

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA - SEDE MEDELLÍN

Facultad de Ciencias Agrarias



ANÁLISIS DE SUPERVIVENCIA, DESARROLLO Y FOTOSÍNTESIS DE TRES
ESPECIES FORESTALES EN PLANTACIONES JÓVENES ESTABLECIDAS EN
EL BOSQUE SECO TROPICAL (bs-T), ANTIOQUIA, COLOMBIA

Maestría Bosques y Conservación Ambiental



NORA ISABEL BRAVO BAEZA

ADMINISTRADORA AMBIENTAL Y DE LOS RECURSOS NATURALES

Director:

LUIS FERNANDO OSORIO VÉLEZ

Codirector:

ENRIQUE MARTINEZ BUSTAMANTE

Medellín, Colombia

2013

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA - SEDE MEDELLÍN

Facultad de Ciencias Agrarias



NORA ISABEL BRAVO BAEZA

ADMINISTRADORA AMBIENTAL Y DE LOS RECURSOS NATURALES

ANÁLISIS DE SUPERVIVENCIA, DESARROLLO Y FOTOSÍNTESIS DE TRES
ESPECIES FORESTALES EN PLANTACIONES JÓVENES ESTABLECIDAS EN
EL BOSQUE SECO TROPICAL (bs-T), ANTIOQUIA, COLOMBIA

Maestría Bosques y Conservación Ambiental

Director:

LUIS FERNANDO OSORIO VÉLEZ

Codirector:

ENRIQUE MARTINEZ BUSTAMANTE

Medellín, Colombia

2013

AGRADECIMIENTOS

Agradezco primero a Dios por ser el motor de mi vida.

A mi madre; Yaneth Baeza Díaz, por su profundo amor, confianza, apoyo e incondicionalidad en este proceso y, en todas las etapas de mi vida. También agradezco las voces de aliento de mi padre; Edmundo Bravo Vallejo y mi hermano; Rodrigo Bravo Baeza.

A Luis Carlos Maya Álvarez; por ser mi amor, compañero y cómplice, siempre dispuesto a darme su mano en los propósitos que emprendo. A la Familia Maya Álvarez por su respaldo y por tratarme como a una hija.

A la Universidad Nacional de Colombia – Sede Medellín (UNAL); por brindarme la oportunidad de hacer parte de esta institución de renombre nacional e internacional.

Al Área Curricular Bosques y Conservación Ambiental, por enseñarme el vasto mundo de la investigación; a la Corporación Autónoma Regional de Antioquia – Dirección Territorial Hevéxicos, por brindar los recursos y las autorizaciones para la realización de este trabajo.

A Luis Fernando Osorio Vélez; mi director, por confiar en mí, por su gestión y empeño en sacar adelante esta tesis y llevarla a otras instancias, involucrando no solo al personal de esta Universidad, sino, a docentes, investigadores e instalaciones de la Universidad de Valladolid (Uva).

Al profesor Enrique Guillermo Martínez Bustamante, codirector, por su tiempo, dedicación, cumplimiento; por ser paciente y entregarme parte de su experiencia para hacer de esta tesis un documento mejor.

Al profesor Felipe Bravo Oviedo, de la Universidad de Valladolid; por su disposición, asesoría y acompañamiento durante mi estancia en España, por enseñarme a escribir y a desarrollar un pensamiento global.

Al profesor Valentín Pando, de la Universidad de Valladolid; por su disposición, asesoría en la parte estadística de este documento.

A Juan David Hernández Arredondo; por estar siempre dispuesto a acompañarnos en la toma de datos en campo y por sus valiosas contribuciones a esta investigación.

A Diana María Arango Botero; definitivamente una mujer diligente y amable que estuvo siempre que la necesité, dándome respuestas claras y oportunas.

A la Dirección Territorial Hevéxicos de la Corporación Autónoma Regional de Antioquia – Corantioquia, por permitirnos llevar a cabo este estudio en el predio Tribio Mamey.

Y a todas las personas que estuvieron conmigo en las arduas y calurosas salidas de campo. A las señoras de la casa hotel de Sucre, por ser tan acogedoras. A los compañeros de la UNAL y de la Uva, porque de ellos, también, aprendí a ser constante y a esmerarme por hacer las cosas mejor!.

Infinitas gracias a todos!!

TABLA DE CONTENIDO

1. GENERALIDADES	11
1.1 INTRODUCCIÓN.....	11
1.2 OBJETIVOS.....	15
1.2.1 Objetivo general.....	15
1.2.2 Objetivos específicos	15
1.3 CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL AREA DE ESTUDIO.....	16
1.4 ENSAYO DE ESPECIES FORESTALES JUVENILES DEL bs-T.....	18
1.4.1 Implementación del ensayo de especies forestales.....	18
1.4.2 Características generales de las especies	21
• <i>Ochroma pyramidale</i>	22
• <i>Cedrela odorata</i>	24
• <i>Pachira quinata</i>	26
2. SUPERVIVENCIA, CRECIMIENTO Y BIOMASA DE <i>O. pyramidale</i>, <i>C. odorata</i> Y <i>P. quinata</i> EN EL bs-T	28
2.1 INTRODUCCIÓN.....	28
2.2 MATERIALES Y METODOS.....	30
2.2.1 Diseño experimental	30
2.2.2 Análisis estadístico	30
2.3 RESULTADOS	33
2.3.1 Supervivencia, crecimiento y biomasa de las especies bajo estudio en los periodos pluviométricos del bs-T	33
• Supervivencia de las especies en los periodos pluviométricos	33
• Distribución diamétrica y altimétrica de las especies	34

2.3.2 Análisis de varianza entre las especies estudiadas y los periodos pluviométricos en que fueron tomados los datos fotosintéticos	38
• <i>Ochroma pyramidale</i>	38
• <i>Cedrela odorata</i>	38
• <i>Pachira quinata</i>	39
2.4 DISCUSIÓN	42
2.4.1 Supervivencia, crecimiento y biomasa de las especies bajo estudio en los periodos pluviométricos del bs-T	42
• Supervivencia de las especies en los periodos pluviométricos	42
• Distribución diamétrica y altimétrica de las especies	44
2.4.2 Análisis de varianza entre las especies estudiadas y los periodos pluviométricos en que fueron tomados los datos fotosintéticos	45
• <i>Ochroma pyramidale</i>	45
• <i>Cedrela odorata</i>	46
• <i>Pachira quinata</i>	48
3. COMPORTAMIENTO FOTOSINTÉTICO DE LAS ESPECIES <i>O. pyramidale</i>, <i>C. odorata</i> Y <i>P. quinata</i> EN EL bs-T	50
3.1 INTRODUCCIÓN	50
3.2 MATERIALES Y METODOS.....	51
3.2.1 Diseño experimental	51
3.2.2 Análisis estadístico	52
3.3 RESULTADOS	54
3.3.1 Análisis de precipitación y temperatura de los periodos pluviométricos	54
3.3.2 Comportamiento fotosintético en los periodos pluviométricos y entre las especies	56

3.3.3 Funcionamiento del aparato fotosintético de las especies.....	58
• <i>Ochroma pyramidale</i>	58
• <i>Cedrela odorata</i>	58
• <i>Pachira quinata</i>	60
3.4 DISCUSIÓN.....	61
3.4.1 Comportamiento fotosintético en los periodos pluviométricos y entre las especies	61
3.4.2 Funcionamiento del aparato fotosintético de las especies.....	62
• <i>Ochroma pyramidale</i>	62
• <i>Cedrela odorata</i>	65
• <i>Pachira quinata</i>	66
CONCLUSIONES GENERALES	68
BIBLIOGRAFIA.....	69
ANEXOS.....	77

TABLA DE CONTENIDO DE FIGURAS Y TABLAS

Figura 1. Localización del área de estudio.....	16
Figura 2. Distribución climática durante los últimos 37 años	17
Figura 3. Plántula rotulada.....	19
Figura 4. Distribución de parcelas del ensayo de especies	20
Figura 5. Toma de datos en <i>Ochoroma pyramidale</i> a los 13 meses de plantada ..	22
Figura 6. <i>Cedrela odorata</i> con 9 meses de plantada	24
Figura 7. <i>Pachira quinata</i> con 14 meses de plantada	24
Figura 8. Extracción de una planta de <i>O. pyramidale</i> para la toma del peso seco y organización del material en campo	34
Figura 9. Medición de diámetro en una plántula de <i>P. quinata</i> a 5 cm desde el suelo	35
Figura 10. Porcentaje de supervivencia de las especies en los periodos monitoreados	36
Figura 11. a. Distribución de individuos por rangos diamétricos. b. Distribución de individuos por rangos altimétricos para <i>O. pyramidale</i>	35
Figura 12. a. Número de árboles por clase diamétrica; b. Número de árboles por clase altimétrica en <i>C. odorata</i>	36
Figura 13. a. Distribución diamétrica; b. Distribución altimétrica de <i>P. quinata</i>	37
Figura 14. Proporción de biomasa de los distintos órganos de cada una de las especies en estudio	41
Figura 15. Funcionamiento de las variables Uso Eficiente de la Luz (LUE) y Uso Eficiente del Agua (WUE) para las tres especies en los periodos pluviométricos .	59
Figura 16. Equipos portátiles para medición de variables fotosintéticas.....	61
Tabla 1. Número de individuos vivos en cada periodo pluviométrico.....	33
Tabla 2. Incremento diamétrico y en altura de <i>O. pyramidale</i> , <i>C. odorata</i> y <i>P. quinata</i> en los periodos pluviométricos contrastantes.....	40

Tabla 3. Precipitación y temperatura en la estación Cotové, Santa Fé de Antioquia (Antioquia, Colombia), 2012.....	55
Tabla 4. Precipitación y temperaturas acumuladas registradas en la finca <i>Tribio Mamey</i> (Antioquia, Colombia), durante los meses en los que se realizaron las evaluaciones sobre las especies (abril – noviembre 2012).....	55
Tabla 5. Actividad fotosintética del dosel en cada una de las especies, en los periodos pluviométricos contrastantes estudiados.....	57
Tabla 6. Funcionamiento fotosintético de las especies bajo las distintas condiciones pluviométricas del bs-T	59

Resumen

El bosque seco tropical es uno de los ecosistemas más afectados en el mundo por el desarrollo de actividades antrópicas, lo que hace necesario avanzar en estudios referentes a su dinámica, recuperación y restauración; así como, en la identificación de las especies características de esta formación vegetal, que puedan ser utilizadas como un recurso importante para dar inicio a procesos de restauración y reforestación comercial.

Con el objetivo de determinar la supervivencia, desarrollo y comportamiento fotosintético de tres especies forestales en edades tempranas, se implementó un ensayo bajo condiciones de campo con especies propias de bs-T: *Cedrela odorata* (cedro rojo), *Pachira quinata* (ceiba tolúa) y *Ochroma pyramidale* (balso). Este estudio inició en el año 2011 y durante un periodo de 14 meses se hizo seguimiento a la altura total (H) y al diámetro a la base (DBC) de los árboles; se realizaron dos cosechas vegetales para la medición del peso seco y, en el año 2012, se hizo un seguimiento más específico que consistió en evaluar el funcionamiento fotosintético y su influencia en el desarrollo de las especies en tres periodos pluviométricos contrastantes, midiendo las variables: Temperatura ambiente (T_{amb}), Temperatura de la hoja (t_{hoja}), Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR), Conductancia Estomática (g_s), Carbono intercelular (C_{int}), Fotosíntesis Neta (PN), transpiración (t_{rans}), Uso eficiente del agua (WUE) y el uso eficiente de la luz (LUE). Estas mediciones se realizaron entre las 8:00 y 17:00 horas, seleccionando una hoja sana en cada individuo, utilizando un sistema portátil de fotosíntesis (TPS – 2 PPSYSTEMS).

Se aplicaron histogramas para identificar la tendencia diamétrica y altimétrica de las especies, así como, un análisis de varianza, mediante el uso de modelos mixtos, para identificar el comportamiento de las variables entre especies (efectos principales de las especies), entre periodos pluviométricos (efectos principales de los periodos pluviométricos) y la combinación periodos pluviométricos y especies (efectos simples de la interacción). Se encontraron diferencias significativas (p -

valor < 0.05) en la interacción en las variables altura y diámetro (H y DBC) y en la variable fotosintética PN; las variables g_s y t_{trans} fueron significativas en las especies y en los periodos pluviométricos; C_{int} fue significativa, solo, en los periodos pluviométricos. En WUE y LUE no hubo diferencias significativas. Cada una de las especies mostró un desempeño diferente ante las condiciones climáticas, lo que se reflejó en su supervivencia, crecimiento y desarrollo.

1. GENERALIDADES

1.1 INTRODUCCIÓN

El bosque seco tropical (bs-T) se define como aquella formación vegetal que presenta una cobertura boscosa continua (IAvH, 1998) y que se encuentra en zonas con temperatura media anual mayor a 17°C, precipitación media anual entre 250 – 2000 mm (Holdridge, 1971) y con uno o dos periodos secos al año (Espinal, 1985).

El bs-T está considerado uno de los más amenazados del mundo por el desarrollo de actividades antrópicas debido a que sus suelos son fértiles y aptos para la agricultura (Murphy & Lugo, 1986; Janzen, 1988; Calvo-Alvarado *et al.* 2009; Quesada, *et al.* 2009; Griscom & Ashton, 2011). Así, se estima que el 48,5% de los bs-T en el mundo han sido destinados a otros usos diferentes a su conservación (Janzen, 1988). Los regímenes de perturbaciones han dado origen a coberturas vegetales diferentes a las del bs-T, dado que el proceso de regeneración natural no asegura el retorno a su estado original (Murphy & Lugo, 1986; ITTO, 2002; Griscom & Ashton, 2011). Así, cerca de 1.000.000 km² de bs-T restante en el mundo, continúan amenazados por la expansión de poblaciones humanas, fragmentación del hábitat, y el cambio climático; solo el 30% está inmerso en figuras de conservación como áreas protegidas (Fajardo *et al.* 2013).

En Colombia, según Espinal & Montenegro (1963), se estima que el bs-T tenía una extensión aproximada de 200.574,04 km². Los mismos autores en 1977, dicen que llegó a abarcar aproximadamente 81.460 km². Actualmente no se dispone de información exacta sobre su cobertura en Colombia, pero se estima que queda, aproximadamente, el 1,5% de la vegetación natural. El documento *Vacíos de Conservación del Sistema de Parques Nacionales Naturales de Colombia* de WWF y IAvH (2003), reporta que para la ecorregión bosque montano del valle del río Cauca, el bosque seco tropical ocupa 304 km², equivalente al 1% de esta

ecorregión. En Colombia el bs-T es considerado uno de los tres ecosistemas más degradados, fragmentados y menos conocidos y representados en las áreas protegidas (IAvH, 1998), situación que no es muy diferente a nivel mundial. Investigaciones realizadas en los bosques tropicales de 13 países, revelan que el 64% de los artículos se enfocan en bosque húmedo tropical, el 27% en bosques intermedios y el 7% en bosque seco tropical (Meli, 2003, citado por Fajardo *et al.* 2013). El bs-T reconocido por sus endemismos y alta riqueza de especies maderables está desapareciendo rápidamente, por lo que, países como México, Venezuela, Costa Rica y Panamá, principalmente, avanzan en la investigación a través de ensayos de especies para su recuperación, haciendo énfasis en el uso y rescate de la flora nativa (Hall *et al.* 2011).

Ante la alta disminución de los bosques tropicales: 350 millones de hectáreas han sido deforestadas y otros 500 millones de hectáreas de bosques primarios y secundarios han sido degradados (Lamb *et al.* 2005); se considera que la restauración ecológica y la plantación de especies nativas garantizan la provisión de bienes y servicios ambientales y por ende, la recuperación de la cobertura vegetal (Bastien *et al.* 2010; Hall *et al.* 2011). Mediante su uso se han obtenido efectos positivos en los sitios degradados: recuperación de suelos, nutrientes, establecimiento de la cobertura vegetal y del balance hídrico (dos Santos *et al.* 2006; Craven *et al.* 2007; Wishnie *et al.* 2007; Craven *et al.* 2011; Hall *et al.* 2011).

