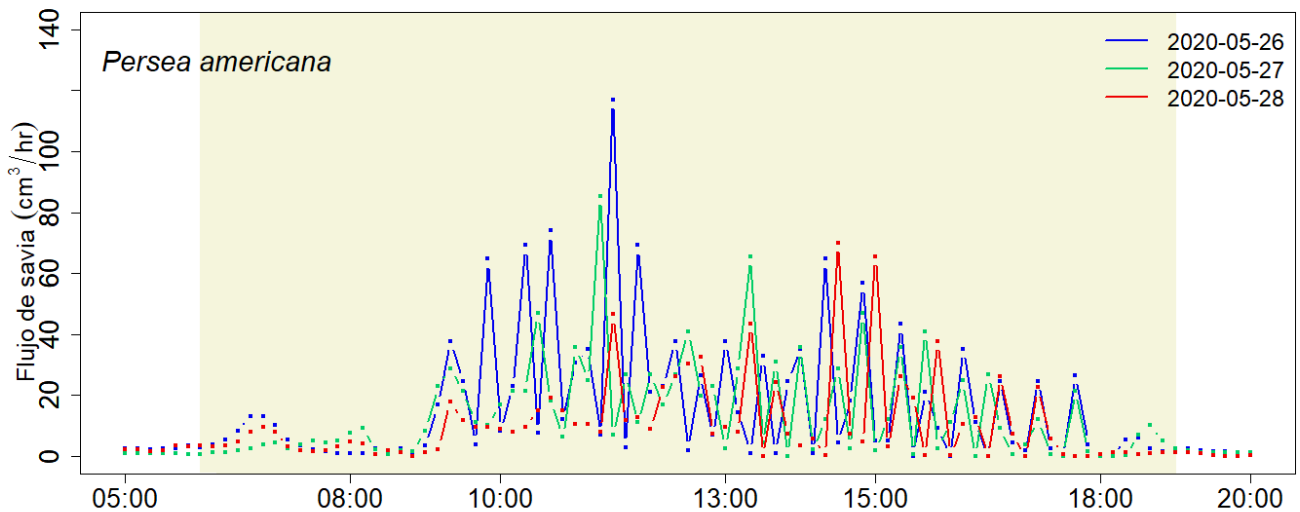


Figura 12. Variación del flujo de savia en un individuo representativo de *Persea americana* durante el periodo de días soleados con condiciones meteorológicas similares en la temporada SC (26 al 28 de

mayo de 2020). Nótese la ocurrencia de flujo de savia en forma de pulsos durante la fase luminosa del día (área sombreada beige).

Para la temporada LL se observa en las tres especies el patrón en forma de campana de manera más clara (figura 13), además, se presentaron cambios abruptos en la velocidad de flujo de savia en las tres especies. En el segundo día representado en la serie de tiempo de la figura 12 (2020-07-25), hay una caída abrupta en la velocidad de flujo de savia, que coincide con una disminución drástica de la radiación solar alrededor de las 15:50 horas debido a la nubosidad (figura 13; flechas azules). Posteriormente el flujo de savia se reactiva en forma coincidente con el incremento de la radiación solar después de las 16:10 horas. Para el último día de la serie de tiempo (2020-07-26) se observa claramente la ocurrencia de un pico de flujo de savia a las 14:10 horas, que es coincidente en el caso de las tres especies y corresponde con el momento de máxima radiación solar del día. En este día se presentó un evento de precipitación en el día, disminuyendo a su vez el déficit de presión de vapor y la velocidad del viento, debido al aumento de la humedad ambiental, Esto provocó que el flujo de savia de las tres especies disminuye hasta valores cercanos a flujo cero (figura 13; flechas rojas), los cuales sólo se llegan a alcanzar por las noches. En esta misma temporada es donde se presentaron las menores tasas de flujo de savia para las tres especies.

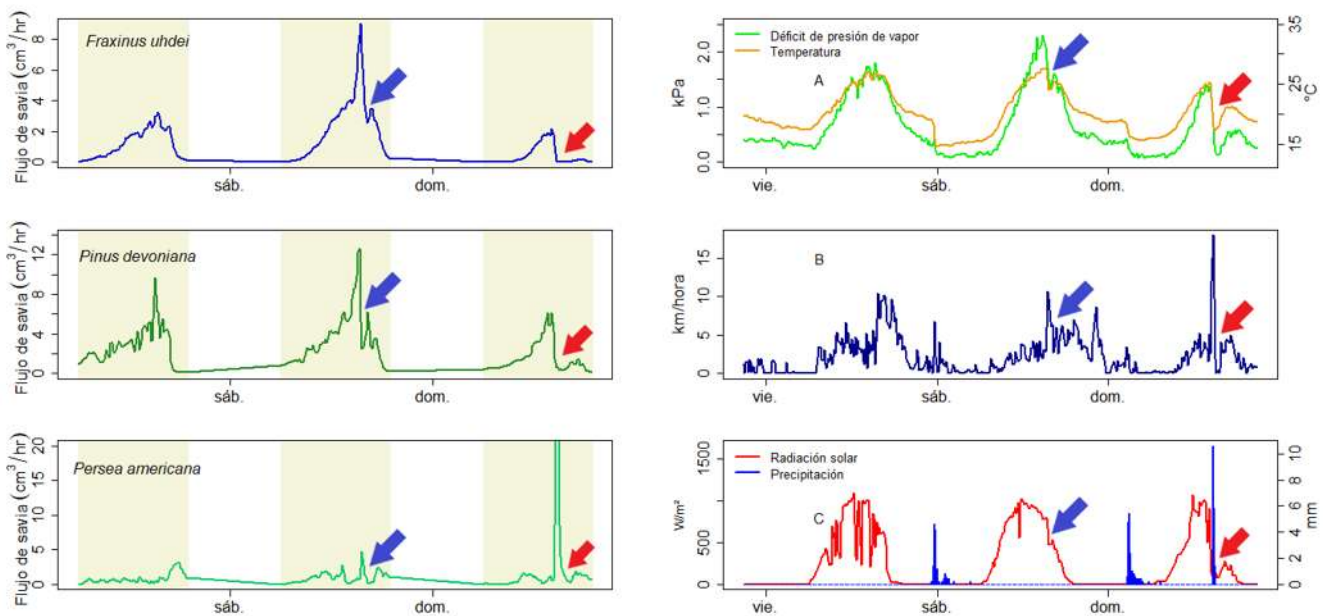


Figura 13. Flujo de savia para individuos representativos de *Fraxinus uhdei*, *Pinus devoniana* y *Persea americana* y variables meteorológicas (déficit de presión de vapor y temperatura (A), velocidad del

viento (B) y radiación solar (C)) en un periodo representativo de la temporada LL (2020/07/24 al 2020/07/26). La sección sombreada corresponde a la parte luminosa del día.

Para la temporada LL, el flujo de savia en las tres especies se reduce y su marcha diaria presenta una estructura en forma general de campana, pero con momentos de flujo elevado, que coincide con la ocurrencia de viento aun en condiciones de nubosidad. Sin embargo, se detectaron tanto incrementos, como disminuciones en el flujo de savia en forma abrupta (figura 13). Los incrementos en el flujo de savia que se pueden explicar por el incremento de velocidad de viento, mientras que las disminuciones por la caída abrupta del déficit de presión de vapor relacionada al incremento de la humedad ambiental durante eventos de precipitación (figura 12; 2020-07-26).

Finalmente, en la temporada SF, se observó un incremento del flujo de savia para las tres especies, respecto a la temporada LL. Sin embargo, *Fraxinus uhdei* y *Persea americana*, no alcanzaron valores máximos diarios similares de la temporada SC que llegan a alcanzar hasta velocidades de hasta 100 cm³/hr (la escala de las figuras 11 y 14 es distinta para fines de representación). Por el contrario, el flujo de savia en los pinos tuvo los valores más elevados durante la temporada SF y se ubicaron casi cinco veces por arriba de los valores máximos obtenidos durante la temporada SC (figuras 11 y 14) (tabla 3). En la temporada SF, al igual que en la temporada LL, ocurrieron disminuciones del flujo de savia como respuesta de las variables meteorológicas. Tal fue el caso del primer día de la serie en la figura 14 (2020-11-14) en el que disminuye la radiación solar a las 17:00 horas, afectando la temperatura, la cual disminuye en 0.5 °C e influyendo de la misma manera al déficit de presión de vapor. Por causa de la disminución de estas variables, el flujo de savia de las tres especies disminuyó en el mismo periodo en donde, posteriormente, pasados aproximadamente 10 minutos, se da un pequeño aumento del flujo de savia por el incremento de la radiación solar (figura 14; flechas rojas).

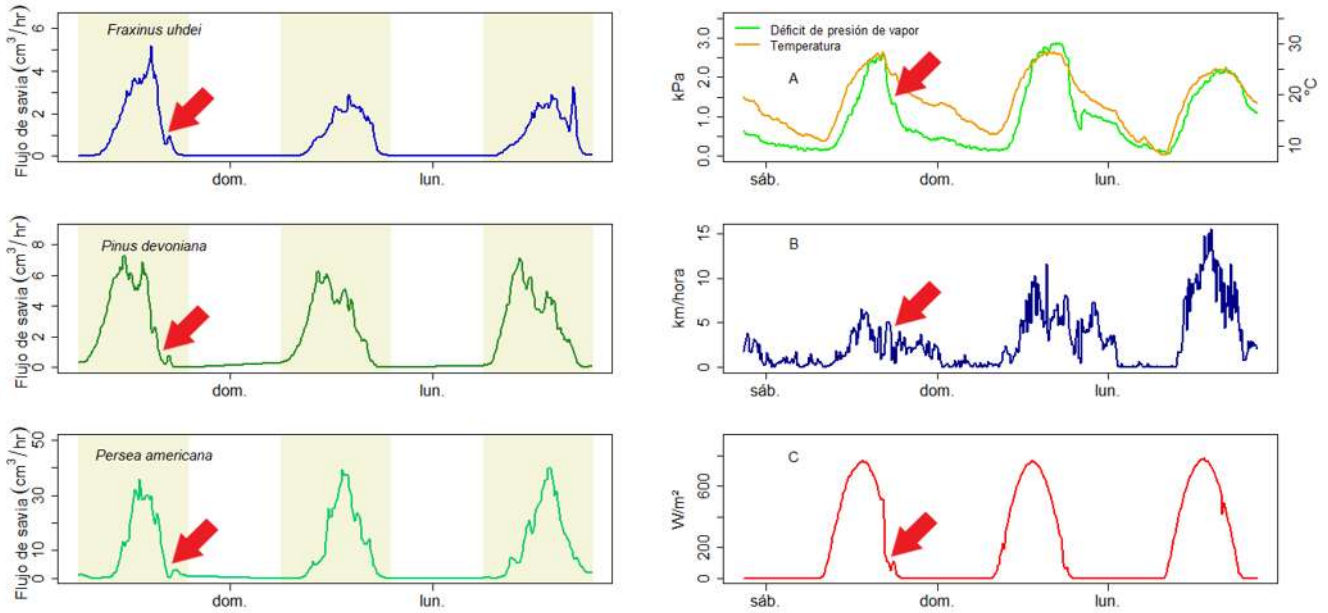


Figura 14. Flujo de savia para individuos representativos de *Fraxinus uhdei*, *Pinus devoniana* y *Persea americana* y variables meteorológicas (déficit de presión de vapor y temperatura (A), velocidad del viento (B) y radiación solar (C)) en un periodo representativo de la temporada SF (2020/11/14 al 2020/11/16). La sección sombreada corresponde a la parte luminosa del día.