Sin embargo, una de las preocupaciones frente al éxito o no de una plantación o reforestación, es la supervivencia de las especies, la tasa de crecimiento y su desarrollo; dado que éstas dependen en gran medida de la fuente de la semilla, los requerimientos ambientales y las condiciones microclimáticas. En este sentido, el establecimiento de ensayos de especies y de procedencias se ha constituido en una herramienta de ordenación y planificación forestal (Craven *et al.* 2011) a partir de la cual, es posible desarrollar programas de mejoramiento genético para la propagación de especies en sitios determinados asegurando progresivamente la calidad del producto; de igual forma, proveen información respecto a las potencialidades que tiene una especie para la recuperación de áreas degradadas.

Son varios los ensayos realizados en países del trópico con especies nativas, este interés ha ido en aumento debido a la poca información disponible sobre cuáles deben ser utilizadas para asegurar el éxito de un programa de reforestación o restauración. A pesar de la alta diversidad de especies en los bosques tropicales, es más común el uso de especies exóticas en programas de reforestación comercial. Las especies más utilizadas en América tropical son: *Tectona*, *Eucalyptus*, *Pinus* y *Acacia* (Lamb *et al.* 2005; Wishnie *et al.* 2007; Bastien *et al.* 2010; Breugel *et al.* 2011), en parte, porque se corren riesgos al implementar nuevas especies de las cuales se dispone poco conocimiento acerca de su manejo (Wishnie *et al.* 2007; Hall *et al.* 2011) y, sobre sus tasas de crecimiento y supervivencia en condiciones naturales (Marenco, 2003; dos Santos *et al.* 2006; Breugel *et al.* 2011)

Especies como *Cedrela odorata* L (Meliaceae), *Pachira quinata* (Jacq.) W.S. Alverson (Malvaceae) y *Ochroma pyramidale* (Cav. ex Lam.) Urb (Malvaceae); nativas del trópico, tolerantes a la luz; son reconocidas por su alto valor comercial. Se dispone de poca información sobre su desarrollo y adaptación a las condiciones climáticas del bs-T, donde la estacionalidad es marcada por fuertes temporadas secas, alternadas con temporadas de lluvia, éstas últimas, determinantes en el crecimiento, fenología y respuesta fotosintética de las plantas (Eamus, 1999).

Factores microclimáticos como la radiación, temperatura, nubosidad, disponibilidad de agua, humedad relativa; podrían convertirse en agentes generadores de estrés en las plantas, influyendo directamente en su desempeño fisiológico y fotosintético (Marenco, 2003); por tanto, han desarrollado diversas estrategias de adaptación que se ven reflejadas en su crecimiento, reproducción, supervivencia, abundancia y distribución geográfica (Fetcher, 1987; Eamus 1999; Ellis, 2000; Gratani *et al.* 2000; Chaves *et al.* 2002; dos Santos *et al.* 2006; Lambers *et al.* 2008; Cai *et al.* 2009; Araque, *et al.* 2009; Esmail & Oelbermann 2011). La sequía, por ejemplo, como cualquier otro factor estresante, causa daños en las funciones vitales y eventualmente puede causar la muerte, pero también,

estimula reacciones adaptativas que permiten a las plantas sobrevivir (Larcher, 1995).

Con la progresiva desaparición del bs-T a nivel global, se requiere tener una mayor comprensión de los efectos de factores climáticos extremos en el establecimiento temprano de especies forestales nativas e identificar los requerimientos ecológicos de las plantas.

Con el presente ensayo de especies se espera identificar la relación entre sobrevivencia, crecimiento y desarrollo, y el comportamiento fotosintético de tres especies de interés forestal tales como *O. pyramidale*, *C. odorata* y *P. quinata* ante dos de los principales factores climáticos que pueden reducir algunos de sus procesos fisiológicos: la disponibilidad de agua y las altas temperaturas. Debido a que las características fisiológicas de las plantas pueden brindar explicación sobre su crecimiento y desarrollo ante la variabilidad climática, y que son capaces de adaptar su fotosíntesis a las condiciones ambientales imperantes (Larcher, 1977), se espera que estas especies heliófitas, propias del trópico, implementen estrategias que les permitan sobrevivir y crecer en condiciones de campo en el bs-T.

Con la información obtenida en el presente trabajo se pretende brindar elementos de discusión que fortalezcan su conocimiento para futuros programas de reforestación comercial, o algunas iniciativas de restauración o recuperación de ecosistemas de alta fragilidad.

1.2 OBJETIVOS

1.2.1 Objetivo general

Identificar la respuesta de supervivencia, crecimiento y desarrollo, y el comportamiento fotosintético de tres especies forestales (*O. pyramidale*, *C. odorata* y *P. quinata*) en edades tempranas, en la zona de vida bosque seco tropical.

1.2.2 Objetivos específicos

- Determinar la supervivencia, el crecimiento y desarrollo de las especies en las condiciones climáticas del bs-T.
- Identificar la respuesta fotosintética de las especies bajo estudio, de acuerdo al régimen pluviométrico del bosque seco tropical.
- Cuantificar la eficiencia del uso del agua y de la luz en las tres especies analizadas.

1.3 CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se hizo en el marco del ensayo de especies forestales realizado por la Universidad Nacional de Colombia – Sede Medellín y la Corporación Autónoma Regional de Antioquia – Dirección Territorial Hevéxicos, en la finca *Tribio Mamey* localizada en el Corregimiento de Sucre, Municipio de Olaya, Departamento de Antioquia (región Andina de Colombia), en las coordenadas geográficas 6°35'33,72"N y 75°47'33,70"O, entre los 540 - 680 m de altitud (Figura 1).

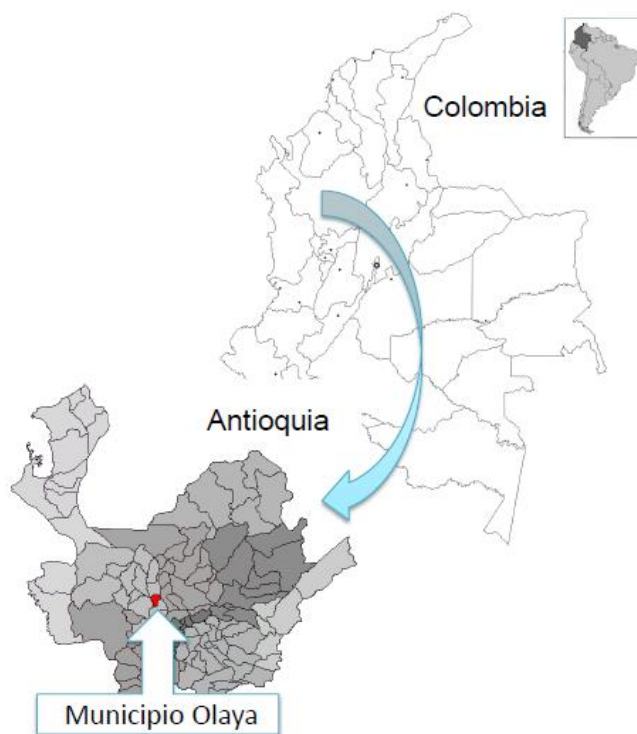


Figura 1. Localización del área de estudio

En el corregimiento se registra una precipitación promedio anual de 1058 mm y temperaturas promedio de 27.1°C (en el predio se han registrado temperaturas mínimas de 21°C y máximas de 40.5°C), por lo que se encuentra en la zona de vida bosque seco tropical (Holdridge, 1967). De acuerdo a la distribución climática (Figura 2), realizada con los datos registrados en la estación Cotové en los últimos 37 años; en el primer semestre del año las precipitaciones inician en el mes de abril, con un mayor registro en el mes de mayo, con temperaturas entre 26,5 y 28,5 °C. El segundo periodo lluvioso se da en los meses de septiembre, octubre y noviembre, con máximas precipitaciones en el mes de octubre. Los periodos con tendencias secas del primer semestre del año, se presentan entre los meses de enero, febrero y marzo, con las temperaturas más altas del año (28,5 °C); en el segundo semestre, en los meses de junio a septiembre con temperaturas entre 26,5 y 27 °C. En el mes de diciembre disminuyen las precipitaciones y empieza el aumento de la temperatura.

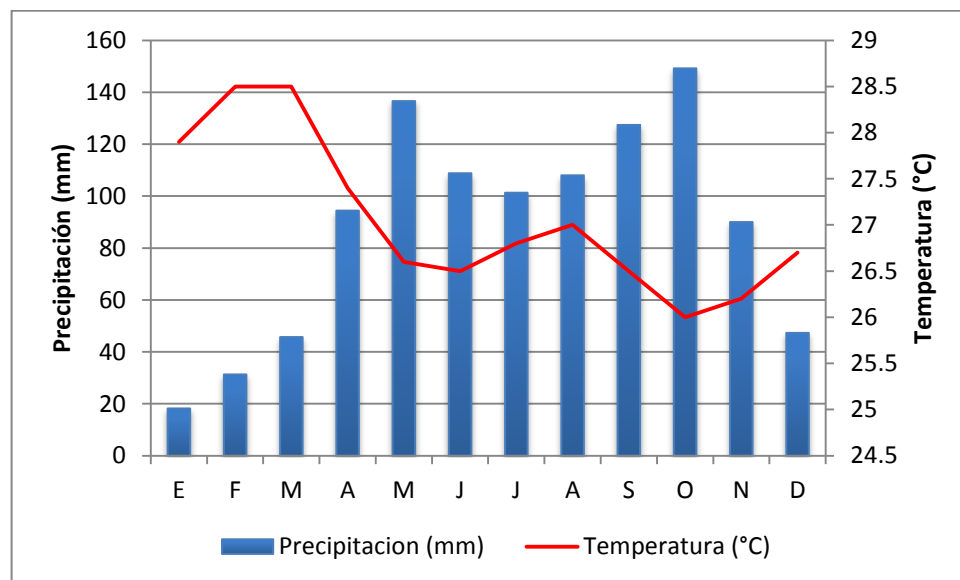


Figura 2. Distribución climática durante los últimos 37 años

Fuente. IDEAM. Estación Cotové, Santa Fé de Antioquia (Antioquia, Colombia)

El predio *Tribio Mamey* pertenece a los suelos clasificados en la asociación Olaya. Se caracterizan por presentar como principal limitante la baja precipitación, se han formado a partir de depósitos aluviales mixtos, con textura moderadamente gruesa, media a fina, con alta saturación de bases mayores al 60%, capacidad de intercambio catiónico mayor de 24 centimoles/kg arcilla. Poseen una densidad media de 2,49 – 2,62 g/cc, densidad aparente de 1,30 a 1,50 g/cc, porosidad media de 42,35 a 44,58%, un pH neutro a ligeramente básico y una retención de humedad baja de 5,01 a 8,77% (EOT, 1999).

El predio se encuentra dentro de depósitos aluviales cuaternarios, correspondiente a terrazas que se formaron al variar el régimen de sedimentación, pasando de periodos húmedos a secos y viceversa. Se caracteriza por un relieve plano, ligeramente ondulado, con pendiente entre 5 y 15%. En cuanto a la aptitud forestal, el predio esta zonificado en la clase VI dentro de la categoría de suelo rural y presenta uso agrícola con técnicas agroforestales o forestales, como uno de los usos recomendados (EOT, 1999).

1.4 ENSAYO DE ESPECIES FORESTALES JUVENILES EN EL bs-T

1.4.1 Implementación del ensayo de especies forestales

Con el objetivo de recuperar áreas degradadas por actividades ganaderas en el bs-T, en marzo de 2011, la Corporación Autónoma Regional de Antioquia (Corantioquia) y La Universidad Nacional de Colombia – Sede Medellín, implementaron un ensayo con once especies nativas de bosque seco tropical en 23,66 ha. Para el presente estudio se seleccionaron las especies: *O. pyramidale*, *C. odorata* y *P. quinata*. Cada una fue plantada en un área de una hectárea distribuida en cuatro bloques completos al azar de 2500 m², con una densidad de siembra de 3m x 3m (1100 árboles por hectárea). En el centro de cada uno de los bloques, se montó una parcela circular de 250 m² (Figura 4), con un promedio de 30 individuos por parcela, identificados y rotulados con el número de la parcela,

especie e individuo (Figura 3); para un total de 120 individuos monitoreados por cada una de las especies. En la presente investigación se tomó como unidad experimental el individuo. Las semillas provienen de fuentes identificadas: *C. odorata* fueron suministradas por Corantioquia; mientras que la empresas Balsur y Monterrey Forestal Ltda., suministraron las semillas certificadas de *O. pyramidale* y *P. quinata*. El manejo de las semillas y los pre tratamientos utilizados para su óptima germinación se basaron en las recomendaciones de la guía “Manejo de las semillas y la propagación de diez especies forestales del bosque seco Tropical” (Corantioquia, 2008).

La adecuación del terreno se hizo de forma manual con machete, conservando los árboles y arbustos propios del proceso de regeneración natural. Al momento de la siembra en cada uno de los hoyos se aplicó 5 gr de hidrotenedor, 500 gr de gallianza (abono orgánico) y 40 gr de micorrizas comercial. Posteriormente, se han realizado mantenimientos en periodos que oscilan entre los cuatro y seis meses, los cuales consisten en limpiar el terreno de arvenses y mantener un plato de entre 60 y 80 cm de radio. Vale la pena mencionar que durante el primer mantenimiento se le incorporó a cada individuo 50 gr de Fosfato Diamónico (DAP) y 40 gr de Agrimins.



Figura 3. Plántula rotulada

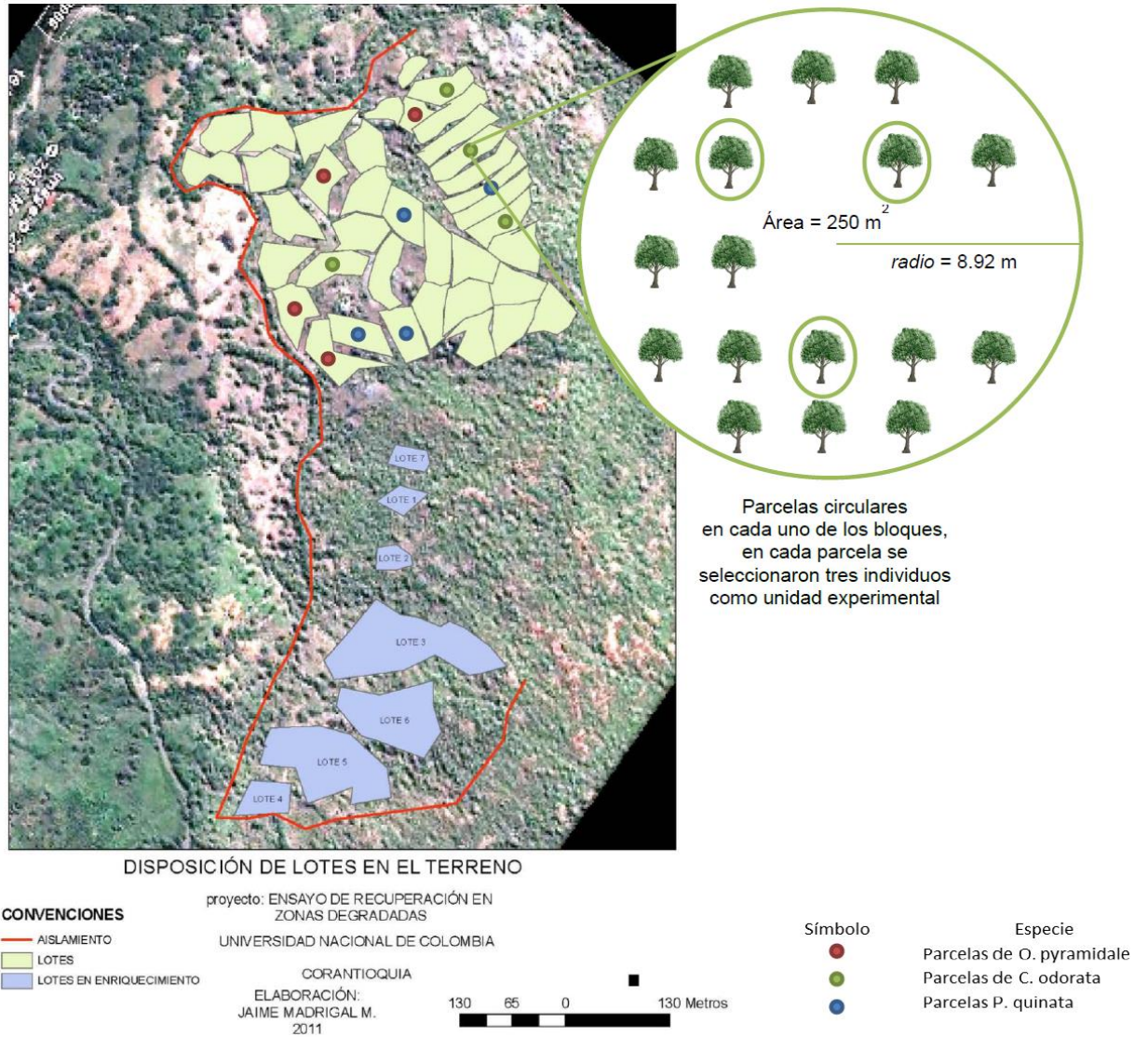


Figura 4. Distribución de parcelas del ensayo de especies

1.4.2 Características generales de las especies

Las especies seleccionadas para este ensayo son propias de los bosques tropicales y solo un par de ellas han sido utilizadas en programas de reforestación comercial en Colombia. Especies como *C. odorata* y *P. quinata*, por la intensa explotación y reducción de sus poblaciones naturales, han sido categorizadas En Peligro; alertando tanto al Ministerio de Medio Ambiente, como a las instituciones de investigación nacionales, sobre la necesidad de desarrollar estrategias encaminadas a su recuperación, conservación y uso sostenible.

En Colombia la extracción ilegal de madera se ha constituido en una problemática ambiental y social, debido a que el tipo de aprovechamiento forestal desarrollado en el país, no ha permitido una regeneración sostenible de los recursos madereros, sino que, ha propiciado la deforestación masiva de los mejores terrenos con vocación forestal (Cárdenas & Salinas, 2006). En este sentido, en el marco del *Plan Nacional de Desarrollo Forestal* (2000), se han hecho esfuerzos para reducir la extracción maderera en los bosques naturales, fortalecer la ordenación forestal comunitaria y reducir las actividades forestales ilegales. Así mismo, se cuenta con un Libro Rojo de Plantas de Colombia (Cardenas & Salinas, 2006), en el que se establecen las medidas de conservación para estas especies: identificar poblaciones naturales de la especie, incentivar el enriquecimiento con plántulas de la especie en áreas degradadas de su hábitat natural, desarrollar planes de manejo, entre otros.

Como se ha dicho, estas especies son propias del bs-T, un ecosistema considerado poco conocido y altamente afectado por la expansión agrícola. En Colombia, de acuerdo al boletín de prensa de la Facultad de Ciencias de la Universidad ICESI, publicado en enero de 2012, el Ministerio de Medio Ambiente y Desarrollo Sostenible, en colaboración con IAvH, la Universidad ICESI y el Jardín Botánico Joaquín Antonio Uribe, avanzan en la formulación del Protocolo Nacional de Restauración de Bosques Secos Tropicales, mediante el monitoreo de parcelas permanentes establecidas en los departamentos de Norte de Santander y Valle

del Cauca. Iniciativa que requiere del acompañamiento de entidades gubernamentales que apoyen y fomenten la investigación en el bosque seco en otras regiones del país.

Así, de acuerdo a lo anterior, este ensayo de especies pretende contribuir en la investigación del bs-T y de las especies propias de esta zona de vida, con el ánimo de brindar información que pueda ser de utilidad para programas de reforestación comercial e iniciativas de restauración. A continuación se presentan algunas características generales de las especies objeto de estudio:

- *Ochroma pyramidale* (Balso)



Figura 5. Toma de datos en *Ochoroma pyramidale* a los 13 meses de plantada

Ochroma pyramidale (Cav. ex Lam.) Urb, sinónimos *Ochroma pyramidale* var. *bicolor* Brizicky, *Ochroma pyramidale* var. *Concolor* (Rowlee) R.E. Schult, de la familia Malvaceae, recibe nombres comunes como balso, lanero, balsa, palo de lana.

Según Vazquez – Yanes *et al.* (1999), es un árbol de rápido crecimiento y vida corta. En promedio mide 21 metros, con diámetro de 45 y 60 cm en 7 años. Cuando el árbol alcanza su madurez (12 a 15 años) puede tener una altura entre

30 metros, y 60 cm de diámetro, después de esta edad se deteriora rápidamente y su crecimiento es lento. Tronco con corteza lisa; la ramificación empieza a los 4 m. Copa de forma aparasolada; follaje verde opaco; hojas anchas, alternas, vellosas, con largos y gruesos peciolo y nerviación similar a la palma de la mano, con altos contenidos de pigmentos fotosintéticos (Krause *et al.* 2001). Flores blancas; frutos en capsula carmelitas alargadas de 18 cm, con semillas que también presentan vellosidad.

Es utilizado para el aprovechamiento de su madera y para la restauración de sitios alterados (Vazquez – Yanes *et al.* 1999). Por su alta producción de hojarasca y por consiguiente, acumulación de materia orgánica en el suelo, es ampliamente estudiada y utilizada en procesos de restauración ecológica y recuperación de suelos (Diemont, 2006), su desarrollo en espacios abiertos ha sido atribuido a la alta producción de biomasa foliar, lo cual es el resultado de un alto índice de área foliar (Dalling *et al.* 1999).

El balsa se considera una madera liviana, de baja densidad. Posee un alto grado de flotabilidad, es usada para aislar el ruido y el calor. La mayor producción de balsa a nivel mundial proviene del Ecuador, donde es uno de los recursos forestales y maderables de mayor aprovechamiento.

Es una especie que, aunque se encuentra dispersa entre los bosques tropicales, generalmente se da en bosques secundarios o en procesos de regeneración natural después de incendios o inundaciones, pocas veces se encuentra en bosque primario. Muy utilizada en procesos de restauración y recuperación de sitios alterados en bosques tropicales (Diemont *et al.* 2006; Craven *et al.* 2007; Wishnie *et al.* 2007; Griscom & Ashton, 2011), entre otras, por su facilidad de aclimatación a la variación de la radiación lumínica (Oberbauer & Strain, 1984; Kitajima, 1994; Krause *et al.* 2001). En su hábitat natural la temperatura máxima es de 27°C y la mínima es de 22°C. Precipitación anual de 1,300 mm aproximadamente (Vázquez – Yanes *et al.* 1999).

- ***Cedrela odorata* (Cedro rojo)**



Figura 6. *Cedrela odorata* con 9 meses de plantada

Cedrela odorata L., sinónimos *Cedrela odorata* Ruiz & Pav., *Cedrela odorata* var. *xerogeiton* Rizzini & Heringer, de la familia Meliaceae, recibe nombres comunes como Cedro español (México), Cedro, Cedro Caoba, Cedro amargo (Colombia), Cedro amargo (Ecuador); Cedro colorado (Perú, Ecuador).

Es considerada una especie de larga vida, con requerimientos elevados de radiación solar (Plath *et al.* 2011), intolerante a la sombra, es utilizada para dar sombrío en las plantaciones de café. Sus hojas presentan alta densidad estomática, presencia de células esclerenquemáticas y parénquima esponjoso (Araque *et al.* 2009). Especie pionera, muy abundante en la vegetación secundaria de diversas selvas. Frecuente en el estrato superior de los bosques y en lugares de pastoreo (potreros), cafetales y cacaoales (Vazquez – Yanes *et al.* 1999), muy utilizada para recuperación de sitios degradados (Griscom *et al.* 2005) y rehabilitación de zonas donde hubo explotación minera (Vazquez – Yanes *et al.* 1999).

De acuerdo al Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas – SINCHI, (2011), las condiciones bioclimáticas del cedro, según su distribución en Colombia son: clima cálido, templado y frío con humedad desde muy húmedo a muy seco, alturas sobre el nivel del mar hasta de 2000 m, temperatura promedio anual de 25°C, variando entre 9°C y 18°C para el periodo más frío y entre 20°C y 40°C para el periodo más cálido del año; precipitación promedio durante todo el año entre 500 y 3200 mm, variando entre 250 y 3200 mm para el periodo más húmedo y, de 0 y 1500 mm para el periodo más seco. Otras fuentes (Vázquez – Yanes *et al.* 1999) sugieren rangos de precipitación entre 2500 y 4000 mm anuales, la temperatura media es de 25°C, tolerando una máxima de 35°C; en zonas con precipitaciones menores a 2500 mm no se desarrolla bien y presenta fustes cortos y frecuentemente torcidos.

Es una madera apetecida por su fuerza y alta trabajabilidad, a nivel mundial es una de las maderas con mayor valor en el mercado. En países como México, Costa Rica y Panamá, avanzan en su conservación y recuperación, dado que se mantiene una alta demanda y bajo rendimiento en los bosques naturales. En Colombia, ésta especie ha sido incluida dentro de la categoría En Peligro (EN), cerca del 60% de sus poblaciones se localizan en regiones de explotación intensiva, además en 2001, se incluyó en el Apéndice III de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies de Fauna y Flora (CITES) (Cárdenas & Salinas, 2006); así mismo, en México ha sido incluida en el Apéndice II de CITES, donde se incluyen las especies cuyo comercio debe controlarse a fin de evitar una utilización incompatible con su supervivencia (Cárdenas & Salinas, 2006).

- ***Pachira quinata* (Ceiba tolúa)**



Figura 7. *Pachira quinata* con 14 meses de plantada

Pachira quinata (Jacq.) W.S. Alverson, sinónimos *Bombacopsis fendleri* (Seem.) Pittier, *Bombacopsis jaris* Pittier, *Bombacopsis quinata* (Jacq.) Dugand, *Bombacopsis sepium* Pittier, *Bombax fendleri* (Seem.) Pittier, *Bombax quinatum* Jacq., *Pachira bracteolata* Decne., *Pachira fendleri* Seem., *Pochota quinata* (Jacq.) W.D. Stevens, *Pochota vulgaris* Ram. Goyena. De la familia Malvaceae, recibe nombres comunes como Pochote (Costa Rica, Nicaragua); Aba, Cedro Espino (Honduras); Cedro Espino, Ceibo (Panamá); Saqui-Saqui (Venezuela).

Especie heliófita, de hoja caduca, es reconocida por su valor comercial y alta afectación de sus poblaciones en su medio natural (Hodge *et al.* 2002). Una especie que ha despertado interés en diversos países en cuanto a su mejoramiento genético para la producción comercial. Países como Costa Rica, Nicaragua y Colombia, son reconocidos por el amplio manejo de esta especie y el establecimiento de programas para su conservación y mejoramiento (Kane, *et al.* 1993; Pérez *et al.* 2003). Así mismo, es utilizada en procesos de restauración y recuperación de áreas degradadas en el trópico (Wishnie *et al.* 2007; Celis *et al.*

2011; Hall *et al.* 2011), ampliamente reconocida por ser resistente tanto a ambientes húmedos, como a ambientes secos.

Por otro lado, en explotaciones comerciales, es recomendable que las plantaciones sean establecidas en zonas cuyos suelos tengan niveles altos de fertilidad (Cárdenas & Salinas, 2006), sean profundos, planos en lo posible, bien drenados y con contenidos de arcilla menores del 50%, precipitaciones superiores a 1000 mm anuales y que haya una estación seca de por lo menos tres meses. Es una especie muy susceptible al viento y requiere incidencia de luz directa (CATIE, 1994).

Es nativa de la zona intertropical del continente americano, específicamente en América Central y en el Norte de América del Sur, siendo natural principalmente en bosque seco tropical (Pérez *et al.* 2003), aunque a veces, en bosque húmedo premontano o en bosque muy seco en Venezuela y en bosque húmedo en Panamá y Costa Rica. Se extiende de modo natural por la costa del Pacífico de Costa Rica, Honduras y Nicaragua, en regiones con una marcada estacionalidad. En Panamá se extiende por ambas costas y en Colombia por el área seca de la costa caribeña (Kane *et al.* 1993). Se da en áreas con precipitaciones que van desde los 800 mm (norte de Colombia) hasta 3000 mm (Costa Rica) (Pérez *et al.* 2003). Soporta temperaturas que van de los 16 °C en los meses fríos a 32 °C en los meses cálidos (CATIE, 1994).

En Colombia, esta especie fue categorizada *En peligro* (EN), debido a que cerca del 75% de sus poblaciones han sido fuertemente explotadas para la extracción de su madera, especialmente, en los departamentos de Atlántico, Casanare y Magdalena (Cárdenas & Salinas, 2006). Esta situación ha originado el interés, por algunos investigadores, de encontrar las mejores condiciones para su propagación, desarrollo y manejo; de tal forma que se pueda implementar en programas de reforestación comercial y de restauración como alternativa para prevenir el agotamiento de las poblaciones naturales (Urueña, 1999).

2. SUPERVIVENCIA, CRECIMIENTO Y BIOMASA DE *O. pyramidale*, *C.*

odorata Y *P. quinata* EN EL bs-T.

2.1 INTRODUCCIÓN

Las especies forestales tropicales han desarrollado diversos mecanismos fisiológicos y morfológicos para responder a la variabilidad lumínica, la temperatura y a la disponibilidad de agua; considerados los principales factores ambientales que afectan la supervivencia, crecimiento y desarrollo de las plántulas, especialmente en áreas donde hay temporadas secas pronunciadas (Bastien – Henri *et al.* 2010).

De acuerdo a la disponibilidad de luz, las plantas se han clasificado en dos grupos, aquellas que son tolerantes a la luz (heliófitas) y las que son tolerantes a la sombra (umbrófilas), y estos niveles de tolerancia están determinados por las características foliares. Las hojas de especies heliófitas por ejemplo, poseen un alto contenido de pigmentos del ciclo de las xantofilas (fotoprotección), parénquima en empalizada, mayor contenido de cloroplastos, entre otras características estructurales y metabólicas (reacciones químicas para la producción de aminoácidos, nucleótidos, azúcares necesarios en la formación de enzimas como ATP) que las hacen tomar ventaja ante la alta radiación (Krause *et al.* 2001; Lambers *et al.* 2008; Araque *et al.* 2009). El metabolismo fotosintético está dividido en cinco subprocesos implicados en su inhibición por la sequía: 1. capacidad de generación de la RuBP; 2. síntesis de ATP; 3. contenido de clorofila *a*; 4. actividad de carboxilación y oxidación (Rubisco); 5. Fotoinhibición permanente (Flexas & Medrano, 2002).

Estas características permiten hacer una asimilación mayor de CO₂ y contribuir en su crecimiento y producción de biomasa (Ellis *et al.* 2000) sin embargo, factores ambientales como la variación de la temperatura, la estacionalidad de los bosques secos, disponibilidad de agua; influyen directamente en el aparato

fotosintético de la planta y por tanto, en su sobrevivencia, crecimiento y desarrollo (dos Santos *et al.* 2006; Cai *et al.* 2009; Craven *et al.* 2011; Esmail & Oelbermann, 2011).

Por otro lado, la historia de perturbación de los sitios les confieren características propias, complejizando el proceso de aclimatación de algunas especies y, como se decía en la introducción general de este documento, se cuenta con poca información referente a las estrategias utilizadas por las plantas para adaptarse a las características propias de cada zona de vida y de cada sitio alterado. Por tanto, crece el interés en investigar bajo diferentes tratamientos, cuales especies tienen un mejor desempeño para optimizar su uso en plantaciones y en procesos de recuperación de áreas degradadas. Dando respuesta a esta necesidad, los ensayos de especies se han constituido en una herramienta clave, no solo para optimizar los recursos disponibles en un aprovechamiento forestal, sino, en la identificación del potencial de establecimiento de una especie en sitios alterados.

Así, en países como Costa Rica, Panamá, México y Venezuela, entre otros, se están desarrollando ensayos con especies nativas en el bs-T, con el fin de cuantificar su desarrollo, crecimiento, supervivencia bajo diferentes estrategias de manejo: aplicación de herbicidas, con y sin control de la ganadería (Griscom *et al.* 2005) y, en gradientes lumínicos y de precipitación (Wishnie *et al.* 2007); establecimiento de plantaciones en pasturas (Craven *et al.* 2007); identificación de la influencia de las condiciones climáticas en el establecimiento de las especies (Suresh *et al.* 2010); investigaciones de la historia de perturbación del bs-T en el mundo, alternativas para su recuperación y especies promisorias (Griscom & Ashton, 2011), entre otras.

Por tanto, con el ánimo de contribuir en el conocimiento respecto a las especies *O. pyramidale*, *C. odorata* y *P. quinata*; se describen a continuación las estrategias de supervivencia, crecimiento y desarrollo exhibidas durante 14 meses en los periodos pluviométricos contrastantes en el bs-T.