Por lo tanto, se encontró que las variables meteorológicas que más influencia tienen en las fluctuaciones del flujo de savia son el déficit de presión de vapor, la radiación solar y la temperatura media, con variaciones entre las especies (figura 15). En fresnos y aguacates, el déficit de presión de vapor resultó con más influencia sobre el cambio de flujo de savia con coeficientes de determinación de 0.62 y 0.29, respectivamente. Por otro lado, en los pinos, la variable que controló en mayor medida el flujo fue la temperatura media, con un coeficiente de determinación de 0.39, explicado por un modelo tipo potencia. Inesperadamente, la radiación solar fue, comparada con las dos variables anteriormente mencionadas, la variable que menos influyó en los cambios de flujo de savia en las tres especies, llegando a presentar algún tipo de control en fresnos y pinos, pero en aguacates no se presentó relación alguna (figura 15).

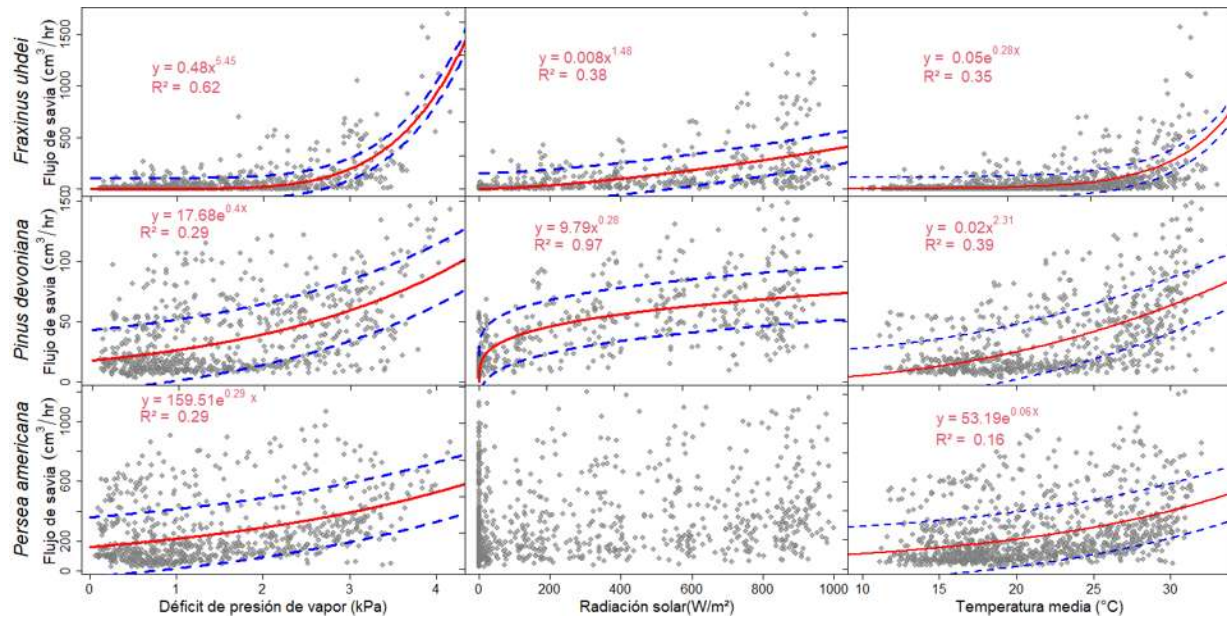


Figura 15. Regresiones exponenciales y potencia entre el flujo de savia de *Fraxinus uhdei*, *Pinus devoniana* y *Persea americana* contra déficit de presión de vapor (panel izquierdo), radiación solar (panel central) y temperatura media (panel derecho).

Histéresis del flujo de savia

Como anteriormente se mencionó, las variables meteorológicas controlan de manera importante los cambios en el flujo de savia de las especies. Pero esto no sucede como un comportamiento de forma lineal, por lo que a lo largo del día luminoso (periodo fotosintético), las variables ambientales afectan de forma distinta, como consecuencia de que las magnitudes de estas variables son cambiantes en el mismo periodo, ocurriendo un proceso de histéresis entre las variables ambientales y las variables que controlan. Estos procesos histeréticos se comportan de manera distinta cuando ocurren días completamente soleados, que cuando ocurren días nublados y con lluvia.

Muchos estudios han reportado sobre los efectos de la histéresis diurna sobre el flujo de savia debido a factores ambientales. Para explicar mejor este efecto, los efectos de desfase temporal debido a los tres factores ambientales considerados (radiación solar neta, déficit de presión de vapor y temperatura del aire) en la densidad del flujo de savia se trazaron Figuras 17 y 18.

Por lo tanto, la figura 16 (superior) muestra el día 22 de mayo de 2020, el cual es un día típico soleado de la temporada SC, en donde ocurren los valores más altos para radiación solar, con un pico de casi 1,000 W/m² (ocurriendo al mediodía), al igual que con la temperatura (32 °C) y el déficit de presión de

vapor (3.6 kPa), en donde ambos alcanzan su valor máximo cerca de las 14:00 horas. En cambio, el día 12 de julio de 2020 fue un día típico con nubosidad y precipitación de la temporada LL (figura 16, inferior), en donde la radiación solar apenas superó los 800 W/m², llegando a disminuir hasta menos de 200 W/m² a las 13:00 horas debido a un evento de precipitación, que tuvo un acumulado de 5.2 mm; la temperatura y el déficit de presión de vapor también llegaron a valores menores, comparados con los valores que llegaron a presentar el temporada SC, en donde la primer variable llegó hasta los 24 °C y la segunda a 1 kPa como máximo, llegando a estas escalas por la gran humedad ambiental propia de la temporada.

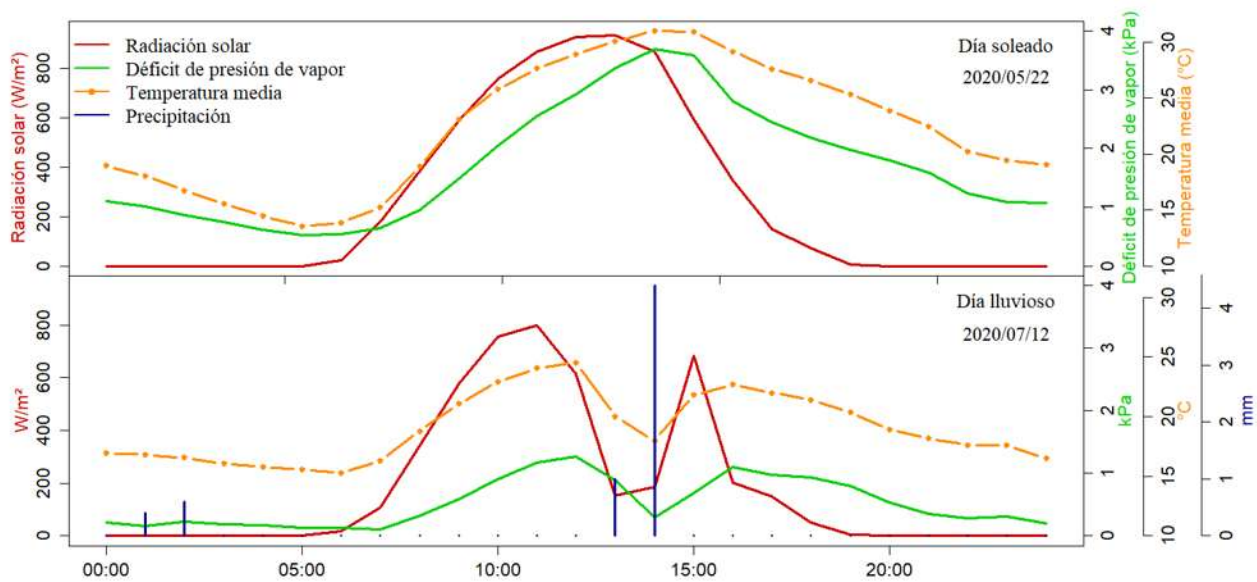


Figura 16. Condiciones ambientales de dos días típicos; un día soleado de la temporada seca cálida (22 de mayo de 2020, superior) y un día lluvioso de la temporada lluviosa (12 de julio de 2020, inferior).

Para el caso del día soleado analizado (22 de mayo de 2020), las tres especies muestran un comportamiento histerético, en donde el aumento del flujo de savia sigue al aumento de las variables durante aproximadamente las primeras 6-7 horas del periodo luminoso del día, para posteriormente disminuir el flujo de savia, como respuesta a la disminución de las variables ambientales, pero a una escala menor que en las primeras horas del día, teniendo un comportamiento cíclico. En relación al déficit de presión de vapor, el flujo de savia incrementa rápidamente durante las primeras horas de la mañana al incrementar el déficit de presión de vapor, para alcanzar su máximo a las 14:00 horas y

posteriormente disminuir por debajo de los valores alcanzados durante la mañana (Figura 17, izquierda), las flechas indican un proceso en el sentido de las manecillas del reloj.