2.2 MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1 Diseño experimental

La descripción, distribución y tamaño de las parcelas se mostró en el Numeral 1.4.1. La toma de datos dasométricos se realizó durante 14 meses en cinco periodos pluviométricos. La primera medición fue en el mes de diciembre de 2011 (S.0), seguida por LI.1 periodo de lluvia (abril – mayo 2012), S.1 periodo seco (junio – septiembre 2012), LI.2 periodo de lluvia (octubre – noviembre 2012) y S.2 periodo seco (enero – febrero 2013). Con edades de 9 meses en S.0, 13 meses en LI.1, 17 meses en S.1, 21 meses en LI.2 y 23 meses en S.2.

El seguimiento de sobrevivencia y dasometría se hizo sobre todos los individuos de las parcelas; la altura total (H) se tomó desde la base del árbol hasta la yema terminal (en los casos donde ésta no se pudo identificar, se midió hasta la hoja más alta) y el diámetro en la base (DBC), fue tomado a una altura de 5 cm desde el suelo (Figuras 9).

Para la toma de datos de biomasa se cosecharon manualmente dos individuos de cada parcela (Figuras 8), uno en época de lluvia (LI.1; abril – mayo de 2012) y otro en época de verano (S.2; enero – febrero de 2013). En campo los individuos fueron fragmentados en tallo, hojas y raíces (principal y secundarias). Para determinar su peso seco en gramos, las muestras fueron llevadas al Laboratorio de Ecología – Área Biogeoquímica de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional – Sede Medellín, donde se sometieron a una temperatura de 60°C hasta alcanzar peso constante.

2.2.2 Análisis estadístico

Se realizó un histograma para representar la distribución diamétrica y altimétrica de las especies con los datos obtenidos en el último periodo (S.2), a los 23 meses de edad. Para el análisis de sobrevivencia, en cada estación pluviométrica (LI.1, S.1, LI.2 y S.2), se hizo un conteo de los individuos en pie y se estimó el

porcentaje de sobrevivencia con relación al periodo inmediatamente anterior, para identificar la posible influencia de las condiciones climáticas en la supervivencia de las especies.

El comportamiento de las variables dasométricas entre los periodos pluviométricos y entre las especies, fue relacionado con los resultados obtenidos por las variables ecofisiológicas, para esto, se seleccionaron tres individuos en cada una de las parcelas y sobre estos se realizaron las mediciones en cada periodo pluviométrico. Se aplicó un análisis de varianza ajustando la estructura de covarianza autorregresiva de primer orden (type=arh(1)), mediante el uso de modelos mixtos, tomando como unidad experimental al individuo.

En la estructura factorial (Tiempo*Tratamiento) el Tiempo representa cada una de las estaciones del régimen bimodal en que se hicieron las mediciones: S.0 (diciembre 2011), LI.1 (abril – mayo 2012), S.1 (junio – septiembre 2012), LI.2 (octubre – noviembre 2012), S.2 (febrero 2013); los tratamientos representan a cada una de las tres especies *O. pyramidale*, *C. odorata*, *P. quinata*.

Se identificaron las tendencias de las variables entre los tiempos (Efectos principales del tiempo), entre las especies (Efectos principales de las especies) y la combinación tiempos y especies (efectos simples de la interacción especies con tiempo), tomando como unidad experimental el individuo, haciendo uso del paquete estadístico SAS® 9.2 (SAS Institute Inc. 2004) (Anexo I. Procedimiento estadístico en SAS y análisis estadísticos de las variables).

Las diferencias significativas ($p - valor < 0.05$) fueron probadas con la prueba de Fisher (Diferencia Significativa Mínima). El ajuste de normalidad se comprobó con el test de Kolmogorov-Smirnov ($Pr > D$). Se aplicó el coeficiente de correlación de Pearson para identificar relaciones entre variables en cada una de las especies.



Figura 9. Extracción de una planta de *O. pyramidale* para la toma del peso seco y organización del material en campo



Figura 8. Medición de diámetro en una plántula de *P. quinata* a 5 cm desde el suelo

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Supervivencia, crecimiento y biomasa de las especies bajo estudio en los periodos pluviométricos del bs-T

- **Sobrevivencia de las especies en los periodos pluviométricos**

Como se aprecia en la Figura 10, en el primer periodo de lluvia (LI.1) a los 13 meses de edad, las tres especies presentaron niveles similares de supervivencia, entre el 94 y el 99%; pero, en los periodos siguientes, la especie *C. odorata* registró los valores más bajos, en el último periodo reportó la supervivencia más baja, 15% (Tabla 1 y Figura 10).

En *P. quinata* en LI.1 presentó una supervivencia de 81% (73%), en el siguiente periodo reportó una supervivencia de 75%. En la último conteo de los individuos vivos, *P. quinata* registró el 42%.

O. pyramidale registró los valores más altos de supervivencia en los últimos tres periodos. En LI.1, sobrevivieron el 80%, al finalizar sobrevivieron el 55% de los individuos plantados (Figura 10).

Tabla 1. Número de individuos vivos en cada periodo pluviométrico

Periodo	<i>O. pyramidale</i>	<i>C. odorata</i>	<i>P. quinata</i>
LI.1	86	89	87
S.1	82	54	81
LI.2	63	25	48
S.2	59	16	45

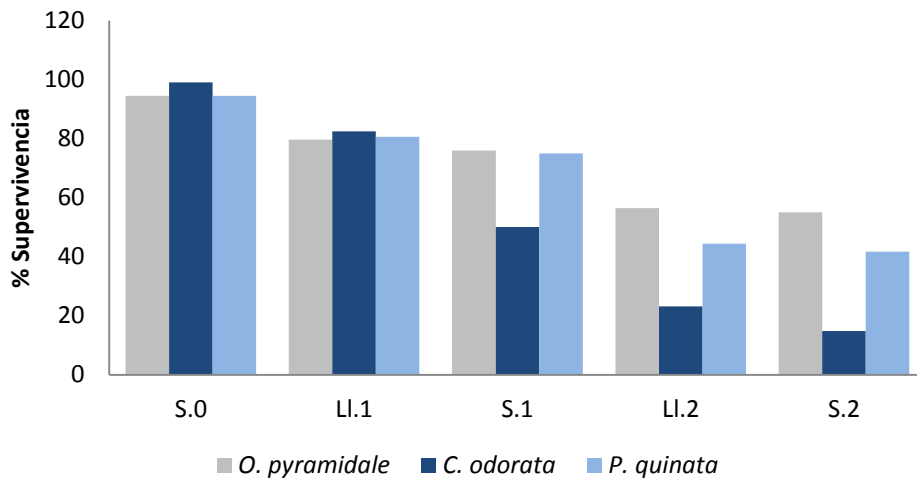


Figura 10. Porcentaje de supervivencia de las especies en los 4 periodos pluviométricos monitoreados

- **Distribución diamétrica y altimétrica de las especies**
- *Ochroma pyramidale*

A los 23 meses de edad, *O. pyramidale* presentó una distribución asimétrica en diámetro y altura. De 63 individuos, 19 (equivalente al 30%) mostraron diámetros entre 1.6 y 2.6 cm; 11 (18%) oscilaron entre 0.6 y 1.6, y 33 individuos (52.3%) entre 2.6 y 9.6 cm (Figura 11.a).

Igualmente, a edades tempranas, *O. pyramidale* presentó alturas entre 30 y 100 cm en el 38% de los individuos; 23 individuos, equivalente al 36%, oscilaron entre 100 y 240 cm; el 26% restante fue entre 240 y 450 cm (Figura 11.b).

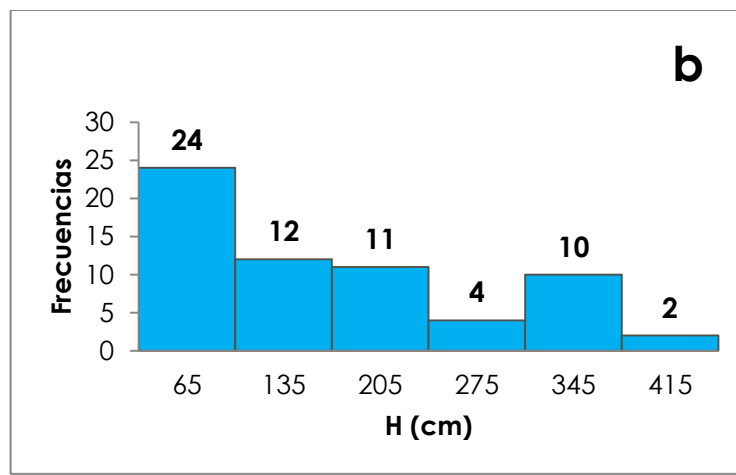
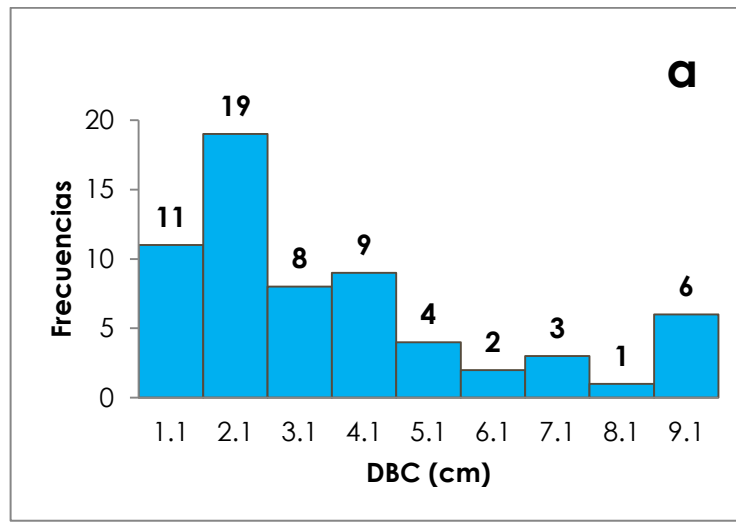


Figura 11. a. Distribución de individuos por rangos diamétricos. b. Distribución de individuos por rangos altimétricos para *O. pyramidale*

- *Cedrela odorata*

A los 23 meses de edad, de 16 individuos vivos, 8 (equivalente al 50%) presentaron diámetros entre 0.75 y 1 cm; el 12.5% fue por debajo de este rango entre 0.5 y 0.75 cm; y el 37.5% restante osciló entre 1 y 2 cm de diámetro (Figura 12.a).

En cuanto a la altura total, el rango que presentó más individuos (38%) fue entre 32 y 41 cm; por debajo de éste hubo 5 individuos (31%) entre los 21 y 31 cm de altura; y el 31% restante osciló entre 43 y 71 cm (Figura 12.b)

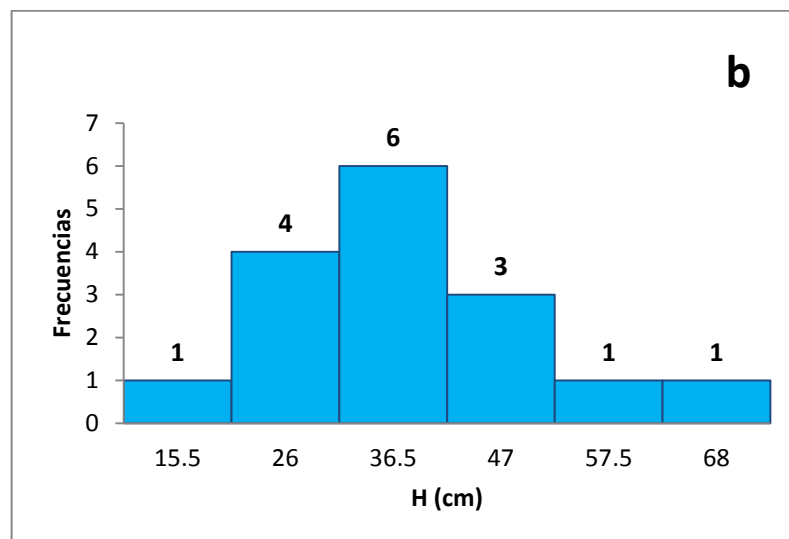
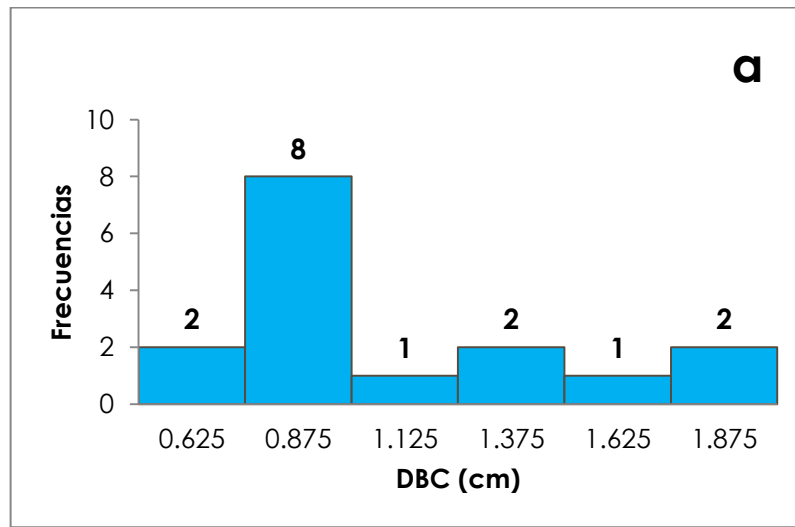


Figura 12. a. Número de árboles por clase diamétrica; b. Número de árboles por clase altimétrica en *C. odorata*

- *Pachira quinata*

En la distribución diamétrica, los rangos en los que se distribuyeron mayor cantidad de individuos fueron entre 1.2 y 1.5 cm (27%) y entre 1.5 y 1.8 cm (24%); 8 plantas (18%) estuvieron por debajo (entre 0.6 y 1.2 cm) y, las 14 restantes (31%), oscilaron entre 1.8 y 2.7 cm (Figura 13.a).

De 45 individuos, 32 (71%) presentaron alturas entre 38 y 80 cm; en 7 árboles (16%) osciló entre 10 y 38 cm; y el 13% restante en el rango de 80 y 108 cm (Figura 13.b).

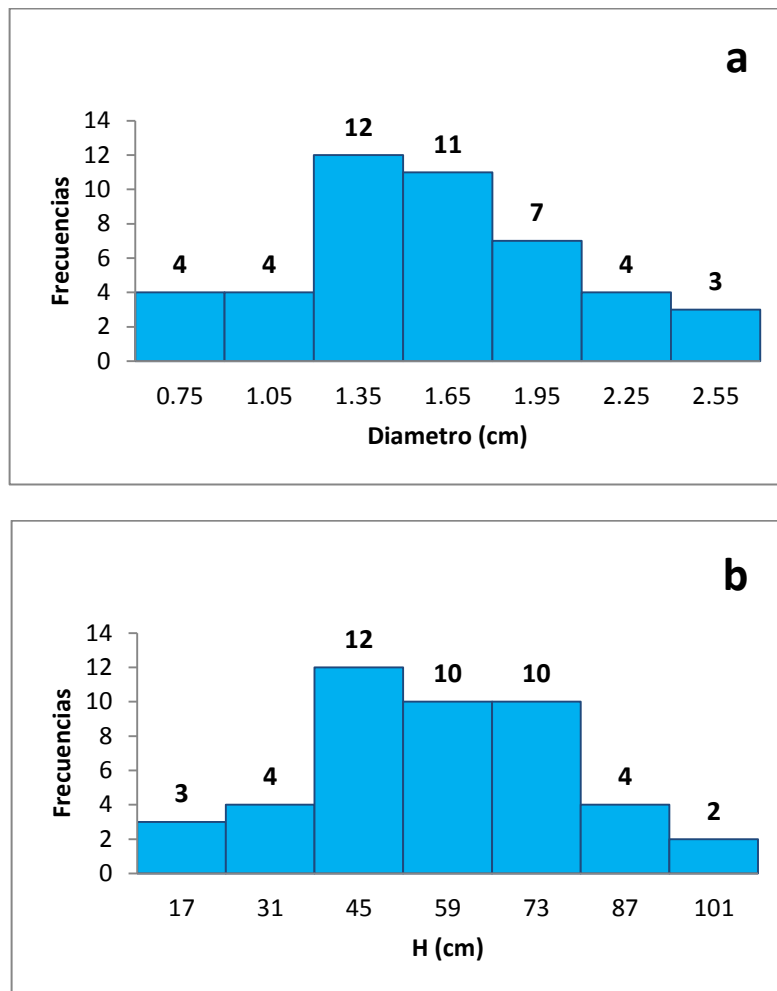


Figura 13. a. Distribución diamétrica; b. Distribución altimétrica de *P. quinata*

2.3.2 Análisis de varianza de altura y diámetro entre las especies estudiadas y cinco periodos pluviométricos contrastantes

A lo largo de las mediciones (desde S.0 a S.2), en altura total (H) hubo diferencias significativas tanto en la interacción (p - valor < 0.0001) como entre tiempos (p - valor < 0.0001). Así mismo, el diámetro fue significativo en la interacción (p - valor < 0.0001) y en el factor tiempo (p - valor < 0.0001). A continuación se presentan los resultados por cada una de las especies analizadas:

- *Ochroma pyramidale*

En la primera toma de datos (S.0), a los nueve meses de plantada, *O. pyramidale* presentó una altura de 45.25 cm llegando a alcanzar, en la última toma de datos (S.2), una altura promedio de 180 cm; presentando diferencias significativas entre los periodos. En cuanto al diámetro hubo diferencias significativas entre S.0, LI.1, S.1 y LI.2. En S.0 presentó un diámetro 1.02 cm y a los 23 meses de edad (S.2) de 3.43 cm. Su tasa de crecimiento fue alta en los primeros periodos; sin embargo, entre los meses que comprendieron el periodo LI.2 a S.2 creció 1.23 cm, aproximadamente, por mes. La tasa de crecimiento del diámetro fue lenta entre cada uno de los periodos (Tabla 2).