Con la radiación solar (Figura 16, centro), para *Fraxinus uhdei* y *Persea americana*, el sentido es inverso a las manecillas del reloj y el flujo de savia máximo se alcanza 1:00 hora después de haberse alcanzado el valor máximo de radiación solar del día (12:00 horas) indicando un retraso respecto a esta variable. En el caso de *Pinus devoniana* el valor máximo de flujo de savia se alcanza 2:00 horas después del máximo de radiación solar, las flechas indican un proceso en forma de ocho (8).

Por otro lado, para el caso de la temperatura del aire (Figura 16, derecha), el sentido de las flechas indica un proceso con flujo en dirección a las manecillas del reloj en el que el valor máximo de flujo de savia para las tres especies se alcanza alrededor de 2:00 horas después del mediodía y coincide con el valor de temperatura máxima del día.

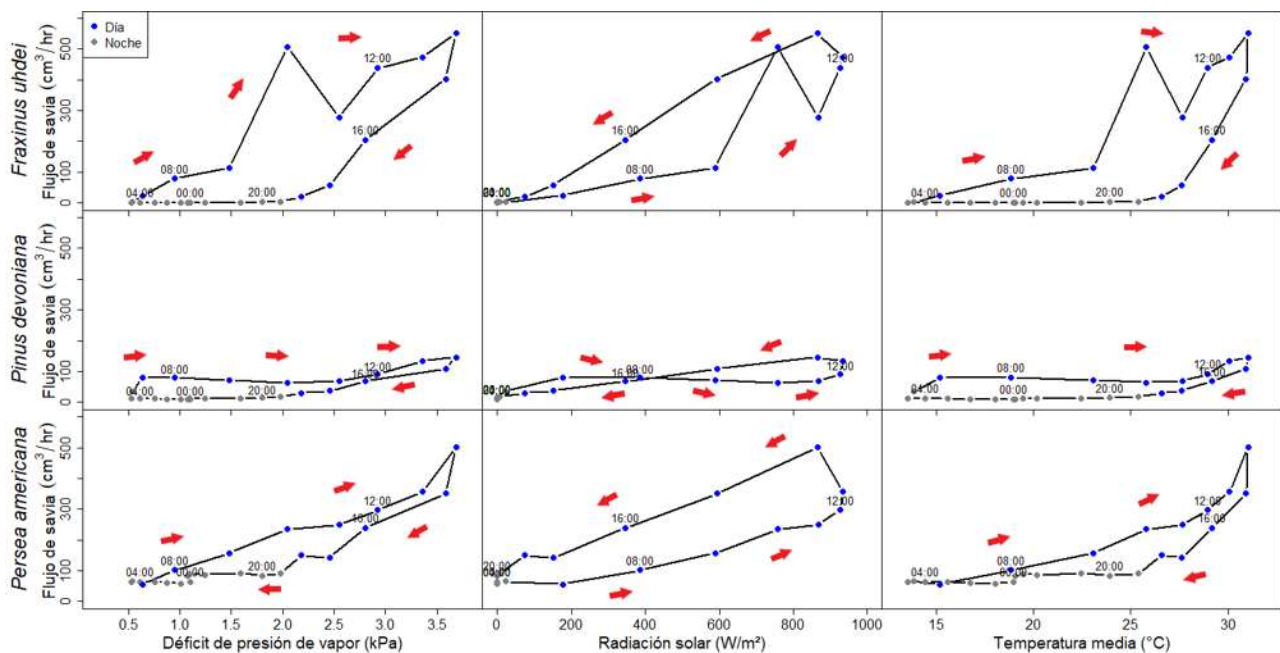


Figura 17. Relación entre densidad de flujo de savia en promedios horarios para individuos representativos de tres especies (*Fraxinus uhdei*, *Pinus devoniana* y *Persea americana*) y déficit de presión de vapor (izquierda), radiación solar neta (centro) y temperatura media del aire (derecha) para un día soleado en la temporada seca cálida (22 de mayo de 2020). Las flechas indican la dirección de la rotación

En el caso del día lluvioso, los patrones histeréticos tienen un ligero cambio, en comparación con el día soleado. Para el caso del déficit de presión de vapor, el flujo de savia de las tres especies llega a su máximo a las 13:00 horas, pero en este caso, con el DPV ocurren dos picos de valor máximo, uno a las 12:00 y el otro a las 16:00 horas, teniendo el flujo de savia un desfase de una hora con respecto al primer valor máximo de DPV; para el segundo pico de DPV, el flujo de savia de *Fraxinus uhdei* y de *Pinus devoniana* aumentó en aproximadamente 10 cm³/hora justo en el momento de aumento del DPV (16:00), para posteriormente una hora después continuar con el ciclo de disminución de flujo; cabe resaltar que el flujo de savia de *Persea americana* no se vió afectado con el segundo aumento de DPV. Para el caso de la radiación solar ocurre algo similar, en donde las tres especies llegan a su máximo de flujo a las 11:00 horas, correspondiendo a la hora de máxima radiación de ese día; en el segundo pico de radiación (15:00 horas) ocurre un aumento de flujo de savia a las 16:00 horas, teniendo un retraso de una hora con respecto al aumento de radiación solar. Para la temperatura media, al igual que las otras variables, ocurre un retraso de una hora del máximo de flujo de savia de las tres especies con respecto al primer punto máximo de temperatura (12:00 horas), para después, tras el evento de precipitación alcanzar un el segundo punto máximo de temperatura (16:00 horas). En el caso de *Fraxinus uhdei* y *Pinus devoniana* el flujo aumenta a la par con la temperatura, para disminuir de nuevo a la siguiente hora; en el caso de los aguacates, este aumento de flujo de savia ocurre una hora antes de suceder el segundo pico máximo de temperatura (figura 18).

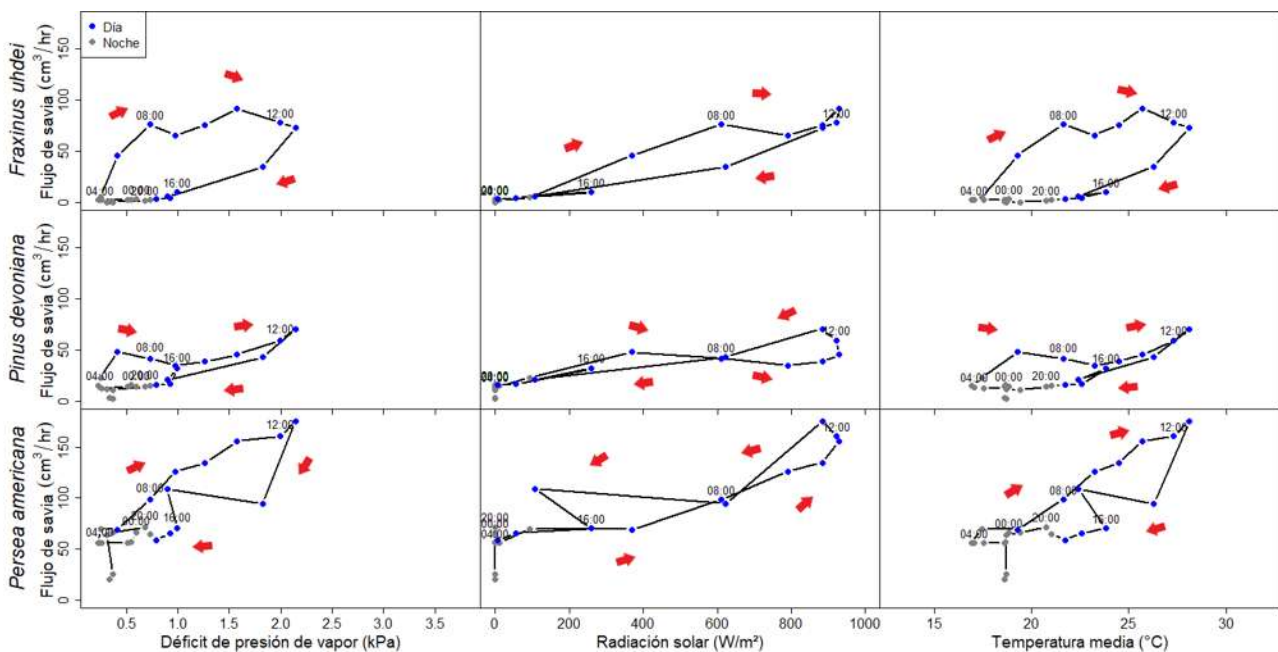


Figura 18. Relación entre densidad de flujo de savia en promedios horarios para individuos representativos de tres especies (*Fraxinus uhdei*, *Pinus devoniana* y *Persea americana*) y déficit de presión de vapor (izquierda), radiación solar neta (centro) y temperatura media del aire (derecha) para un día lluvioso en la temporada lluviosa (12 de julio de 2020). Las flechas indican la dirección de la rotación.

DISCUSIÓN

Flujo de savia, transpiración y densidad estomática

La transpiración estimada para *Persea americana* (0.37 ± 0.06 mm) fue menor a lo que reportado en la literatura, con un rango de 1.2 a 1.7 mm/día (Fassio *et al.*, 2009; Tapia *et al.*, 2012) y de 4.15 a 5.39 mm/día para la misma especie en Israel, con potencial hídrico alto (DPV > 5 kPa) (Nemera *et al.*, 2020) (tabla 5).

En el caso de los pinos, que transpiraron 0.07 ± 0.01 mm, no encontramos valores de referencia para la misma especie. Sin embargo, para otras especies del mismo género se han reportado consumos más altos; desde 0.22 mm/día en *Pinus sylvestris* (Llorens *et al.*, 2003), hasta 1.7 mm/día que estimaron Alvarado-Barrientos *et al.* (2013) en *Pinus patula*, siendo una especie de conífera en una región en Veracruz, México (tabla 5).