Fue la especie que presentó mayor producción de biomasa y crecimiento radical durante el periodo estudiado (Anexo II. Peso seco de los vegetales). En la Figura 14, de la totalidad de biomasa acumulada, a los 13 meses de edad tuvo una mayor producción foliar (47.43%); mientras, que a los 23 meses (S.2), fue mayor en el tallo (45.74%). A pesar de ser una especie perenne, disminuyó la producción de hojas en época seca (S.2).

- *Cedrela odorata*

Tanto en altura como en diámetro, *C. odorata* no presentó diferencias significativas a lo largo de los periodos pluviométricos analizados. Su tasa de crecimiento fue baja, acentuándose en el último periodo (de LI.2 a S.2) en el que

creció aproximadamente 0.02 cm al mes. El diámetro presentó una tasa de crecimiento lenta, mostrando un valor negativo en el periodo LI.2, posiblemente por deshidratación debido a la poca disponibilidad de agua del periodo inmediatamente anterior (S.1) (Tabla 2).

Fue la especie con menor producción de biomasa, pero, fue la segunda con mayor crecimiento radical (Anexo II). En la Figura 14, a los 13 meses de edad (LI.1) tuvo una mayor producción de raíz (40.94%) y tallo (41.03%); a los 23 meses (S.2) dejó de producir hojas y concentró la acumulación de biomasa en el tallo (56.48%).

- *Pachira quinata*

En la variable altura no hubo diferencias significativas entre los periodos pluviométricos; en diámetro, hubo diferencias significativas solo entre los periodos S.1 y LI.2. La tasa de crecimiento igualmente fue más rápida entre los periodos S.0, LI.1 (3.75 cm) y S.1 (2.50 cm), en el periodo LI.2 presentó una tasa negativa de crecimiento posiblemente por la pérdida de estructuras vegetales generada por la temporada seca (S.1); sin embargo, entre LI.2 y S.2 vuelve a tener una tasa alta de crecimiento. Por otro lado, las tasas de crecimiento en diámetro fueron lentas en todos los periodos (Tabla 2).

Después de *O. pyramidale*, fue la especie que mayor biomasa acumuló, pero, tuvo una menor longitud radical (Anexo II). Sin embargo, en la primera cosecha, a los 13 meses de edad en LI.1, hubo una mayor acumulación de biomasa en la raíz (62.05%) seguida por el tallo (20.71%) y hojas (17.24%); a los 23 meses de edad (S.2), dejó de producir hojas, y aumentó biomasa en el tallo (54.34%) y en la raíz (45.66%) (Figura 14).

Tabla 2. Incremento diamétrico y en altura de *O. pyramidale*, *C. odorata* y *P. quinata* en los periodos pluviométricos contrastantes

Especie	Edad (meses)	Periodo pluviométrico	H (cm)	DBC (cm)	Tasa de crecimiento	
					H (cm)	DBC (cm)
<i>O. pyramidale</i>	9	S.0	45.25 a	1.02 a	.	.
	13	LI.1	91.66 b	2.23 b	11.60	0.30
	17	S.1	136.75 c	3.01 c	11.27	0.20
	21	LI.2	175.08 d	3.47 d	9.58	0.12
	23	S.2	180 e	3.43 d	1.23	-0.01
<i>C. odorata</i>	9	S.0	43.16 a	0.64 a	.	.
	13	LI.1	46.66 a	1.05 a	0.88	0.10
	17	S.1	49.6 a	1.06 a	0.74	0.00
	21	LI.2	50.66 a	0.98 a	0.26	-0.02
	23	S.2	50.74 a	1.01 a	0.02	0.01
<i>P. quinata</i>	9	S.0	38.66 a	0.94 a	.	.
	13	LI.1	53.66 a	1.21 a	3.75	0.07
	17	S.1	63.66 a	1.27 ab	2.50	0.02
	21	LI.2	60 a	1.47 ac	-0.91	0.05
	23	S.2	68.55 a	1.43 a	2.14	-0.01

Nota: Altura (H) y Diámetro (DBC) ambas significativas en la interacción (*valor - p* < 0.0001, *valor - p* < 0.0001; respectivamente). En las columnas, las medias con minúscula en común indican que no hay diferencias significativas entre periodos pluviométricos

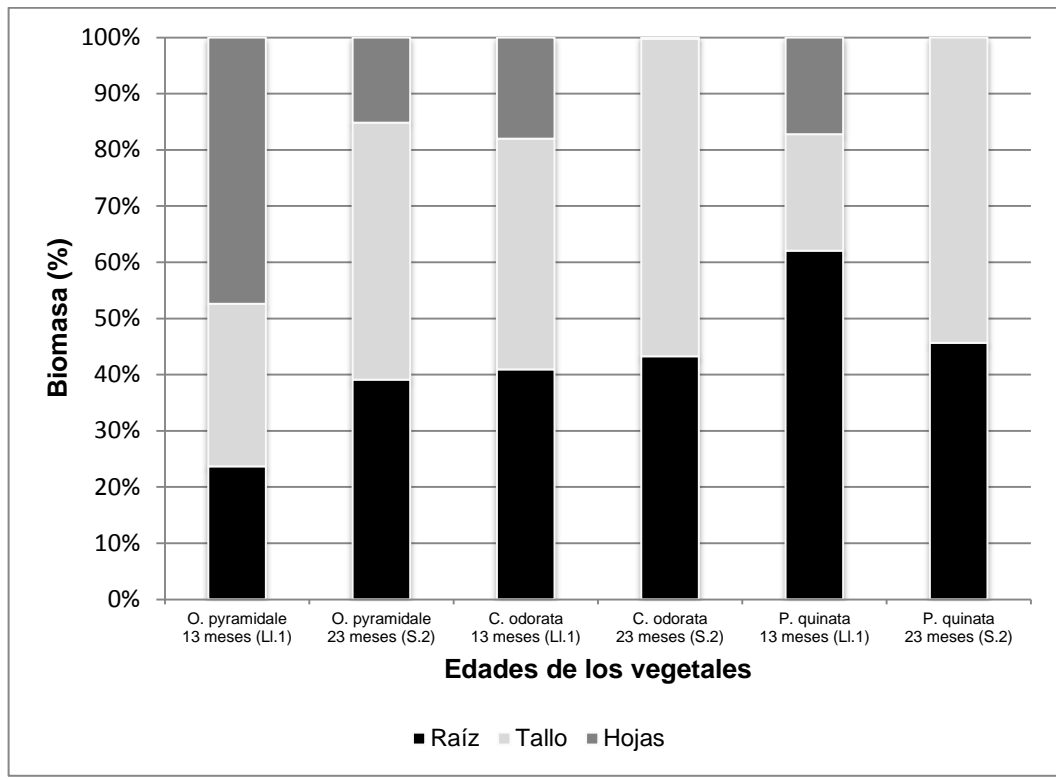


Figura 14. Proporción de biomasa de los distintos órganos de cada una de las especies en estudio

2.4 DISCUSIÓN

2.4.1 Supervivencia, crecimiento y biomasa de las especies bajo estudio en los periodos pluviométricos del bs-T

- **Sobrevivencia de las especies en los periodos pluviométricos**

Después de 13 meses de plantados los árboles, las tres especies mostraron un comportamiento similar en LI.1. Sin embargo, en los siguientes periodos las condiciones del sitio afectaron principalmente la supervivencia de *C. odorata*, confirmando a Davidson *et al.* 1998 quienes reportaron que *C. odorata* mostró bajos niveles de supervivencia en ensayos de plantaciones en sitios con pasturas en Ecuador, por otro lado, Piotta *et al.* 2004 establecieron que en áreas con estaciones secas pronunciadas *C. odorata*, desarrolla raíces superficiales lo que ha sido citado como una causa de alta mortalidad.

No obstante, a pesar de que es una especie que demanda disponibilidad de agua para sobrevivir y tener un mejor rendimiento en campo (Numeral 1.4.2), parece haberse adaptado a las condiciones del sitio conforme a los resultados de supervivencia encontrados en el último periodo pluviométrico analizado. En LI.1 se confirma a Gerhardt (1998), Hall *et al.* (2011) y Esmail & Oelbermann (2011), quienes sostienen que en condiciones secas con un suministro de agua, ésta especie aumenta su supervivencia en condiciones de campo lo que, posiblemente también permitió que la mortandad no fuera tan alta en el siguiente periodo S.1. Pero, la sequía presentada durante éste último, ocasionó una alta mortandad en LI.2.

En *P. quinata*, sus requerimientos ecológicos indican que es una especie que tolera temporadas de sequía, suelos pobres (Kane *et al.* 1993), aunque se da mejor en suelos fértiles y bien drenados, propia del bs-T, de fácil propagación y establecimiento en áreas con pasturas (Griscom *et al.* 2005); por lo anterior, las condiciones del sitio de estudio podrían ser aptas para su establecimiento; en el

único periodo que registró baja supervivencia fue en LI.2, las causas de esta mortandad no son claras, puesto que es una especie que es resistente a las altas temperaturas y a las temporadas de sequía, probablemente se debió al contenido de nutrientes del suelo. Se buscará aclaración en el análisis de su comportamiento fotosintético. Cabe aclarar que en LI.2 empezó su proceso de defoliación, a pesar de ser una temporada de lluvia, no hubo precipitación, y tal vez la pérdida de estructuras vegetales influyó en su supervivencia.

Por otro lado, *O. pyramidale* fue la especie que mayor porcentaje de sobrevivencia presentó en los periodos S.1, LI.2 y S.2. Confirmando que es una especie que se adapta fácilmente a la variabilidad climática (Oberbauer & Strain, 1984; Kitajima, 1994; Krause *et al.* 2001). Sin embargo, en LI.2, también presentó los niveles más bajos de sobrevivencia, como consecuencia posiblemente, de la poca disponibilidad de agua presentada en S.1 (5.6 mm) combinada con las altas temperaturas (39.4 °C). Los resultados encontrados aquí, pueden estar acordes con lo planteado por Aide & Cavelier (1994) y Breugel *et al.* (2011), quienes sostienen que en las condiciones ambientales de zonas abiertas (por lo general con cobertura de pastos) factores como la intensidad lumínica, disponibilidad de agua y nutrientes, características físicas del suelo, entre otros, pueden tener intrínsecas diversas barreras para la supervivencia y crecimiento de plantas jóvenes. Por otro lado *O. pyramidale* presentó mayor supervivencia que las otras especies, *C. odorata* y *P. quinata*, confirmando a Craven *et al.* 2007.

La respuesta al estrés por parte de las plantas, varía de acuerdo a la especie y puede ser una deformación o cambio físico o una deformación química. Las respuestas pueden ser reversibles (deformación elásticas) o irreversibles (deformación plástica) donde la deformación persistirá a pesar de desaparecer el estrés (Valladares *et al.* 2004). La alta mortandad de *C. odorata* podría indicar que las condiciones de sequía y altas temperaturas, llevaron a las plántulas a un endurecimiento que les causó daños permanentes hasta llevarlas a la muerte.

- **Distribución diamétrica y altimétrica de las especies**

- *Ochroma pyramidale*

Fue la especie que presentó un mayor rendimiento en altura, por su facilidad de aclimatación (Krause *et al.* 2001), semejante a lo encontrado por Wishnie *et al.* 2007 en Panamá en un ensayo de especies en bs-T donde también están incluidas *C. odorata* y *P. quinata*. Así mismo, se confirma que es una especie de rápido crecimiento y que se adapta a sitios secos (Craven *et al.* 2007; Wishnie *et al.* 2007). En el periodo seco S.2 en que fueron tomados los últimos datos, *O. pyramidale* presentó diámetros y alturas variables, lo que podría estar reflejando el proceso adaptativo de las plántulas a las condiciones del sitio.

- *Cedrela odorata*

Después de casi dos años de plantada, esta especie logró alturas máximas de 88 cm, pero la mayoría de los individuos están en el rango de 32 y 41 cm; otros ensayos realizados con control fitosanitario y riego han reportado rendimientos mayores en esta especie, por ejemplo, en Puerto Rico han presentado, en tres años, alturas entre 100 cm y 250 cm; en África, en el mismo periodo, ha alcanzado alturas hasta de 660 cm; en México se han reportado promedios de 260 cm (Whitmore, 1978). Es una especie que además ha demostrado tener un mayor rendimiento, en altura y diámetro, con la aplicación de herbicidas (Griscom *et al.* 2005) que controlen la aparición del barrenador (*Hypsipyla grandella*), cuyo daño principal es la perforación de los brotes nuevos, esto retarda el crecimiento y, si los ataques son repetidos en plántulas o árboles jóvenes, puede causar la muerte. Respecto a esto, uno de los objetivos de la investigación sobre esta especie se centra en la identificación de germoplasma resistente o tolerante al ataque del barrenador, con esto se espera aumentar el éxito de las plantaciones (Ward, 2008).

- *Pachira quinata*

Esta especie mostró el mayor diámetro, en concordancia con lo encontrado por Wishnie *et al.* (2007), en un ensayo de 24 especies con potencial de restauración y valor comercial, se demostró que *P. quinata* estuvo entre las especies que mayor diámetro presentó en bs-T, también reportan que en condiciones de mayor fertilidad de los suelos, todas la especies presentaron mayor rendimiento.

La mayoría de los individuos estuvieron en el rango de 38 y 80 cm de altura. Es una especie que se adapta a las condiciones de alta temperatura, radiación directa y baja humedad (Kane *et al.* 1993), pero la fertilidad del suelo, también, influye en su crecimiento (CONIF, 2003; Hall *et al.* 2011).

Entre S.0 y LI.1 *P. quinata* tuvo la mayor tasa de crecimiento, es una especie que tiende a ser más activa en presencia de agua (Cárdenas & Salinas, 2006).

2.4.2 Análisis de varianza entre las especies estudiadas y los periodos pluviométricos contrastantes

Según Cai *et al.* (2009), las especies de rápido crecimiento, por lo general, tienen una alta asimilación de carbono o un alto índice de área foliar, una mayor longitud de raíces finas y un menor diámetro en la raíz principal, lo que les permite acceder al recurso hídrico y a los nutrientes del suelo. Tanto *O. pyramidale*, como *C. odorata* y *P. quinata*; son consideradas especies de rápido crecimiento, resistentes a la sequía y a las altas temperaturas (Numeral 1.4.2); a pesar de esto, cada una de ellas tuvo una sobrevivencia, crecimiento y desarrollo diferentes a lo largo del tiempo monitoreado.

- *Ochroma pyramidale*

Los valores de supervivencia de esta especie, confirman su alta tolerancia a las condiciones climáticas variables de los bosques secos tropicales. Muchas especies perennes en climas secos, evitan los efectos de la sequía con el

desarrollo de un profundo sistema radical que les permite captar agua en zonas del suelo a veces próximas a la capa freática (Barceló *et al.* 2000), similar a lo encontrado en este estudio (Numeral 2.3.2); además, *O. pyramidale* presentó un crecimiento mayor tanto en diámetro como en altura, confirmando lo encontrado por Hall *et al.* (2011), en zonas secas en Panamá, donde se reportó un incremento anual mayor, en altura y en diámetro, en *O. pyramidale* que en *C. odorata* y *P. quinata*.