Para los fresnos, al igual que en nuestras otras dos especies, los rangos de transpiración reportados en la literatura (1.5 a 3.3 mm/día - Stohr & Losch, 2002; Kagawa, *et al.* 2009) son mayores a lo encontrado en nuestro estudio, con 0.06 ± 0.01 mm al día.

Los datos de transpiración relativamente bajos encontrados en nuestro estudio para las tres especies puede deberse a que trabajamos con árboles juveniles en etapa vegetativa, en donde no hay formación de flores ni frutos (en caso de las angiospermas), caso contrario al trabajo de Tapia *et al.* (2012), quienes trabajaron con huertas de aguacate con árboles adultos en etapa productiva y de la misma manera, lo reportado con los fresnos se ha hecho con rodales de bosques maduros (Stohr & Losch, 2002; Kagawa, *et al.* 2009). Además, se sabe que la transpiración tiende a aumentar considerablemente en las etapas reproductivas y de producción de fruto (Rana *et al.*, 2004; Pimentel *et al.*, 2010; Silber *et al.*, 2019).

Tabla 5. Valores de flujo de savia para especies del género *Persea*, género *Pinus* y género *Fraxinus*.

Especie	Flujo de savia o transpiración	Método	Referencia
<i>Género Persea</i>			
<i>Persea americana</i> var Duke7	2.8 (Kg día ⁻¹)	Balance de calor	Fassio et al., 2009
<i>Persea americana</i> var Toro Canyon	2.0		
<i>Persea americana</i> var Hass en portainjerto Duke7	1.7		
<i>Persea americana</i> var Hass en portainjerto Toro Canyon	1.2		
<i>Persea americana</i> var Brogdon	0.6 to 0.13 (Kg day ⁻¹)	Balance de calor estacionario	Ploetz et al., 2015
<i>Persea americana</i> var Marcus Pumpkin	0.6 to 0.21		
<i>Persea americana</i> var Rusell	0.15 to 0.37		
<i>Persea americana</i> var Rusell infected by <i>Raffaella lauricola</i>	0.04 to 0.18		
<i>Persea americana</i> var Hass en portainjerto Degania 117	5.39 (mm day ⁻¹)	Disipación térmica	Nemera et al., 2020
<i>Persea americana</i> var Hass en portainjerto Duke7	60 to 75 (kg h ⁻¹)	Balance de calor	Fassio et al., 2011
<i>Persea americana</i> var Hass en portainjerto Toro Canyon	50 (kg h ⁻¹)		
<i>Persea americana</i>	0.3 to 0.58 (Kg day ¹)	Balance de calor	Castillo-Argaez et al., 2021
<i>Persea americana</i> infectada con <i>Raffaella</i>	0.15 to 0.50 (Kg day ¹)		

lauricola			
<i>Persea americana</i> var. HASS	4.15 a 5.39 mm/día	Disipación térmica. Modificado con potencia constante por 15 minutos y sin potencia por los siguientes 15 minutos.	Nemera <i>et al.</i> , 2020
<i>Persea americana</i> var. HASS <i>Persea americana</i> var. Fuerte	4 mm/día (verano) 1.5 mm/día (invierno) 5 mm/día (verano) 1.5 - 2 mm/día (invierno)	Tensiómetro	Hoffman & Du Plessis, 1999
<i>Persea americana</i> var. HASS	0.77 litro/día (plantas de aprox. 1.5 m de altura)	Balance de calor	Neuhaus <i>et al.</i> , 2007
<i>Persea americana</i> var. Ettinger	1.8 a 3 mm/día	Pulso de calor	Cantuarias <i>et al.</i> , 1995
Género <i>Pinus</i>			
<i>Pinus koraiensis</i>	11.8 g m ⁻² s ⁻¹ (7.0 - 21.5 g m ⁻² s ⁻¹)	TDP Granier	Moon <i>et al.</i> , 2015
<i>Pinus pinaster</i>	1.25 - 2.5 m ³ m ⁻² h ⁻¹	TDP Granier	Delzon & Loustau, 2005
<i>Pinus patula</i>	0.1 - 0.75 L h ⁻¹	Heat pulse	Alvarado-Barrientos <i>et al.</i> , 2015
<i>Pinus sylvestris</i>	0.21 - 0.33 mm h ⁻¹	TDP Granier	Granier <i>et al.</i> , 1996
<i>Pinus taeda</i>	40 g m ⁻² s ⁻¹	TDP Granier	Pataki <i>et al.</i> , 1998
Género <i>Fraxinus</i>			
<i>Fraxinus uhdei</i>	1.5 mm/día	TDP Granier	Kagawa, <i>et al.</i> 2009
<i>Fraxinus excelsior</i>	1.7 - 3.3 kg/m ² /día	TDP Granier	Stohr & Losch, 200

Las diferencias en el consumo hídrico suelen asociarse a la variación del área foliar, por lo tanto, a una superficie foliar mayor, debería corresponder un mayor consumo de agua. Nuestros resultados señalan

lo contrario, ya que los pinos presentaron casi el triple de área foliar ($1.18 \pm 0.13 \text{ m}^2$) que los aguacates ($0.359 \pm 0.031 \text{ m}^2$) y nueve veces más que los fresnos ($0.127 \pm 0.026 \text{ m}^2$) (tabla 2), sin embargo, los árboles de aguacate consumieron 6.3 veces más agua que los pinos y 5.8 veces más agua que los fresnos (tabla 7). Esta diferencia se puede explicar por la diferencia en la densidad de estomas entre las tres especies, siendo *Persea americana* la especie que presentó mayor densidad, con un promedio de 495.6 estomas/mm², mientras que en *Fraxinus uhdei* y *P. devoniana*, ésta fue de 145.2 y 61.03 estomas/mm² respectivamente (figura 6).

Estos resultados están de acorde con lo reportado en la literatura, ya que la densidad de estomas presente en especies en hojas del género *Pinus* es menor a la de *Persea americana* y a la del género *Fraxinus*. Las densidades estomáticas obtenidas en este estudio (61.03 estomas/mm²) para *P. devoniana* están dentro del intervalo reportado para el mismo género; con valores entre 29 y 71 estomas/mm² (*Pinus roxburghii*) y 44 y 74 estomas/mm² (*Pinus sylvestris*) (Jinxing *et al.* 2001; Tiwari *et al.*, 2013). Mientras que en el caso de *P. americana* la densidad de estomas que encontramos es ligeramente mayor (200 y 453 estomas/mm²) a las densidades reportadas para esta especie (Barrientos-Priego *et al.*, 2003) y 730 estomas/mm² con la variedad “Fuerte” (Whiley, *et. al.*, 1988).

En cuanto a la densidad de estomas en *Fraxinus uhdei*, no encontramos información en la literatura especializada para esta especie. Sin embargo, para otras especies del mismo género se reportan densidades estomáticas de 104.28 ± 6.49 en *Fraxinus rhynchophylla*, 262.3 ± 14.4 estomas/mm² en *Fraxinus ornus* y 285 ± 7 estomas/mm² en *Fraxinus pennsylvanica* (Ryu *et. al.*, 2014; Zhu *et. al.*, 2018; Sedej *et. al.*, 2021), siendo valores que similares a los encontrados en el presente estudio para nuestra especie.

Cabe señalar que, entre las densidades estomáticas encontradas en las especies estudiadas en el presente estudio y los valores reportados en la literatura, existen diferencias en cuanto a los rangos reportados. Estas diferencias pueden ser explicadas por la adaptación a las condiciones ambientales (subtropical húmedo, mediterráneo árido, etc.) de las hojas de estas especies o por la misma variación de la colecta de las hojas en sitios específicos en los árboles, por ejemplo, el caso de hojas soleadas versus hojas sombreadas (Whiley, *et. al.*, 1988).

Por otra parte, considerando la densidad estomática y el área foliar por especie (tabla 1), en este estudio, los árboles de *Pinus devoniana* alcanzarían en promedio 72.01 millones de estomas por planta, mientras que *Persea americana* 177.92 millones y *Fraxinus uhdei* 7.2 millones, por lo que los pinos, teniendo un área foliar mayor, tienen menos órganos para realizar intercambio gaseoso que los árboles

de aguacate. Sin embargo, una característica fisiológica que tiene incidencia en la transpiración es la resistencia o conductancia estomática (g_s) de las hojas, la cual se define como la resistencia de los estomas a la apertura y cierre (Henry *et. al.* 2019).

Para el género *Pinus* se reportan valores de g_s con rangos entre 40 y 110 mmol/m²/s (Niinemets, 2002; Addington *et. al.*, 2004; Domec *et. al.*, 2009) y en el caso del género *Persea*, se reportan conductancias entre 147 a 300 mmol/m²/s¹ (Sanclemente *et. al.*, 2014; Schaffer *et. al.*, 1991; Whiley *et. al.*, 1988a) y de 10.2 mm/s para *Persea americana* var. *Fuerte* (Whiley, *et. al.*, 1998). Las diferencias en densidad estomática entre especies, junto con la diferencia en conductancia estomática explicarían el por qué aún con superficies foliares menores, los árboles de aguacate presentan mayor consumo hídrico que los pinos.

Por otro lado, el flujo de savia en pulsos que presentó *Persea americana* han sido reportados en otras especies. Dzikiti *et. al.*, (2007) reportó pulsos similares en árboles de naranja (*Citrus sinensis*) de cuatro años con intervalos de 70 minutos por oscilación (15 minutos en nuestro estudio). Estos autores señalan que estos comportamientos se dan como respuesta a la combinación de los factores ambientales (altas temperaturas y alto déficit de presión de vapor) y la respuesta fisiológica a estos, en donde existe un desfase entre la pérdida de agua por transpiración y la absorción de la misma a través de la raíz, siendo mayor la transpiración que la absorción, llegando a usar el agua almacenada por capacitancia. De manera general, el uso de agua de capacitancia ocurre en la mañana y la recarga de la misma ocurre en la tarde o noche (Meinzer *et. al.*, 2004; Steppe, 2004). Ésto llega a ocurrir en forma de ciclos de descarga y recarga de forma frecuente en días con gran demanda evaporativa (Dzikiti *et. al.*, 2007), al igual que sucedió con los árboles de aguacate en la temporada seca cálida, con DPV mayores a 4 kPa. Por lo tanto, el efecto de sequedad ambiental y el retraso en el flujo de savia en raíces y tallo pueden estar induciendo oscilaciones en la apertura y cierre de los estomas (Wang *et. al.*, 2001).

Influencia de las variables meteorológicas

La transpiración de las plantas varía de acuerdo a su comportamiento fisiológico, derivado de la adecuación al medio en el que se encuentran. La conductancia estomática está influida por la radiación solar, la temperatura y el déficit de presión de vapor (Allen *et. al.*, 1998), mismas variables que influyeron en la variación del flujo de savia de nuestras tres especies.

Ghimire *et. al.* (2014) y Alvarado-Barrientos (2013) reportan que los principales controles meteorológicos en la transpiración para *P. roxburghii* y *P. patula*, respectivamente, fueron la radiación

solar y el déficit de presión de vapor. La humedad relativa ha sido reportada como variable que regula la transpiración en otras especies, como en el caso de *Acacia mangium* ($r^2 = 0.85$) ó con plantas de café (*Coffea arabica*, $r^2 = 0.80$) (Cienciala *et al.*, 2000; Pimentel *et al.*, 2010). En general, el flujo de savia de las especies arbóreas presentes en zonas tropicales y subtropicales responde a los cambios del tiempo atmosférico, en especial con el déficit de presión de vapor, el cual, en términos generales, indica la capacidad evaporativa del aire, siendo este un proceso dinámico (Goldstein *et al.*, 1998). Con nuestras especies estudiadas sucede lo mismo, en especial con los árboles de aguacate (excepto en la temporada seca-cálida) y los fresnos, respondiendo de manera positiva a los cambios del DPV, similar a lo reportado con Cantuarias *et al.* (1995), en donde este comportamiento se debe a la fisiología de estas dos especies, las cuales se adaptaron a ambientes con humedad ambiental y humedad edáfica constante, desarrollando un sistema de consumo de agua continuo (Knight, 2002).

En cambio, no siempre el déficit de presión de vapor influye principalmente en el flujo de savia de todas las especies arbóreas, ya que, en ambientes de bosques secos caducifolios, esta variable meteorológica juega un papel secundario, en donde la humedad del suelo tiene mayor relevancia en los cambios en el flujo de savia, llegando la vegetación a transpirar más en la temporada lluviosa que en la temporada seca (Salas *et al.* 2022). Por lo tanto, la apertura estomática es regulada por la combinación del estado hídrico de las plantas, la humedad edáfica y la influencia de los factores meteorológicos (Rodríguez *et al.*, 2018).

Histéresis

Los efectos de histéresis fueron evidentes tanto en los días soleados como los lluviosos (Figuras 17 y 18) para la relación entre la densidad de flujo de savia promedio horaria con el déficit de presión de vapor y la temperatura media del aire. Estas dos variables indujeron bucles de histéresis con rotación en el sentido de las agujas del reloj (Figura 17, izquierda y derecha, figura 18, izquierda y derecha), lo que indica que la variación de la densidad de flujo de savia se adelantó respecto al déficit de presión de vapor y la temperatura del aire. Sin embargo, para el día soleado (Figura 17) las tres especies alcanzaron mayor densidad de flujo de savia al momento de alcanzar los picos máximos de DPV y temperatura.

Para el mismo día soleado, el flujo de savia se retrasó con respecto al incremento de la radiación solar por la mañana, aproximadamente dos horas en fresnos y una hora en aguacates, generando un

comportamiento histerético en sentido inverso a las manecillas del reloj (figura 17); en cambio, los pinos reaccionaron casi a la par al cambio ambiental.

Este mismo comportamiento se observó en árboles adultos de *Persea americana* variedad HASS y *Fraxinus uhdei*, en donde el flujo de savia respondió hasta 1.5 y 0.6 horas, respectivamente, después del amanecer, tomando como referencia a la radiación solar (Nemera *et. al.*, 2020; Kagawa *et. al.*, 2009). Estos autores señalan posibles razones de este comportamiento asincrónico, como que las plantas tardan en alcanzar su conductancia estomática completa, debido a la apertura gradual de estomas. También se sugiere que la capacitancia de la planta disminuye por la noche como resultado de pérdida por transpiración, por lo tanto, al activarse el sistema fotosintético en las primeras horas de la mañana, el agua proveniente del sustrato tarda en llegar desde el sistema radicular hasta las hojas (Bucci *et. al.*, 2004).

Por otro lado, en el día lluvioso (Figura 18, izquierda y derecha), *Pinus devoniana* y *Persea americana* alcanzan los máximos de densidad de flujo de savia a las 13:00 horas, junto con los máximos de DPV y temperatura, mientras que *Fraxinus uhdei* presenta el máximo de densidad de flujo de savia, una hora antes de alcanzar los máximos de DPV y temperatura. La figura 18 muestra que, en el día lluvioso, los máximos de DPV y temperatura ocurren a las 12:00 horas, justo antes del evento de precipitación (13:00 a 14:00 horas), y decrecen durante el evento de lluvia alcanzando valores cercanos a aquellos previos a la salida del sol a las 14:00 horas. Después alcanzan un segundo pico a las 16:00 horas, tras el evento de precipitación y el repunte de la radiación solar a las 15:00 horas. Lo anterior indica que en *Pinus devoniana* y *Persea americana*, los principales controles del flujo de savia están dados por la temperatura del aire y el déficit de presión de vapor.

Finalmente, para los días soleados y con alta demanda evaporativa, los fresnos y aguacates presentaron los picos de flujo de savia por la tarde, cuando se presentaron los mayores valores de temperatura media y déficit de presión de vapor. En cambio, el flujo de savia de los pinos fue muy similar en la tarde comparado con el flujo que presentan en la mañana, en las primeras horas de luz del día, cuando las condiciones ambientales son de menor temperatura y menor demanda evaporativa con respecto a lo sucedido en las horas posteriores al cenit. Este comportamiento en los pinos puede indicar algún proceso de regulación del tejido conductor de savia para impedir el exceso de transpiración, evitando posibles daños en los vasos en el xilema, lo cual puede estar asociado a una estrategia fisiológica que tiene esta especie para la conservación en el uso de agua, en función al cambio de los factores micrometeorológicos (Ma *et.al.*, 2017).

CONCLUSIONES

Los árboles juveniles de *Persea americana* presentaron mayores consumos hídricos y transpiración que los árboles juveniles de *Pinus pseudostrobus*, aun cuando los aguacates presentaron áreas foliares menores (un tercio) a la de los pinos. Los aguacates tuvieron mayor consumo hídrico y mayores tasas de transpiración durante la temporada de estiaje, mismas que se redujeron en forma significativa para la temporada lluviosa. Esta diferencia entre temporadas se atribuyó al incremento de la humedad relativa del aire en la temporada lluviosa y por lo tanto la reducción del déficit de presión de vapor, así como a la reducción de la velocidad del viento. Los valores más altos de consumo hídrico y de transpiración, para la temporada lluviosa ocurrieron en un día con DPV intermedio, pero con velocidad de viento considerable, lo cual está asociado a una remoción de la humedad microambiental que ocurre en la periferia de las hojas de los árboles. También, la densidad de estomas fue mayor en las hojas de aguacate que en el resto de las especies, siendo un factor morfológico explicativo del alto consumo de agua de esta especie.

CONCLUSIONES

GENERALES

Recomendamos ampliamente la calibración de los parámetros α y β de la ecuación original de Granier para cada nueva especie en la que se emplee el método, ya que, por lo contrario, la subestimación o sobrestimación del flujo de savia puede conducir a errores muy grandes para el cálculo de la transpiración media de una especie en particular o inclusive de un rodal.

Los árboles juveniles de *Persea americana* transpiraron más (0.38 ± 0.06 mm) que los juveniles de *Fraxinus udhei* (0.07 ± 0.01 mm) y *Pinus devoniana* (0.06 ± 0.006 mm), aun cuando los pinos presentaron mayor superficie foliar que las otras dos especies.

Esto mismo ocurrió en las diferentes temporadas estacionales, en donde los aguacates siempre superaron en transpiración a pinos y fresnos, obteniendo los mayores valores en la estación seca cálida, la cual presentó las temperaturas más elevadas y mayor sequedad del aire, para posteriormente, en la temporada lluviosa (lluviosa temprana y lluviosa tardía), disminuir la transpiración, registrando los valores mínimos, lo cual se asoció a la disminución de la temperatura y a la gran concentración de vapor de agua en la atmósfera, lo cual, fisiológicamente, influye en el intercambio de gases con las plantas.

Además de los procesos fisiológicos discutidos anteriormente, la densidad estomática fue uno de los factores que explicó la mayor demanda transpirativa de los aguacates en nuestro estudio, superando por más de tres veces a la densidad estomática encontrada en fresnos y hasta en ocho veces a lo registrado con los pinos.

La variación registrada en el flujo de savia de las tres especies fluctuó de acuerdo a los cambios del déficit de presión de vapor, la temperatura media y la radiación solar a escala temporal pequeña (días) y a escala temporal mayor (temporadas). Este comportamiento generó efectos histeréticos específicos en días soleados, en donde el flujo de savia aumentaba conforme el día se acercaba al punto de mayor estrés hídrico atmosférico (aproximadamente a las 14:00 horas) y los puntos de mayor flujo de savia coincidieron con los puntos de mayor déficit de presión de vapor en fresnos y aguacates. Por otro lado, los pinos no siguieron esta tendencia, generando flujo de savia constante, no llegando a puntos muy elevados y sin seguir directamente a los cambios de la temperatura y déficit de presión de vapor en días con alta demanda evaporativa, por lo que se presume que esta especie, con estas condiciones meteorológicas, tiene algún mecanismo de regulación de la transpiración.

Finalmente, el método de flujo de savia de Granier es sumamente útil para detectar comportamientos que suceden en el flujo de savia de las especies, como respuesta a algún elemento meteorológico, al cambio en la humedad edáfica o incluso al efecto que puede tener algún patógeno. Por lo tanto, este

método es altamente recomendable para análisis de fisiología de la transpiración, generando datos muy confiables del uso de agua a nivel de individuo, a nivel de parcela e incluso a nivel de cuenca, teniendo inferencia en estudios de balance hidrológico.