O. pyramidale presentó un valor alto en peso seco de raíz, tallo y hojas en relación con las otras especies; de acuerdo a la Figura 14, en la temporada de lluvia Ll.1, se registró una mayor producción de hojas, lo que confirma a dos Santos *et al.* (2006), ante condiciones de alta radiación ($1849,81 \mu\text{mol}$ (Fotones) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), algunas especies hacen un uso óptimo de la energía lumínica transformándola en ATP, aumentando su biomasa.

A pesar de manifestar el mayor crecimiento y producción de biomasa; a los 23 meses de edad en temporada seca, disminuyó la producción de hojas como una estrategia de control de la pérdida de agua por transpiración. Adicionalmente, el incremento radical le permitió acceder, probablemente a las zonas del suelo donde hubo mayor humedad y disponibilidad de nutrientes, así, acelerar su crecimiento y minimizar los niveles de mortandad.

- *Cedrela odorata*

C. odorata tuvo una tasa de crecimiento lenta confirmando a Cai *et al.* (2009), quienes sostiene que algunas especies pioneras reducen la producción de biomasa, probablemente para evitar la pérdida de agua ante la alta radiación y altas temperaturas, de acuerdo con Salisbury & Roos (1992) y Lambers *et al.* (2008), factores abióticos como las altas temperaturas pueden afectar el crecimiento de las plantas y su fotosíntesis, por la desnaturalización de las enzimas. Sin embargo, fue la especie que presentó mayor crecimiento radical, después de *O. pyramidale*; lo que se puede interpretar como un mecanismo de

compensación, ante la poca producción foliar, para mantenerse viva; en concordancia con dos Santos *et al.* (2006) el crecimiento y la supervivencia de las especies están relacionados con su eficiencia en la utilización de recursos primarios como la irradiación y los nutrientes.

Aun así, *C. odorata*, reportó los niveles más altos de mortandad, lo que indica que es una especie que está resistiendo a las condiciones extremas de temperatura y sequía, pero la limitación del recurso hídrico está llevando a la planta a un desequilibrio en sus funciones fisiológicas ocasionándole la muerte. En Gerhardt (1998), la defoliación de más del 50% de las hojas afectó la supervivencia de *C. odorata* en bs-T, pero en bosque húmedo a pesar de una defoliación hasta del 100% no afectó la supervivencia de las plántulas; en Hall *et al.* (2011), *C. odorata* también reportó baja supervivencia (menos del 50%) en zonas secas, sin embargo, con un suministro de agua disminuyó notablemente la mortandad de la especie; y en Esmail & Oelbermann (2011), reportaron que plántulas de *C. odorata* bajo condiciones de altas temperaturas (34°C) con un riego constante, tuvo una mayor respuesta en términos de crecimiento (altura y biomasa).

Esta planta presentó menor acumulación de biomasa total de las tres especies (Figura 14), además de una baja producción de masa foliar en temporada de lluvia y defoliación total en la época de sequía, respecto a esto se dice que, entre las estrategias empleadas por las plantas para contrarrestar el estrés por falta de agua, está la disminución en el área foliar (Barceló *et al.* 2000; Lambers *et al.* 2008). Así mismo, en Panamá Craven *et al.* (2007), encontraron que especies como *C. odorata* mantiene bajos los niveles de área foliar y de crecimiento, llegando a la conclusión de que hace mayor inversión energética en mantener la tolerancia a las condiciones estresantes, que en acumular biomasa.

- *Pachira quinata*

P. quinata es una especie que esta aclimatada y es resistente a las bajas precipitaciones, lo que facilitó su establecimiento en esta zona degradada, su sobrevivencia fue la mayor después de *O. pyramidale* (Numeral 2.3.1); en zonas secas se han reportado bajos valores de mortalidad para *P. quinata* (Hall *et al.* 2011). Sin embargo, detuvo su crecimiento en el periodo LI.2, confirmando que, aunque resiste periodos secos y puede ser plantada en sitios con pasturas a plena exposición (Celis *et al.* 2011), también detiene su crecimiento, y tiende a ser activa cuando hay presencia de agua (Cárdenas & Salinas, 2006); así mismo, en Kane *et al.* (1993), indican que esta especie contiene considerables reservas de almidón en su sistema radical, lo que le permite un rápido crecimiento inicial en el comienzo de la época de lluvia, en concordancia con lo anterior, en la Tabla 2 se aprecia una mayor tasa de crecimiento en el periodo LI.1. Además, otra estrategia implementada por la planta fue la reducción de su biomasa foliar en temporada seca (Figura 14) para combatir el estrés hídrico, ante esto, Eamus (1999), dice que la sensibilidad estomática en las plantas caducifolias, aumenta con la sequedad del suelo resultado atribuido a la menor elasticidad de las paredes celulares y por tanto, una mayor propensión a la pérdida de turgencia.

En cuanto a la longitud radical, presentó los menores valores en las dos cosechas, en relación a las especies anteriores; sin embargo, tuvo la mayor proporción de biomasa en raíces, tanto a los 13 meses en la temporada de lluvia, como a los 23 meses de edad en la temporada seca; en esta especie esto podría ser un indicador de la poca fertilidad del suelo; a este respecto, Creighton *et al.* (2003), señalan que la proporción de biomasa en raíces es mayor cuando existen restricciones de humedad y nutrientes en el suelo; de acuerdo a Cárdenas & Salinas (2006), es una especie que se desarrolla muy bien en sitios fértiles; posiblemente los suelos del sitio de estudio no están brindado los nutrientes suficientes para esta especie, lo que está contribuyendo a su lento crecimiento (Tabla 2), ya que como es conocido, en la relación suelo – planta, las raíces

requieren de los carbohidratos producidos por la fotosíntesis, mientras que la sección aérea requiere nutrientes y agua captados por las raíces (Guerra *et al.*, 2005).

3. COMPORTAMIENTO FOTOSINTÉTICO DE LAS ESPECIES *O.*

pyramidale, *C. odorata* Y *P. quinata* EN EL bs-T

3.1 INTRODUCCIÓN

Varios estudios han sido desarrollados en la zona de vida bs-T, teniendo en cuenta factores ambientales como, la humedad relativa, la temperatura, disponibilidad de agua, el régimen de luz; buscando identificar el comportamiento fotosintético de especies tropicales y su influencia en el crecimiento y acumulación de biomasa (Fetcher *et al.* 1987; Ellis *et al.* 2000; Araque *et al.* 2009; Cai *et al.* 2009; Craven *et al.* 2011). La ecofisiología vegetal surge entonces, como una ciencia experimental que busca describir los mecanismos fisiológicos desarrollados por las plantas frente a las características ecológicas del entorno (Lambers *et al.* 2008), una herramienta esencial para identificar los principales factores que influyen en su supervivencia, crecimiento y desarrollo.

La sequía es el principal factor abiótico que genera estrés en las plantas limitando el proceso fotosintético y por ende la productividad. Se ha comprobado que el déficit de agua afecta negativamente el crecimiento de las plantas (diámetro y altura), la fotosíntesis neta y la conductancia estomática, esta última, considerada la principal causa de la reducción de la tasa fotosintética (Ashraf *et al.* 2004), dado que las plantas en periodos de déficit de humedad, reducen la pérdida de agua por transpiración (cierre estomático), pero a la vez disminuyen las tasas de asimilación de CO₂ (Ort *et al.* 1994).

Sin embargo, ante situaciones de estrés las plantas han desarrollado diferentes estrategias que les permiten ser tolerantes y sobrevivir. Así por ejemplo, características estructurales, metabólicas y fenológicas como: pubescencia en las hojas, defoliación total o parcial, contenido de carotenos y nutrientes como N, crecimiento radical, aumento del área foliar, entre otras; son utilizadas para

aclimatarse a las condiciones de baja precipitación y alta luminosidad (Lambers *et al.* 2008).

Se considera que ante el estrés o la presencia de determinadas condiciones desfavorables para el óptimo crecimiento y reproducción de la planta, éstas desarrollan algún tipo de endurecimiento, que puede variar ampliamente entre las especies. Según Barceló *et al.* (2000), hay dos tipos de adaptación: resistir o contrarrestar; por otra parte, Lambers *et al.* (2008) reconocen tres escalas diferentes de reacción de la planta al estrés: 1. *Respuesta al estrés*, hace referencia al detrimento inmediato de la planta; 2. *Aclimatación*, cambios morfológicos y fisiológicos a nivel de individuos a corto plazo; 3. *Adaptación*, respuesta de las plantas de acuerdo a cambios genéticos a nivel de poblaciones.

Así mismo, se considera que si una planta es exitosa en un ambiente con cierto nivel de estrés, es porque ha desarrollado cierto grado de resistencia, la cual fluctúa entre evasión y tolerancia a las condiciones desfavorables. En este orden de ideas, en este capítulo se hace una descripción del comportamiento fotosintético de las tres especies, una de ellas perenne (*O. pyramidale*) y dos de ellas caducifolias (*C. odorata* y *P. quinata*), para aclimatarse al régimen de lluvia bimodal del bs-T.

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1 Diseño experimental

El diseño y distribución de las parcelas se presentó en el Numeral 1.4.1. La toma de datos fotosintéticos se hizo durante un año en cuatro periodos pluviométricos iniciando en el mes de abril de 2012, para disponer de suficiente variabilidad climática (Numeral 3.3.1) en el estudio: LI.1 periodo de lluvia (abril – mayo 2012), S.1 periodo seco (junio – septiembre 2012), LI.2 periodo de lluvia (octubre – noviembre 2012) y S.2 periodo seco (enero – febrero 2013). Este último no fue tenido en cuenta para el análisis de los resultados y discusión, debido a la

defoliación de las especies *C. odorata* y *P. quinata*, no hubo información suficiente para el análisis estadístico, por tanto, se decidió trabajar con los datos de fotosíntesis de los tres primeros periodos pluviométricos (LI.1, S.1 y LI.2). En cada uno de estos, las especies tenían 13, 17 y 21 meses de edad respectivamente.

En cada parcela se seleccionaron tres individuos y sobre los mismos se hizo, en cada periodo pluviométrico durante cinco días, la medición de las variables fotosintéticas: Temperatura de la hoja (t_{hoja}) ($^{\circ}C$), Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR) (μmol (Fotones) $m^{-2} s^{-1}$), Conductancia Estomática (g_s) (μmol (H_2O) $m^{-2} s^{-1}$), Carbono intercelular (C_{int}), Fotosíntesis Neta (PN) (μmol (CO_2) $m^{-2} s^{-1}$), transpiración (t_{trans}) (μmol (H_2O) $m^{-2} s^{-1}$); éstas fueron medidas simultáneamente entre las 8:00 y 17:00 horas (Ellis *et al.* 2000; Krause *et al.* 2001; Marengo *et al.* 2003; Juhbandt *et al.* 2004; dos Santos *et al.* 2006; Craven *et al.* 2007; Araque, 2009), seleccionando una hoja sana en cada individuo, utilizando un sistema portátil de fotosíntesis (TPS – 2 PPSYSTEMS), del Laboratorio de Fisiología Vegetal, Departamento de Ciencias Agronómicas de la Universidad Nacional – Sede Medellín. El Uso eficiente del agua (WUE) (μmol (CO_2) $m^{-2} s^{-1}$ / μmol (H_2O) $m^{-2} s^{-1}$) y el uso eficiente de la luz (LUE) (μmol (CO_2) $m^{-2} s^{-1}$ / μmol (fotones) $m^{-2} s^{-1}$) (Larcher, 1995; Lambers *et al.* 2008), se calcularon con las formulas:

$$WUE = \frac{PN}{t_{trans}} (\mu mol CO_2 m^{-2} s^{-1} / \mu mol H_2O m^{-2} s^{-1})$$

$$LUE = \frac{PN}{PAR} (\mu mol CO_2 m^{-2} s^{-1} / \mu mol fotones m^{-2} s^{-1})$$

Para llevar un registro de la precipitación (mm) y temperatura ($^{\circ}C$) en el predio, se instaló un pluviómetro y un termohigrómetro digital; así mismo, se contó con los datos pluviométricos de la estación climatológica más cercana al sitio de estudio, Cotové, Santa Fé de Antioquia (IDEAM, 2012).

3.2.2 Análisis estadístico

Se realizó un análisis de varianza ajustando la estructura de covarianza autorregresiva de primer orden (type=arh(1)), mediante el uso de modelos mixtos.

En la estructura factorial (Tiempo*Tratamiento) el Tiempo representa cada una de las estaciones del régimen bimodal en que se hicieron las mediciones: LI.1 (abril – mayo 2012), S.1 (junio – septiembre 2012), LI.2 (octubre – noviembre 2012); los tratamientos representan a cada una de las tres especies *O. pyramidale*, *C. odorata*, *P. quinta*; con edades de 13 meses en LI.1, 17 meses en S.1 y 21 meses en LI.2.

Se identificaron las tendencias de las variables entre los tiempos (Efectos principales del tiempo), entre las especies (Efectos principales de las especies) y la combinación tiempos y especies (efectos simples de la interacción especies con tiempo), tomando como unidad experimental el individuo, haciendo uso del paquete estadístico SAS® 9.2 (SAS Institute Inc. 2004) (Anexo I).

Las diferencias significativas (*valor de p* < 0.05) fueron probadas con la prueba de Fisher (Diferencia Significativa Mínima). El ajuste de normalidad se comprobó con el test de Kolmogorov-Smirnov ($Pr > D$). Se aplicó el coeficiente de correlación de Pearson para identificar relaciones entre variables en cada una de las especies.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Análisis de precipitación y temperatura de los periodos pluviométricos

Según informes mensuales del Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM, 2013), durante los meses de marzo y abril de 2012 se presentó el fenómeno de *La Niña* lo que indica el incremento de precipitaciones en gran parte del país, en particular sobre las regiones Caribe y Andina. Los meses de mayo, junio y julio, del mismo año, se caracterizaron por presentar un periodo neutro, es decir, en los que no está presente ni *El Niño* ni *La Niña*, son periodos considerados de transición entre los dos fenómenos. En agosto, septiembre y octubre se presentó el fenómeno de *El Niño*, en el que predominan condiciones secas, con precipitaciones por debajo de lo normal. En los meses de noviembre y diciembre se presentaron condiciones normales.

De acuerdo a lo anterior y a la frecuencia de toma de datos en campo, en el primer periodo lluvioso de 2012 (LI.1), el cual se presentó en los meses de marzo, abril y mayo; hubo un incremento de las precipitaciones debido a la ocurrencia del fenómeno de *La Niña*, con máxima precipitación en el mes de abril, según lo registrado en la estación pluviométrica más cercana al sitio de estudio, estación Cotové (Tabla 3), y a lo reportado en la finca *Tribio Mamey*, con una precipitación total de 10,6 mm en este mes (Tabla 4). En el periodo seco del primer semestre del año 2012 (S.1), comprendido por los meses de junio a septiembre; hubo neutralidad en junio y julio; y en los meses de agosto y septiembre, se dio el fenómeno de *El Niño*. En el mes de agosto, en que fueron tomados los datos fotosintéticos, en la finca se presentó una precipitación de 5,6 mm (Tabla 4).

El fenómeno de *El Niño* se extendió hasta el mes de octubre, en noviembre se registró normalidad. En este segundo periodo lluvioso de 2012 (LI.2), hubo alta nubosidad, pero no se presentaron precipitaciones. Como se ve en las Tablas 3 y 4, la precipitación fue mucho menor en esta fase del año, que la registrada en

marzo, abril y mayo; debido probablemente, a la ocurrencia del fenómeno de *El Niño*.

Tabla 3. Precipitación y temperatura en la estación Cotové, Santa Fé de Antioquia (Antioquia, Colombia), 2012

Periodo pluviométrico	Mes	Precipitación (mm)		Temperatura (°C)	
		Acumulada	Media	Máxima	Mínima
	Enero	39	26.6	35.6	19.2
	Febrero	21.3	28.5	37.4	17.8
Periodo de lluvia (LI.1)	Marzo	28.1	27.7	38.4	19
	Abril *	210.3	26.1	37.6	19.8
	Mayo	111.7	26.1	35.6	21
Periodo seco (S.1)	Junio	60.1	27	38	19
	Julio	32.2	27.8	38.6	18.4
	Agosto *	84.5	26.4	37.2	19.8
	Septiembre	24.8	27.8	38.8	19
Periodo de lluvia (LI.2)	Octubre	145.1	26.7	38.6	18.8
	Noviembre *	0	26.7	35.9	20.9
	Diciembre	0	26	33.1	23.3

Fuente. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales - IDEAM, 2012. *Meses en los que se hizo la toma de datos

Tabla 4. Precipitación y temperaturas máximas y mínimas registrados en la finca *Tribio Mamey* (Antioquia, Colombia), durante los meses en los que se realizaron las evaluaciones sobre las especies (abril – noviembre 2012)

Periodo pluviométrico	Mes	Precipitación (mm)	Temperatura (°C)	
		Acumulada	Máxima	Mínima
Periodo de lluvia (LI.1)	Abril	10.6	40.5	21.4
Periodo seco (S.1)	Agosto	5.6	39.4	20.2
Periodo de lluvia (LI.2)	Noviembre	0	35.9	23.3

3.3.2 Comportamiento fotosintético en los periodos pluviométricos contrastantes y entre las especies

Lo anterior muestra las condiciones climáticas a las que estuvieron expuestas las especies, y las cuales, influenciaron en el comportamiento de su aparato fotosintético, conforme a lo encontrado en la Tabla 5.

La temperatura de las hojas varió entre 31 y 38 °C en el periodo lluvioso LI.1, entre 22 y 39 °C en la temporada seca S.1 y, 26,45 y 29,4 °C en el segunda etapa lluviosa del año LI.2; esta disminución en la temperatura de la hoja (t_{hoja}), ratifica la alta nubosidad en los meses de octubre y noviembre. En todas las especies t_{hoja} , tendió a ser ligeramente mayor con respecto a la temperatura ambiente; ante el exceso de radiación, según Salisbury & Ross (1992), las hojas aumentan su temperatura a través de la transferencia de calor por convección, lo que promueve la transpiración como una estrategia de disipación de energía.

Al realizar el análisis de varianza, hubo diferencias en la interacción en las variables Fotosíntesis Neta (PN, $p\text{-valor} = 0.0006$) y Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR, $p\text{-valor} = 0.0022$); las variables conductancia estomática (g_s) y transpiración (t_{rans}) fueron significativas en los periodos pluviométricos (g_s , $p\text{-valor} = 0.011$; t_{rans} , $p\text{-valor} < 0.0001$) y en las especies (g_s , $p\text{-valor} = 0.028$; t_{rans} , $p\text{-valor} = 0.043$); la variable carbono intercelular (C_{int}) fue estadísticamente significativa entre los periodos pluviométricos (C_{int} , $p\text{-valor} < 0.0001$); mientras que, en las variables uso eficiente del agua y de la luz (WUE y LUE) no se encontraron diferencias significativas (Tabla 5).

De acuerdo a la Tabla 5, entre los periodos pluviométricos, tanto la g_s como la PAR presentaron un valor mayor en LI.1, lo que se ve reflejado también, en el aumento de C_{int} y t_{rans} ; mientras que PN se mantuvo constante. Las plantas en LI.2 realizaron un mayor uso eficiente de la luz y, en S.1, un mayor uso eficiente del agua.

Entre las especies, la g_s fue significativamente diferente en *P. quinata*, con un cierre parcial de los estomas, lo que condujo a una menor transpiración y a una menor concentración interna de CO_2 (Tabla 5). La apertura parcial de los estomas en *O. pyramidale* y *C. odorata* propició una mayor transpiración y C_{int} . PN se mantuvo constante entre las especies. A pesar de la variación en la radiación, la precipitación y las altas temperaturas, las especies tuvieron una asimilación de CO_2 similar, lo que indica que, cada una desarrolló diferentes estrategias para tolerar las condiciones climáticas del sitio de estudio.

Tabla 5. Actividad fotosintética de la hoja en cada una de las especies, en los periodos pluviométricos contrastantes estudiados

Variables	Periodo pluviométrico			Especies			<i>p</i> -valor Periodo* Especie
	<i>LI.1</i> edad del vegetal (13 meses)	<i>S.1</i> edad del vegetal (17 meses)	<i>LI.2</i> edad del vegetal (21 meses)	<i>O. pyramidale</i>	<i>C. odorata</i>	<i>P. quinata</i>	
PAR (μmol (Fotones) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	1849.81 a	1811.44 a	699.42 b	1334 A	1433.06 A	1593.61 A	0.00
g_s (μmol (H_2O) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	303.55 a	30.65 b	123.17 b	120.74 AB	325.69 A	20.94 B	0.16
PN (μmol (CO_2) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	13.89 a	15.11 a	11.67 a	14.65 A	14.65 A	11.37 A	0.00
C_{int}	231.78 a	13.38 b	69.96 b	132.44	128.65	60.65	0.11
trans (μmol (H_2O) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	2.68 a	0.66 b	0.87 b	1.214 AB	2.308 B	0.718 A	0.06
LUE (μmol (CO_2) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ / μmol (fotones) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	0.0140	0.0100	0.0150	0.0169	0.0125	0.0105	0.05
WUE (μmol (CO_2) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ / μmol (H_2O) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	6.09	13.51	12.23	8.08	7.52	16.51	0.32

Nota. LI.1, primer periodo de lluvia; S.1, primer periodo seco; LI.2, segundo periodo de lluvia. En las filas, los promedios con letras minúsculas iguales, indican que no hubo diferencias significativas entre periodos pluviométricos. Las letras mayúsculas iguales indican que no hubo diferencias significativas entre especies

3.3.3 Funcionamiento del aparato fotosintético en las especies

- *Ochroma pyramidale*

En la Tabla 6, es importante resaltar la alta asimilación de CO₂ (PN) y la alta radiación fotosintéticamente activa (PAR) en la temporada seca (S.1) en esta especie; de acuerdo a esto, parece ser que *O. pyramidale* en época de verano optimizó el uso de características fenológicas y/o fisiológicas mediante las que obtuvo una mayor tasa fotosintética; como el uso eficiente del agua, que presentó mayor valor en S.1 (Figura 15).

En la misma tabla, en cuanto a los periodos de lluvia, *O. pyramidale* presentó mayor apertura estomática (g_s) en LI.1; y en LI.2 hubo un cierre parcial de estomas y una menor tasa de asimilación de CO₂.

Por otro lado, la variable LUE tuvo una correlación positiva con PN en los tres periodos pluviométricos: LI.1 ($R^2=62\%$, $p\text{-valor} = 0.002$), S.1 ($R^2= 85\%$, $p\text{-valor} < 0.0001$), LI.2 ($R^2=94\%$, $p\text{-valor} < 0.0001$). Además, correlaciones positivas entre g_s y C_{int} en los periodos S.1 ($R^2=89\%$, $p\text{-valor} < 0.0001$) y LI.2 ($R^2=99\%$, $p\text{-valor} < 0.0001$).

- *Cedrela odorata*

C. odorata presentó un cierre parcial de los estomas en la estación seca, regulando la transpiración, pero a la vez, disminuyendo la concentración de carbono intercelular. Igualmente, a pesar de que en PN no hubo diferencias estadísticamente significativas, en S.1 se obtuvo el valor más bajo de asimilación de CO₂ (Tabla 6).

En los periodos de lluvia LI.1 y LI.2, los estomas estuvieron abiertos, así mismo, ésta apertura estomática se ve reflejada en el aumento de C_{int} , t_{trans} y PN (Tabla 6). Con respecto al uso eficiente del agua y de la luz, WUE fue mayor en el periodo seco y, LUE fue similar en los tres periodos (Figura 15).

Tabla 6. Funcionamiento fotosintético de las especies bajo las distintas condiciones pluviométricas del bs-T

Especie	Edad (meses)	Periodo pluviométrico	PAR (μmol (Fotones) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	gs (μmol (H_2O) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	PN (μmol (CO_2) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Cint	trans (μmol (H_2O) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
<i>O. pyramidale</i>	13	LI.1	1150.9 a	281.89 b	11.95 a	304.17	2.38
	17	S.1	2168.83 b	54.5 ab	24.34 b	0.1	0.94
	21	LI.2	682.25 a	25.83 a	7.68 a	71	0.29
<i>C. odorata</i>	13	LI.1	1997.33 a	569.58 a	16.83 a	244	3.68
	17	S.1	1466.24 ba	35.29 b	11.02 a	34	0.98
	21	LI.2	835.6 b	342.19 a	16.09 a	107	2.25
<i>P. quinata</i>	13	LI.1	2401.17 a	59.16 a	12.9 a	147.17	1.99
	17	S.1	1799.25 a	2.16 a	9.96 a	3.6	0.09
	21	LI.2	580.42 b	1.50 a	11.24 a	31	0.068

Nota. En las columnas, las medias con minúscula en común indican que no hay diferencias significativas entre los periodos pluviométricos

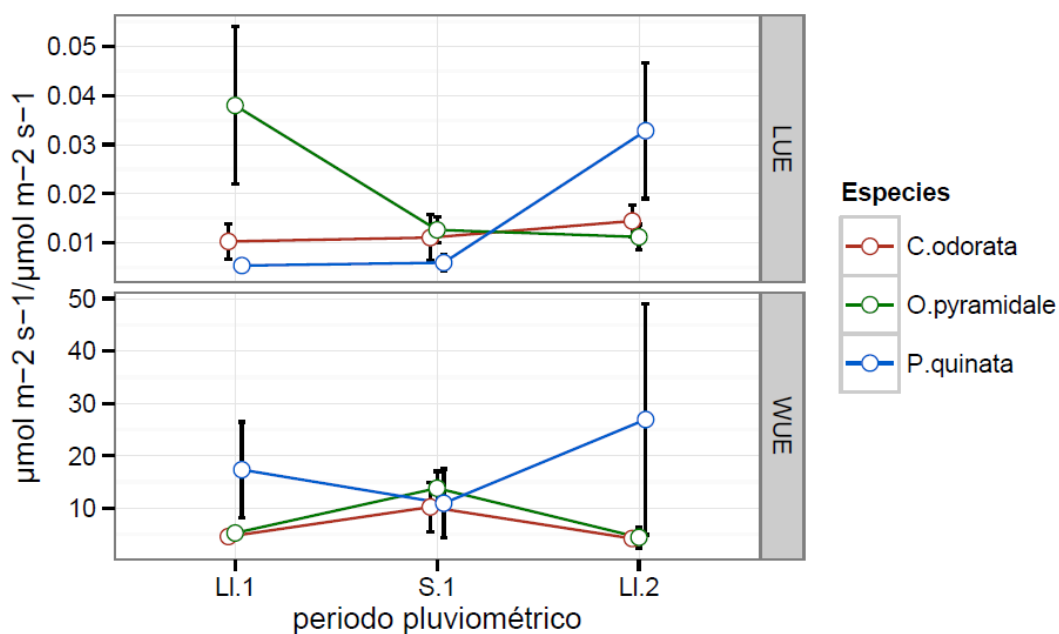


Figura 15. Funcionamiento de las variables Uso Eficiente de la Luz (LUE) y Uso Eficiente del Agua (WUE) para las tres especies en los periodos pluviométricos

- *Pachira quinata*

De acuerdo a la Tabla 6, esta especie tuvo los estomas parcialmente cerrados durante los tres periodos pluviométricos, haciendo un mayor control sobre la transpiración. Sin embargo, se evidencia que en el primer periodo de lluvia (LI.1), cuando se dio la mayor radiación, también aumentó la g_s , C_{int} y t_{trans} . Y que en el periodo seco (S.1), exhibió el menor valor de C_{int} y PN.

Se resalta también en la Figura 15, que LUE presentó valores altos en la última fase del año (LI.2). Igualmente, esta variable tuvo correlación positiva con PN en los periodos LI.1 ($R^2=96\%$, $p\text{-valor} < 0.0001$) y S.1 ($R^2=57\%$, $p\text{-valor} 0.004$). Las variables C_{int} y g_s tuvieron correlaciones positivas en los periodos LI.1 ($R^2=46\%$, $p\text{-valor} 0.01$) y S.1 ($R^2=65\%$, $p\text{-valor} 0.001$).

En síntesis, de acuerdo a los resultados de la Tabla 6, se obtuvo que de las tres especies, *O. pyramidale* a los 17 meses de edad en el periodo seco S.1, reportó la mayor tasa fotosintética. Los valores mayores de C_{int} , que reportaron cada una de las especies, fueron en el primer periodo de lluvia a los 13 meses de edad, cuando los estomas estuvieron parcialmente abiertos. Aunque *P. quinata* tuvo estomas parcialmente cerrados, mantuvo un PN similar al de las otras especies.

En la Figura 15, LUE no presentó mayores fluctuaciones en *C. odorata*; en *O. pyramidale* fue mayor en LI.1, mientras que en *P. quinata* fue mayor en LI.2. WUE fue mayor para *O. pyramidale* y *C. odorata* en el periodo seco, confirmando lo encontrado por Craven *et al.* (2007) estas especies aumentaron el uso eficiente del agua en sitios secos como una estrategia de adaptación. En *P. quinata* WUE fue mayor en los dos periodos de lluvia.



Figura 16. Equipos portátiles para medición de variables fotosintéticas

3.4 DISCUSIÓN

3.4.1 Comportamiento fotosintético en los periodos pluviométricos contrastantes y entre las especies

Como era de esperarse, las características ambientales propias de cada periodo pluviométrico influyeron en el funcionamiento fotosintético de cada una de las especies (Tabla 5); las cuales, mostraron rápidas respuestas de aclimatación a las condiciones variables de radiación, altas temperaturas y déficit de agua; mediante el uso de diferentes características fisiológicas y fenológicas.

Estas especies podrían ser utilizadas para procesos de restauración y recuperación de sitios alterados en la zona de vida bs-T, puesto que fueron capaces de mantener la tasa de asimilación de CO₂ tanto en los periodos lluviosos como secos (Tabla 5). Es ampliamente conocido que las especies que crecen a plena exposición, tienen características particulares en la anatomía y estructura de sus hojas, que las hacen más competitivas en el aprovechamiento de la energía lumínica, con relación a las especies umbrófilas (Ellis *et al.* 2000; Krause *et al.* 2001; Lambers *et al.* 2008; Araque *et al.* 2009). Estas características, probablemente, les permitieron tolerar condiciones desfavorables; sin embargo, su

supervivencia y desarrollo se vieron afectados, principalmente, en *C. odorata* y *P. quinata*; las cuales, a pesar de ser tolerantes a la sequía y a las altas temperaturas, requieren de un mayor cuidado para su óptimo desarrollo en condiciones de campo (Numeral 1.4.2).

Las condiciones climáticas en cada etapa, influyeron en los niveles de radiación y esto a su vez en la actividad estomática y en la transpiración (Tabla 5). De acuerdo al comportamiento de la g_s durante los periodos pluviométricos pareciera haber una relación directa con la radiación fotosintéticamente activa (PAR) y con la concentración de carbono intercelular (C_{int}), como se ha identificado en la Tabla 5 y confirmado por Salisbury & Ross (1992), la luz tiene un efecto importante sobre los estomas, al aumentar la irradiación se abren los estomas y se da un incremento en la concentración intercelular de CO_2 . Flexas & Medrano (2002); dicen que con el cierre estomático, el CO_2 intercelular inicialmente disminuye conforme aumenta el estrés y, cuando la sequía es más severa, éste aumenta.

De acuerdo a los resultados presentados en la misma Tabla, las especies tuvieron comportamientos diferentes que las llevaron a igualar sus tasas de asimilación de CO_2 ; lo que hace necesario identificar las posibles estrategias que éstas utilizaron en la pluviometría contrastante del bs-T, así como, el comportamiento para tolerar el estrés hídrico y las altas temperaturas.

3.4.2 Funcionamiento del aparato fotosintético en las especies

- *Ochroma pyramidale*

Las plántulas de *O. pyramidale*, en etapas juveniles, desarrollaron mecanismos fisiológicos que les permitieron elevar su asimilación de CO_2 en la estación seca (Tabla 6). La regulación estomática sobre la transpiración y la concentración de carbono intercelular, en época seca, no redujo la tasa de asimilación de CO_2 ; por el contrario, se presentó un aumento con relación a los dos periodos de lluvia. De

acuerdo a lo expresado por Krause *et al.* (2001), características físicas (por ejemplo la pubescencia) y químicas (contenido de carotenos) de las hojas (Numeral 1.4.2), facilitan la aclimatación de esta especie a las altas temperaturas, y por tanto le permite mantener su actividad fotosintética; además, según Eamus (1999), las especies perennes tienden a mantener mayor turgencia ante la disminución de los valores del potencial hídrico de la planta, comparado con las especies caducifolias, lo cual les permite mantener una mayor actividad celular a bajos niveles de potencial hídrico del suelo.