LITERATURA CITADA

Addington R., Mitchell, R., Oren, R., & Donovan, L. 2004. Stomatal sensitivity to vapor pressure deficit and its relationship to hydraulic conductance in *Pinus palustris*. *Tree Physiology*. 24, 561-569. doi: 10.1093/treephys/24.5.561

Allen, R. G., Pereira, L. S., Raes, D., & Smith, M. 1998. Crop evapotranspiration-Guidelines for computing crop water requirements-FAO Irrigation and drainage paper 56. Fao, Rome, 300(9), D05109.

Alvarado-Barrientos, M. S. 2013. Plant water use and canopy-fog interactions across a land-use change trajectory in a montane cloud belt. Tesis doctoral, Universidad de New Hampshire, Durham, Estados Unidos de América.

Alvarado-Barrientos, M. S., Holwerda, F., Geissert, D. R., Muñoz-Villers, L. E., Gotsch, S. G., Asbjornsen, H., Dawson, T. E. 2015. Nighttime transpiration in a seasonally dry tropical montane cloud forest environment. *Trees*, 29(1), 259-274.

Alvarado-Huitrón, K. Comparación de la permeabilidad edáfica en suelos de bosque y huerta de aguacate en Michoacán, México. 2022 Tesis de Licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 82 pp

Barrientos-Priego, A. F., Borys, M. W., Trejo, C., & López, L. L. 2003. Índice y densidad estomática foliar en plántulas de tres razas de aguacatero. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 26(4), 291-299.

Barsimantov J. & Antezanab J. N. 2012. Forest cover change and land tenure change in Mexico's avocado region: Is community forestry related to reduced deforestation for high value crops?. *Applied Geography*. 32, 844-853

Braun P. & Schmid J. 1999. Sap flow measurements in grapevines - Scope and limits of heat balance and granier-type sensors. *Acta Horticulturae*. 493(493), 169-176

Bucci, S. J., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Scholz, F. G., Franco, A. C., & Bustamante, M. 2004. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree physiology*, 24(8), 891-899. <https://doi.org/10.1093/treephys/24.8.891>

Budds, J. 2003. El acceso a los recursos de agua de los agricultores en el valle de La Ligua, Chile. *Revista de Derecho Administrativo Económico*. 2, 371-379.

Budds, J. 2012. La demanda, evaluación y asignación del agua en el contexto de escasez: un análisis del ciclo hidrosocial del valle del río La Ligua, Chile. *Revista de Geografía Norte Grande*. 52, 167-184.

Budds, J. 2018. Securing the market: Water security and the internal contradictions of Chile's Water Code. *Geoforum*. 1-11 pp. <https://www.journals.elsevier.com/geoforum>.

Bush, S. E., Hultine, K. R., Sperry, J. S., & Ehleringer, J. R. 2010. Calibration of thermal dissipation sap flow probes for ring-and diffuse-porous trees. *Tree physiology*, 30(12), 1545-1554. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq096>.

Cabibel B & Do F.C. 1991. Mesures thermiques des flux de sève et comportement hydrique des arbres. II. Évolution dans le temps des flux de sève et comportement hydrique des arbres en présence ou non d'une irrigation localisée. *Agronomie*. 11, 757-766

Calder, I. R., & Kidd, C. H. R. 1978. A note on the dynamic calibration of tipping-bucket gauges. *Journal of hydrology*, 39(3-4), 383-386. doi: 10.1016/0022-1694(78)90013-6

Cantuarias, T., Cohen, Y., Tomer, E., 1995. Improving avocado tree water status under severe climatic conditions by increasing wetted soil volume. In: *Proceedings of the World Avocado Congress III*, Israel, pp. 196e204.

Castellanos, D., Lindig, C. R., & Sáenz-Romero C. 2015. Altitudinal assisted migration of Mexican pines as an adaptation to climate change. *Ecosphere*, 6(1), 1-16. doi; 10.1890/ES14-00375.1

Castillo-Argaez R., Konkol J. L., Vargas A. I. & Ploetz R. C. 2021. Disease severity and ecophysiology of rootstock/scion combinations of different avocado (*Persea americana* Mill.) genotypes in response to laurel wilt. *Scientia Horticulturae*. 287, 110250. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.110250>

Chambers, J. M., Freeny, A and Heiberger, R. M. 1992. Analysis of variance; designed experiments. Chapter 5 of *Statistical Models in S* eds J. M. Chambers and T. J. Hastie, Wadsworth & Brooks/Cole.

Chávez-León, G., Vargas, L. M. T., Espinoza, M. B., Reyes, J. T, S., Flores, H. J. M., Fernández, I. V., Guzmán, A. L., Ánima, J. B. R., Ramírez, F. J. V., Pérez, J. S., Rocillo, J. J. A., & Cantú M. M. 2012. Impacto del cambio de uso del suelo forestal a huertos de aguacate. Michoacán, México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias.

Cienciala, E., Kučera, J., & Malmer, A. 2000. Tree sap flow and stand transpiration of two *Acacia mangium* plantations in Sabah, Borneo. *Journal of Hydrology*, 236(1–2), 109–120. doi: 10.1016/S0022-1694(00)00291-2

Clearwater, M.J.; Meinzer, F.C.; Andrade, J.L.; Goldstein, G.; Holbrook, N.M. 1999. Potential errors in measurement of nonuniform sap flow using heat dissipation probes. *Tree Physiol.* 19, 681–687.

Davis, T. W., Kuo, C. M., Liang, X., & Yu, P. S. 2012. Sap flow sensors: construction, quality control and comparison. *Sensors*, 12(1), 954-971. <https://doi.org/10.3390/s120100954>

Delzon, S., Loustau, D. 2005. Age-related decline in stand water use: sap flow and transpiration in a pine forest chronosequence. *Agricultural and Forest Meteorology*, 129(3-4), 105-119.

Domec, J-C, Palmroth, S., Ward, E., Maier, C., Therezien, M., & Oren, R. 2009. Acclimation of leaf hydraulic conductance and stomatal conductance of *Pinus taeda* (loblolly pine) to long-term growth in elevated CO₂ (free-air CO₂ enrichment) and N-fertilization. *Plant, Cell & Environment*, 32, 1500-1512. doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.02014.x

Dzikiti S., Steppe K., Lemeur R. & Milford J. R. 2007. Whole-tree level water balance and its implications on stomatal oscillations in orange trees [*Citrus sinensis* (L.) Osbeck] under natural climatic conditions. *Journal of Experimental Botany*. 58, 1893-1901.

Ellison, D., Morris, C. E., Locatelli, B., Sheil, D., Cohen, J., Murdiyarso, D., & Sullivan, C. A. 2017. Trees, forests and water: Cool insights for a hot world. *Global Environmental Change*, 43, 51-61. doi: 10.1016/j.gloenvcha.2017.01.002

FAOSTAT. 2017. Crops, area harvested, production/Yield quantities and production quantity 2014. Recuperado de: <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC> (acceso 20 de enero de 2022).

FAOSTAT. 2017. Crops, area harvested, production/Yield quantities and production quantity 2020. Recuperado de: <https://www.fao.org/faostat/es/#data> (acceso 14 de agosto de 2022).

Fassio C., Castro M., Mamani J., Heat R. & Arpaia M. L. 2011. Effects of root anatomy in sap flow rate of avocado trees. *Acta Horticulturae*. 889, 363-369.

Fassio, C., Heath, R., Arpaia, M. L., & Castro, M. 2009. Sap flow in “Hass” avocado trees on two clonal rootstocks in relation to xylem anatomy. *Scientia Horticulturae*, 120(1), 8-13. doi: 10.1016/j.scienta.2008.09.012

Flo, V. Martinez-Vilalta J., Steppe K., Schuldt B. & Poyatos R. 2019. A synthesis of bias and uncertainty in sap flow methods. *Agricultural and Forest Meteorology*. 271, 362-374. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.03.012>

Fuchs S., Leuschner C., Link R., Coners H. & Schuldt B. 2017. Calibration and comparison of thermal dissipation, heat ratio and heat field deformation sap flow probes for diffuse-porous trees. *Agricultural and Forest Meteorology*. 244-245, 151-161

García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (5ta ed.). México, CDMX: Instituto de Geografía, UNAM.

García-González, Y. 2018. Partición de la precipitación en una huerta de aguacate (*Persea americana* var. Mendez) en la cuenca de Zirahuén. Tesis de licenciatura, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Michoacán, México.

Garibay, C., & Bocco, G. 2011. Cambios de uso del suelo en la meseta purépecha (1976-2005) (1era Ed.). México: UNAM.

Ghimire, C. P., Lubczynski, M. W., Bruijnzeel, L. A., & Chavarro-Rincón, D. 2014. Transpiration and canopy conductance of two contrasting forest types in the Lesser Himalaya of Central Nepal. *Agricultural and Forest Meteorology*, 197, 76–90. doi: 10.1016/j.agrformet.2014.05.012

Goldstein, G., Andrade, J. L., Meinzer, F. C., Holbrook, N. M., Cavelier, J., Jackson, P., & Celis, A. 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell & Environment*, 21(4), 397-406. <https://sci-hub.se/https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1998.00273.x>

Gómez-Tagle C. A., Morales-Chávez R., García-Gonzales Y. & Gómez-Tagle R. A F. 2019. Partición de la precipitación en cultivo de aguacate y bosque de pino-encino en Michoacán, México. *Biológicas*. 21(1): 1–18

Gómez-Tagle Chávez, A., Gutiérrez Gnechi, J. A., Zepeda Castro, H. 2010. Dispositivo de automatización para un infiltrómetro de campo con funcionamiento de Mariotte. *Terra Latinoamericana*, 28(3), 193-202.

Gómez-Tagle R. A. F., Gómez-Tagle C. A., Fuerte-Velázquez D. J., Barajas A. A. G., Quiroz-Rivera F., Alarcón-Chaires P. E. & García-Rojas H. G. 2022. Blue and Green Water Footprint of Agro-Industrial Avocado Production in Central Mexico. *Sustainability*. 14, 9664. <https://doi.org/10.3390/su14159664>

Granier, A. 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Annals of Forest Science*, 42, 193–200.

Granier, A. 1987. Mesure du flux de sève brute dans le tronc du Douglas par une nouvelle méthode thermique. *Annales Des Sciences Forestières*, 44, 1–14. <https://doi.org/10.1051/forest:19870101>

Granier, A., Biron, P., Köstner, B., Gay, L. W., Najjar, G. 1996. Comparisons of xylem sap flow and water vapour flux at the stand level and derivation of canopy conductance for Scots pine. *Theoretical and Applied Climatology*, 53(1), 115-122.

Granier, A., Loustau, D. 1994. Measuring and modelling the transpiration of a maritime pine canopy from sap-flow data. *Agricultural and Forest meteorology*, 71(1-2), 61-81. [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(94\)90100-7](https://doi.org/10.1016/0168-1923(94)90100-7)
<http://www.irnase.csic.es/users/jefer/Articulos%20en%20papel%20JE/MODELOS/Granier1994.pdf>

Gutierrez-Lopez J. A. 2015. Construction of heat dissipation probes to estimate sap flow. University of New Hampshire

Gutierrez-López, J.A., Licata, J., Pypker, T. & Asbjornsen, H. 2018. Effects of heater wattage on sap flux density estimates using an improved tree-cut experiment. *Tree Physiology*. 0, 1-15.

Hamilton, C. 2004. Sap-Happy Sap flow probe construction and use. UCLA. 10 pp. <https://eng.ucmerced.edu/paseo/paseo-readingdocuments/erics-energy-balance-sap-flow-session/Sap-Happy.pdf>. Último acceso: 9 de marzo del 2019.

Hamilton, L. S., Dudley, N., Greminger, G., Hassan, N., Lamb, D., Stolton, S. & Tognetti, S. 2009. Los bosques y el agua. Estudio temático elaborado en el ámbito de la evaluación de los recursos forestales mundiales 2005. Roma, Italia: Estudio FAO: Montes.

Heiberger, R. M., Freeny, A. E., & Chambers, J. M. 2017. Analysis of variance; designed experiments. En: Chambers, J. M. & Hastie, T. J. (Eds). *Statistical models in S* (pp. 145-193). Londres, Inglaterra: Routledge.

Henry C., John G. P., Pan R., Barlett M. K., Fletcher C. S. & Sack L. 2019. A stomatal safety-efficiency trade-off constrains responses to leaf dehydration. *Nature Communications*. 10 (3398). <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11006-1>.

Hoekstra, A. Y., Chapagain, A. K., Mekonnen, M. M. & Aldaya, M. M. 2011. *The Water Footprint Assessment Manual: Setting the Global Standard*; Routledge: London, UK; Earthscan: London, UK; ISBN 978-1-84971.279-8

Hoffman, J. E., & Du Plessis, S. F. 1999. Seasonal water requirements of avocado trees grown under subtropical conditions. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 5, 191-194.

Holmqvist, J.Å. Sustainable Water Footprint of Avocado Imported to Norway from Chile: Norwegian Retailer's Information and Influence on Water Management. 2020. Master's Thesis, Norwegian University of Life Sciences, Ås, Norway.

Hultine, K.R., P.L. Nagler, K. Morino, S.E. Bush, K.G. Burtch, P.E. Dennison, E.P. Glenn and J.R. Ehleringer. 2010b. Sap flux-scaled transpiration by tamarisk (*Tamarix* spp.) before, during and after episodic defoliation by the saltcedar leaf beetle (*Diorhabda carinulata*). *Agric. For. Meteorol.* 150:1467–1475

Instituto Nacional de Estadística y Geografía [INEGI]. 2013. Censo de población y vivienda 2010. México: INEGI. Recuperado de: <http://www.inegi.org.mx/sistemas/olap/proyectos/bd/consulta.asp?p=17159&c=17547&s=est>.

Jinxing, L., Jach, M. E., & Ceulemans, R. 2001. Stomatal density and needle anatomy of Scots pine (*Pinus sylvestris*) are affected by elevated CO₂. *New Phytologist*, 150, 665-674. doi: 10.1046/j.1469-8137.2001.00124.x

Soto-González J. T. 2019. ¿Cuántas ollas de agua hay para la producción de aguacate en el estado de Michoacán? detección mediante imágenes satelitales y redes neuronales convolucionales. Tesis de licenciatura, Facultad de Biología Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 47pp

Kagawa A., Lawren S., Duarte K. & James S. 2009. Hawaiian native forest conserves water relative to timber plantation: Species and stand traits influence water use. *Ecological Applications*. 19 (6), 1429-1443.

Kagawa A., Sack L., Duarte K. & James S. 2009. Hawaiian native forest conserves water relative to timber plantation: Species and stand traits influence water use. *Ecological Applications*. 19 (6), 1429-1443

Knight R. J. 2002. In: *The Avocado: Botany, Production and Uses*. First edition. CABI editorial. 1-14 pp. ISBN 0-85199-357-5

Llorens, P., Oliveras, I., & Poyatos, R. 2003. Temporal variability of water fluxes in a *Pinus sylvestris* forest patch in Mediterranean mountain conditions (Vallcebre research catchments, Catalan Pyrenees). En: E. Servat, W. Najem, C. Leduc, A. Shakeel (Eds.), *Hydrology of Mediterranean and Semiarid Regions* (pp. 101-105). Montpellier, France: IAHS Publication.

López-Toledo L., Heredia-Hernández, M., Castellanos-Acuña, D., Blanco-García, A. & Saénz-Romero C. 2017. Reproductive investment of *Pinus pseudostrobus* along an altitudinal gradient in Western Mexico: implications of climate change. *New Forests*. 48, 867-881.

Loza, H. A. 2015. *Situación Actual del Sistema Producto Aguacate*. México: Dirección de Estudios sobre Soberanía Alimentaria y Nueva Ruralidad. H. Cámara de Diputados, Cd. de México, México, 71 p. [http://www.cedrssa.gob.mx/files/10/16Situación actual del sistema producto aguacate.pdf](http://www.cedrssa.gob.mx/files/10/16Situación%20actual%20del%20sistema%20producto%20aguacate.pdf)

Lu P., Woo K. C. & Liu Z. T. 2002. Estimation of whole-plant transpiration of bananas using sap flow measurements. *Journal of experimental botany*. 53 (375), 1771-1779.

Lu, P. and E.K. Chacko. 1998. Evaluation of Granier's sap flow meter in mango (*Mangifera indica* L.) trees. *Agronomie* 18:461 – 471.

Lu, P., Urban, L., & Zhao, P. 2004. Granier's Thermal Dissipation Probe (TDP) method for measuring sap flow in trees: Theory and practice. *Acta Bot. Sin.*, 46(6), 631–646. <https://doi.org/316-646>

Ma, C., Luo, Y., Shao, M., Li S. & Xiaoux J. 2017. Environmental controls on sap flow in black locust forest in Loess Plateau, China. *Scientific Reports*. 7, 13160. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-13532-8>

Ma, C., Luo, Y., Shao, M., Li, X., Sun, L., & Jia, X. 2017. Environmental controls on sap flow in black locust forest in Loess Plateau, China. *Scientific reports*, 7(1), 1-12.

Mcculloh, K. A., Winter, K., Meinzer, F. C., Aranda, J., & Lachenbruch, B. 2007. A comparison of daily water use estimates derived from constant-heat sap-flow probe values and gravimetric measurements in pot-grown saplings. *Tree Physiology*, 27, 1355–1360. <https://doi.org/10.1093/treephys/27.9.1355>

Meinzer F. C., James S. A. & Goldstein G. 2004. Dynamics of transpiration, sap flow and use of stored water in tropical forest canopies trees. *Tree Physiology*. 24, 901–909.

Mijares O., P., & López L., L. 1998. Variedades de aguacate y su producción en México. En: Memoria Fundación Salvador Sánchez Colín. Coatepec Harinas, México: CICTAMEX SC. Recuperado de: http://www.avocadosource.com/Journals/CICTAMEX/CICTAMEX_1998-2001/CICTAMEX_1998-2001_PG_089-099.pdf

Miller, R. G. 1981. *Simultaneous Statistical Inference*. Springer, New York, NY. <https://doi.org/10.1007/978-1-4613-8122-8>

Monsalve M. M. 2021. El lío ambiental que empieza a dejar la exportación de aguacate. <https://www.elespectador.com/ambiente/el-lio-ambiental-que-empieza-a-dejar-la-exportacion-de-aguacate/>. Acceso: 14 de agosto de 2022

Moon, M., Kim, T., Park, J., Cho, S., Ryu, D., & Kim, H. S. 2015. Variation in sap flux density and its effect on stand transpiration estimates of Korean pine stands. *Journal of forest research*, 20(1), 85-93.

Morales-Manilla, L. M., & Cuevas, G. 2012. Inventario 2011 y evaluación del impacto ambiental forestal del cultivo del aguacate en el estado de Michoacán. Morelia, México: Centro de Investigaciones en Geografía Ambiental, UNAM.

Moreno-Ortega, G., Pliego, C., Sarmiento, D., Barceló, A., & Martínez-Ferri, E. 2019. Yield and fruit quality of avocado trees under different regimes of water supply in the subtropical coast of Spain. *Agricultural Water Management*, 221, 192-201. doi: 10.1016/j.agwat.2019.05.001

Naizaque J., García G., Fischer G. & Melgarejo L. M. 2014. Relación entre la densidad estomática, la transpiración y las condiciones ambientales en feijoa (*Acca sellowiana* [O. BERG] BURRET). *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*. 17 (1), 115-121.

Neuhaus, A., Turner D.W., Colmer T. D., Kuo J. Eastham J. 2007 Drying half the root-zone of potted avocado (*Persea americana* Mill., cv. Hass) trees avoids the symptoms of water deficit that occur under complete root-zone drying, *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 82:5, 679-689, DOI: 10.1080/14620316.2007.11512291

Niinemets U. 2002. Stomatal conductance alone does not explain the decline in foliar photosynthetic rates with increasing tree age and size in *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. *Tree Physiology*. 22, 515-535. doi: 10.1093/treephys/22.8.515

Pasqualotto, G. Carraro V., Menardi, R. & Anfodillo, T. 2019. Calibration of Granier-Type (TDP) Sap Flow Probes by a High Precision Electronic Potometer. *Sensors*. 19, 1-13

Pataki, D. E., Oren, R., & Phillips, N. 1998. Responses of sap flux and stomatal conductance of *Pinus taeda* L. trees to stepwise reductions in leaf area. *Journal of Experimental Botany*, 49(322), 871-878.

Peñuela-Arévalo, L. A., & Carrillo, R. J. J. 2013. Definición de zonas de recarga y descarga de agua subterránea a partir de indicadores superficiales: centro-sur de la Mesa Central, México. *Investigaciones Geográficas, Boletín Del Instituto de Geografía, UNAM*, 81, 18–32.

Peters, R.L.; Fonti, P.; Frank, D.C.; Poyatos, R.; Pappas, C.; Kahmen, A.; Carraro, V.; Prendin, A.L.; Schneider, L. & Baltzer, J.L. 2018. Quantification of uncertainties in conifer sap flow measured with the thermal dissipation method. *New Phytol.* 219, 1283–1299.

Pimentel, J. da S., Silva, T. J. A., Júnior, J. C. F. B., Folegatti, M. V., & Montenegro, A. A. A. 2010. Estimativa da transpiração em cafeeiros utilizando-se sensores de dissipação térmica. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 14(2), 187–195.

Ploetz, R. C., Schaffer, B., Vargas, A. I., Konkol, J. L., Salvatierra, J., & Wideman, R. 2015. Impact of laurel wilt, caused by *Raffaelea lauricola*, on leaf gas exchange and xylem sap flow in avocado, *Persea americana*. *Phytopathology*, 105(4), 433-440. <https://doi.org/10.1094/PHTO-07-14-0196-R>

R Core Team 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

Ramírez-Mejía, D.; Levers, C.; Mas, J.F. Spatial patterns and determinants of avocado frontier dynamics in Mexico. 2022. *Reg. Environ. Change*. 22-28.

Rana, G., Katerji, N., & De Lorenzi, F. 2004. Measurement and modelling of evapotranspiration of irrigated citrus orchard under Mediterranean conditions. *Agricultural and Forest Meteorology*. 128, 199-209. doi: 10.1016/j.agrformet.2004.11.001

Resolución 64/292 de la Asamblea General “El derecho humano al agua y al saneamiento” A/RES/64/292 (28 de julio de 2010), disponible en: https://www.un.org/spanish/waterforlifedecade/human_right_to_water.shtml

Rodríguez Pleguezuelo, Carmen R., Francia Martínez José R., García Tejero Iván F., Gálvez Ruiz Baltasar, Franco Tarifa Dionisio & Durán Zuazo Víctor H. 2018. Avocado (*Persea americana* MILL.) Trends in water-saving strategies and production potential in a mediterranean climate, the study case of

SE Spain: A review. In: *Water Scarcity and Sustainable Agriculture in Semiarid Environment*. Primera Edición.

Rosas R. D. M., Mendoza M. E., Gómez-Tagle C. A. & Tobón M. C. 2019. Avances y desafíos en el conocimiento de los bosques mesófilos de montaña de México. *Madera y Bosques*. 25. 1-19.

Ruxton, G. D. 2006. The unequal variance t-test is an underused alternative to Student's t-test and the Mann–Whitney U test. *Behavioral Ecology*, 17(4), 688-690. doi: 10.1093/beheco/ark016

Ryu, D., Bae, J., Park, J., Cho, S., Moon, M., Oh, C. Y., Kim, H. S. 2014. Responses of native trees species in Korea under elevated carbon dioxide condition-open top chamber experiment. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology*, 16(3), 199-212.

Salas-Acosta E. R., Andrade J. L., Perera-Burgos J. A., Us-Santamaría R., Figueroa-Espinoza B., Uuh-Sonda J. M. & Cejudo E. 2022. Transpiration of a Tropical Dry Deciduous Forest in Yucatan, Mexico. *Atmosphere*. 13, 271.

Sanclemente, M., Schaffer, B., Gil, P., Vargas, A., & Davies, F. 2014. Pruning after flooding hastens recovery of flood-stressed avocado (*Persea americana* Mill.) trees. *Scientia Horticulturae*. 169, 27-35. doi: 10.1016/j.scienta.2014.01.034

Saugier B., Granier A., Pontailleur J. Y., Dufrene E. & Baldocchi D. D. 1997. Transpiration of a boreal pine forest measured by branch bag, sap flow and micrometeorological methods. *Tree Physiology*. 17, 511-519

Saugier, B., Granier, A., Pontailleur, J. Y., Dufrene, E., & Baldocchi, D. D. 1997. Transpiration of a boreal pine forest measured by branch bag, sap flow and micrometeorological methods. *Tree Physiology*, 17(8-9), 511-519.

Schaffer, B., Whiley, A., & Kohli, R. 1991. Effects of leaf age on gas exchange characteristics of avocado (*Persea americana* Mill.). *Scientia Horticulturae*. 48, 21-28. doi: 10.1016/0304-4238(91)90149-S

Sedej, T. T., Humar, M., & Gaberščik, A. 2021. Cohabiting native *Fraxinus ornus* and alien *Ailanthus altissima* differ in their ecophysiological responses and functional traits. *Trees*, 1-13.

Servicio de Información y Estadística Agroalimentaria y Pesquera – Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación [SIAP–SAGARPA]. 2022. Anuario estadístico de la Producción agrícola. <https://nube.siap.gob.mx/cierreagricola/>. Accesado el 7 de agosto de 2022

Servicio Meteorológico Nacional [SMN]. 2015. Normales climatológicas, Estación: 16080 Morelia (OBS). Recuperado de: <https://smn.conagua.gob.mx/tools/RESOURCES/Normales5110/NORMAL16080.TXT>.

Silber A., Israeli Y., Levi M., Keinan A., Shapira O., Chudi G., Golan A., Noy M., Levkovitch I. & Assouline S. 2012. Response of “Hass” avocado trees to irrigation management and root constraint. *Agricultural Water Management*. 104, 95-103

Smith, D. M., & Allen, S. J. 1996. Measurement of sap flow in plant stems. *Journal of Experimental Botany*, 47(305), 1833–1844. <https://doi.org/10.1093/jxb/47.12.1833>

Steppe K. 2004. Diurnal dynamics of water flow through trees: design and validation of a mathematical flow and storage model. PhD thesis, Ghent University, Belgica.

Steppe, K.; De Pauw, D.J.W.; Doody, T.M.; Teskey, R.O. 2010. A comparison of sap flux density using thermal dissipation, heat pulse velocity and heat field deformation methods. *Agric. For. Meteorol.* 150, 1046–1056.

Stohr A. & Losch R. 2004. Xylem sap flow and drought stress of *Fraxinus excelsior* saplings. *Tree Physiology*. 24, 169-180.

Sun H., Aubrey D. P. & Teskey O. 2012. A simple calibration improved the accuracy of the thermal dissipation technique for sap flow measurements in juvenile trees of six species. *Trees*. 26, 631-640

TANEDA & SPERRY. 2008. A case-study of water transport in co-occurring ring- versus diffuse-porous trees: contrasts in water-status, conducting capacity, cavitation and vessel refilling. *Tree Physiology*. 28, 1641-1651

Tapia Vargas, L. M., Guzmán, A. L., Fernández, V. , y Espinoza, M. B. 2012. Consumo de agua. En: Chávez-León G., L. M. T. Vargas, M. B. Espinoza, J. T. S. Reyes, H. J. M. Flores, I. V. Fernández, A. L. Guzmán, J. B. R. Ánima, F. J. V. Ramírez, J. de la L. S. Pérez, J. J. A. Rocilo y M. M. Cantú (eds.), *Impacto del cambio de uso de suelo forestal a huertos de aguacate*. Uruapan, México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Centro de Investigación Pacífico Centro.

Tiwari, S. P., Kumar, P., Yadav, D., & Chauhan, D. K. 2013. Comparative morphological, epidermal, and anatomical studies of *Pinus roxburghii* needles at different altitudes in the North-West Indian Himalayas. *Turkish Journal of Botany* 37, 65–73. doi: 10.3906/bot-1110-1

Van Der Ent, R. J., Savenije, H. H. G., Schaefli, B., & Steele-Dunne, S. C. 2010. Origin and fate of atmospheric moisture over continents. *Water Resources Research*, 46(9), 1–12. <https://doi.org/10.1029/2010WR009127>

Viveros-Viveros, H., Sáenz-Romero, C., Vargas-Hernández, J., & López-Upton, J. 2006. Variación entre procedencias de *Pinus pseudostrobus* establecidas en dos sitios en Michoacán, México. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 29(2), 121-126.

Wang, G. x., Zhang J., Liao J. X. & Wang J. L. 2001. Hydropassive evidence and effective factors in stomatal oscillations of *Glycyrrhiza inflata* under desert conditions. *Plant Science*. 160, 1007-1013.

Ward, E. J., Domec, J. C., King, J., Sun, G., McNulty, S., & Noormets, A. (2017). TRACC: an open source software for processing sap flux data from thermal dissipation probes. *Trees*, 31(5), 1737-1742. <https://doi.org/10.1007/s00468-017-1556-0>

Whiley, A. W., Chapman, K. R., & Saranah, J. B. 1988 Water loss by floral structures of avocado (*Persea americana* cv. Fuerte) during flowering. *Australian Journal of Agricultural Research* 39, 457–467. doi: 10.1071/AR9880457

Whiley, A.W., Chapman, K.R. and Saranah, J.B. 1988a Water loss by floral structures of avocado (*Persea americana* Mill.) cv. Fuerte during flowering. *Australian Journal of Agricultural Research* 39, 457–467.

Yandell, B. S. 1997. *Practical Data Analysis for Designed Experiments*. Chapman & Hall. ISBN 0-412-06341-7

Zhu, J., Yu, Q., Xu, C., Li, J., Qin, G. 2018. Rapid estimation of stomatal density and stomatal area of plant leaves based on object-oriented classification and its ecological trade-off strategy analysis. *Forests*, 9(10), 616. doi:10.3390/f9100616www.mdpi.com/journal/forests