Por otro lado, esta especie ha demostrado obtener mayores tasas fotosintéticas en condiciones de insolación total (Fetcher *et al.* 1987). Krause *et al.* (2001) hallaron que *O. pyramidale* y otras especies pioneras expresaron un aumento en los niveles de los pigmentos fotosintéticos, los cuales, podrían brindar fotoprotección adicional a las plantas y contribuir, junto con otras características fenológicas y fisiológicas, a un mayor desarrollo en altas radiaciones, lo que es acorde a lo encontrado en este estudio en el periodo seco S.2 (Tabla 6). Así mismo, identificaron un amplio contenido de pigmentos del ciclo de las xantofilas y respuestas rápidas en el proceso de de - epoxidación de *violaxantina*, *antheraxantina* y *zeaxantina*, como una estrategia de disipación térmica en las altas temperaturas y radiación directa.

Adicionalmente, Marengo *et al.* (2003) encontraron que *O. pyramidale*, en bosque seco bajo condiciones de campo, redujo la tasa de t_{trans} y la g_s , aumentó la asimilación de CO_2 y el WUE. Así mismo, Craven *et al.* (2007) en bosque seco, reportaron que *O. pyramidale* estuvo entre el grupo de especies que mostraron su adaptación al medio mediante el uso eficiente del agua, similar a lo encontrado en el presente estudio en el periodo seco S.1 (Figura 14).

Al respecto de este comportamiento Lambers *et al.* (2008) expresaron que está asociado al proceso de carboxilación y oxidación que se da al interior de los cloroplastos; al presentarse el cierre estomático, disminuye la concentración de CO_2 (C_{int}), y aumenta el nivel de oxidación produciendo CO_2 y O_2 desde el interior de la hoja; este aumento de CO_2 compensa el que ha dejado de entrar a causa del

cierre estomático; por tanto, la fotosíntesis disminuye menos que la transpiración, y el resultado es un aumento en el uso eficiente del agua. Sin embargo, los mismos autores continúan diciendo que, menos del total de la capacidad fotosintética es usada a bajos niveles de C_{int} , lo que podría indicar que, además del uso eficiente del agua, *O. pyramidale* desarrolla otras estrategias asociadas a los procesos metabólicos de las hojas para la asimilación de CO_2 en temporadas secas del bs-T.

Por ejemplo, Santiago *et al.* (2004) hacen referencia a que las especies de climas secos por lo general tienen alto contenido de N en las hojas y pueden llegar a tener altas tasas fotosintéticas y tomar ventaja de la disponibilidad de luz; y en Craven *et al.* (2007) demuestran que especies como *O. pyramidale* tiene un alto contenido de N foliar a lo que se le atribuye las altas tasas fotosintéticas en condiciones secas.

Por todo lo anterior, se plantea la hipótesis de que esta especie en condiciones secas, además de optimizar el uso del agua, disipa el exceso de energía protegiendo su aparato fotosintético contribuyendo a mantener la actividad fotosintética sin la fotodestrucción de sus órganos; además, por su contenido de N foliar, que aunque no fue medido en este estudio, aumenta las tasas de asimilación de CO_2 , lo que podría explicar también la fuerte correlación positiva entre LUE y PN (Numeral 3.3.3).

En la Tabla 6 se evidencia que en los periodos de lluvia, tanto g_s como C_{int} parecen haber tenido mayor influencia sobre PN, principalmente en LI.2, donde PN bajó. Según Larcher (1995), el cierre estomático puede constituirse en un factor limitante de la entrada de gas carbónico a la planta y por tanto afectar el proceso de asimilación del mismo. Flexas & Medrano (2002) hacen referencia a cinco procesos metabólicos que pueden ser afectados por el cierre estomático, y la alteración de estos procesos pueden llegar a inhibir la fotosíntesis.

- *Cedrela odorata*

Según la asimilación constante de CO₂ (Tabla 6), se podría decir que es una especie que se aclimató rápidamente a las condiciones ambientales de la zona de estudio. Frente a esto se ha demostrado que *C. odorata* tiene características foliares propias de especies adaptadas a altas condiciones de luz y alta disponibilidad de agua, entre ellas, el desarrollo de un parénquima esponjoso de mayor espesor, considerado como un mecanismo de adaptación a cambios diarios de temperatura foliar (Araque *et al.* 2009). Pero la alta mortandad puede indicar que por las altas temperaturas y el déficit de agua, las plántulas pudieron haber desarrollado respuestas irreversibles frente al estrés, lo que les causó un daño permanente y por consiguiente la muerte.

Como se dijo en el Numeral 3.3.3, en los periodos de lluvia PN aumentó, López *et al.* (2001) encontraron que bajo condiciones óptimas de precipitación (2473 mm promedio anual) y temperaturas que no exceden los 25 °C, *C. odorata* registró un PN máximo de 13.8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; un valor más bajo de los aquí reportados en periodos de lluvia y no muy por encima del reportado en el periodo seco (Tabla 6); con esto se demuestra que, aunque las condiciones de precipitación y temperatura del sitio de estudio no son similares a las reportadas por López *et al.* (2001) la planta tuvo valores altos de PN, principalmente en épocas de lluvia. Confirmando a Lambers *et al.* (2008) quienes dicen que, en general las especies caducifolias tienen una alta conductancia estomática, altas tasas de fotosíntesis y transpiración cuando hay disponibilidad de agua, pero, pierden sus hojas y entran en un estado de dormancia en condiciones de bajo potencial hídrico.

Por otro lado, en la temporada seca hubo una disminución de la g_s , ésta es sensible a los cambios de diversos factores ambientales, y no se podría adjudicar a uno solo; sin embargo, en especies caducifolias se ha demostrado que hay una mayor sensibilidad estomática a factores hídricos que a factores fotosintéticos (Eamus, 1999; Aasamaa & Sober, 2011) y que, en las especies forestales, cambios en la conductividad hidráulica de la planta, tiene mayor influencia en la

regulación estomática (Saliendra *et al.* 1995), similar a lo encontrado en el presente estudio (Tabla 6). Posiblemente, también, uno de los mecanismos desarrollados por la planta es el aumento de la eficiencia del uso del agua en temporada seca (Figura 15), lo que contribuyó a mantener los niveles de asimilación de CO₂.

Hipotéticamente se plantea que, a pesar de ser una especie con altos requerimiento hídricos (Numeral 1.4.2), ante la poca disponibilidad de agua, logró mantener su tasa fotosintética; explicado por la alta densidad estomática y la adaptación de sus hojas a la exposición directa; lo que también podría tener relación con un aumento de las concentraciones de CO₂ en la Rubisco que, según Lambers *et al.* (2008), se da en condiciones de altas temperaturas manteniendo la asimilación de CO₂ constante.

- *Pachira quinata*.

La g_s fue invariable en los tres periodos pluviométricos, lo que podría indicar un ajuste rápido de la planta a las condiciones hídricas del sitio, a las altas temperaturas y a la radiación (Tabla 6).

Como parte de su proceso adaptativo a las zonas secas, esta especie aparentemente desarrolló mecanismos compensatorios para mantener, a pesar del cierre estomático, la asimilación de CO₂. De acuerdo a los resultados de la Figura 15, *P. quinata* hizo mayor uso eficiente del agua en las temporadas de lluvia, además, como se muestra en el Numeral 3.3.2, presentó fuertes correlaciones positivas entre LUE y PN en los periodos de mayor PAR; sin embargo, su PN no varió considerablemente entre los periodos pluviométricos (Tabla 6), lo que podría ser explicado por Lambers *et al.* (2008) quienes indican que las plantas adaptadas a la sequía, bajo condiciones secas, maximizan la efectividad de las reacciones fotosintéticas en la luz y en la oscuridad, a cambio de no aumentar significativamente su capacidad fotosintética en condiciones favorables.

En el último periodo pluviométrico LI.2, otras estrategias utilizadas por la planta fueron, por un lado, la disminución de la tasa transpiratoria al reducir la producción de biomasa foliar, y por otro, la optimización del uso de la luz y del agua, al aumentar sus valores de LUE y WUE (Figura 15). De las tres especies estudiadas, fue la especie que menor transpiración manifestó, confirmando lo encontrado en Santiago *et al.* (2004) donde reportan que las especies caducifolias en condiciones de sequía reducen la transpiración y la respiración en la planta, y por lo general, presentan mayores tasas fotosintéticas por unidad de masa foliar, que las reportadas por la especie de hoja perenne; lo que también, se podría interpretar como un mecanismo de compensación en su aparato fotosintético ante la defoliación.

Como se dijo en el Numeral 3.3.2, a pesar de que no hubo variaciones significativas en la asimilación de CO₂, cabe mencionar que en el periodo seco PN y C_{int} presentaron los valores más bajos lo que pudo estar influenciado por el cierre parcial de los estomas. Esta disminución de C_{int} en condiciones de sequía es asumida como un indicador de la predominancia de la g_s en la inhibición de PN (Larcher, 1995; Barceló *et al.* 2000, Flexas & Medrano, 2002). Según Flexas & Medrano (2002), continúan diciendo que la baja g_s en temporadas secas, genera la reducción de la actividad fotoquímica de la planta afectando principalmente los procesos de síntesis de ATP, por lo tanto, la reducción de la regeneración de la enzima RuBP y de la Rubisco, procesos ampliamente estudiados y reconocidos como inhibidores de la fotosíntesis bajo condiciones de sequía.

De acuerdo a los resultados encontrados aquí, se confirma que *P. quinata* está aclimatada a las bajas precipitaciones y altas temperaturas y que puede ser tolerante durante temporadas largas a estas condiciones; e hipotéticamente se podría decir que, en edades tempranas, ha desarrollado diversos mecanismos que le permiten compensar la reducción de algunas actividades fisiológicas, optimizando el uso de otras, conforme a la disponibilidad de los recursos (agua y luz) y así mantener estable su asimilación de CO₂.

CONCLUSIONES

Se confirma que *O. pyramidale* es una especie de rápido crecimiento y que, por sus altos niveles de sobrevivencia, toleró las condiciones climáticas desarrollando estrategias fisiológicas. Por otro lado, la biomasa foliar facilitó su aclimatación a las condiciones extremas del bs-T y le permitió mantener la asimilación de CO₂ y acumular mayor biomasa total. También, a pesar de ser una especie perenne, en el periodo seco, redujo la producción de hojas como una estrategia para disminuir la tasa de transpiración.

La especie *C. odorata* presentó un nivel de supervivencia bajo, debido posiblemente a la poca disponibilidad de agua presente en el sitio; de acuerdo a sus requerimiento ecológicos requiere un suministro de agua para poder ser implementada en procesos de reforestación y restauración del bs-T.

Así mismo, *P. quinata* desarrolló diversas estrategias para resistir a la sequía y a las altas temperaturas. La baja conductancia estomática, tanto en temporada de lluvia como en temporada de sequía, evitó la pérdida de agua por transpiración. Hizo el mayor uso eficiente del agua en los periodos de lluvia, asimismo, cuando tuvo la mayor biomasa foliar incrementó la conductancia estomática y la tasa fotosintética.

BIBLIOGRAFIA

- Aasamaa, K., & Söber, A. (2011). Stomatal sensitivities to changes in leaf water potential, air humidity, CO₂ concentration and light intensity, and the effect of abscisic acid on the sensitivities in six temperate deciduous tree species. *71*(Environmental and Experimental Botany), 72.
- Aide, M., & Cavelier, J. (1994). Barriers to lowland tropical forest restoration in the sierra nevada de santa marta, colombia. *2*(Restoration Ecology), 219.
- Araque, O., Jaimez, R., Azócar, C., Espinoza, W., & Tezara, W. (2009). Relaciones entre anatomía foliar, intercambio de gases y crecimiento en juveniles de cuatro especies forestales. *34*(Interciencia), 725.
- Ashraf, M., Ashraf, M. Y., Khaliq, A., & Rha, E. S. (2004). Growth and leaf gas exchange characteristics in dalbergia sissoo roxb. and D. latifolia roxb. under water deficit. *42*(Photosynthetica), 157.
- Barceló Coll, J. (Ed.). (2000). *Fisiología vegetal* (Novena ed.). Madrid: Piramide.
- Bastien-Henri, S., Park, A., Ashton, M., & Messier, C. (2010). Biomass distribution among tropical tree species grown under differing regional climates. *260*(Forest Ecology and Management), 403.
- Breugel, M., Hall, J. S., Craven, D., Gregoire, T. G., Park, A., Dent, D., . . . Ashton, M. (2011). Early growth and survival of 49 tropical tree species across sites differing in soil fertility and rainfall in panama. *261*(Forest Ecology and Management), 1580.
- Brodribb, T. (1996). Dynamics of changing Intercellular CO₂ concentration (ci) during drought and determination of minimum functional ci. *111*(Plant Physiology), 179.
- Cai, Z., Wang, W. H., Yang, J., & Cai, C. T. (2009). Growth, photosynthesis and root reserpine concentrations of two rauwolfia species in response to a light gradient. *30*(Industrial Crops and Products), 220.
- Calvo-Alvarado, J., McLennan, B., Sanchez-Azofeifa, A., & Garvin, T. (2009). Deforestation and forest restoration in Guanacaste, Costa Rica: Putting conservation policies in context. *258*(Forest Ecology and Management), 931.
- Cárdenas, D. L., & Salinas, N. R. (Eds.). (2006). *Libro rojo de plantas de Colombia, I parte*. Bogotá D.C.: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas (SINCHI).

- CATIE (Ed.). (1994). *Cedro espinoso o pochote (Bombacopsis quinata (jacq.) dugan bombacaceae). un árbol de uso multiple*. Costa Rica: CATIE.
- Celis, G., & Jose, S. (2011). Restoring abandoned pasture land with native tree species in costa rica: Effects of exotic grass competition and light.261(Forest Ecology and Management)
- Chaves, M., Pereira, J., Maroco, J., Rodrigues, M., Ricardo, C., Osorio, L., . . . Pinheiro, C. (2002). How plants cope with water stress in the field. photosynthesis and growth.89(Annals of Botany), 907.
- Corporación Nacional de Investigación y Fomento Forestal (CONIF) (Ed.). (2003). *Guía forestal para ceiba, Pachira quinata*. Bogotá, Colombia: Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural.
- Corportación Autónoma de Antioquia - CORANTIOQUIA. (2008). *Manejo de las semillas y propagación de diez especies forestales del bosque seco tropical*. (Boletín Técnico Biodiversidad No. 3). Colombia: Corantioquia.
- Craven, D., Braden, D., Ashton, M. S., Berlyn, G. P., Wishnie, M., & Dent, D. (2007). Between and within-site comparisons of structural and physiological characteristics and foliar nutrient content of 14 tree species at a wet, fertile site and a dry, infertile site in panama.238(Forest Ecology and Management), 335.
- Craven, D., Dent, D., Braden, D., Ashton, M. S., Berlyn, G. P., & Hall, J. S. (2011). Seasonal variability of photosynthetic characteristics influences growth of eight tropical tree species at two sites with contrasting precipitation in panama.261(Forest Ecology and Management), 1643.
- Dalling, J. W., Lovelock, C. E., & Hubbell, S. P. (1999). Growth responses of seedlings of two neotropical pioneer species to simulated forest gap environments.15(Journal of Tropical Ecology), 827.
- Davidson, R., Gagnon, D., Mauffette, Y., & Hernandez, H. (1998). Early survival, growth and foliar nutrients in native ecuadorian trees planted on degraded volcanic soil.105(Forest Ecology and Management), 1.
- Diemont, S. A. W., Martin, J. F., Levy-Tacher, S. I., Nigh, R. B., Ramirez Lopez, P., & Duncan Golicher, J. (2006). Lacandon maya forest management: Restoration of soil fertility using native tree species.28(ecological engineering), 205.
- dos Santos Moreira , Ulysses., de Carvalho Goncalves, Jose Francisco., & Feldpausch, T. R. (2006). Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in

- degraded areas in central amazonia.226(*Forest Ecology and Management*), 299.
- Eamus, D. (1999). Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics.14(*Tree*), 11.
- Ellis, A., Hubbell, S., & Potvin, C. (2000). In situ field measurements of photosynthetic rates of tropical tree species: A test of the functional group hypothesis.78(*Canadian Journal of Botany*), 1336.
- Esmail, S., & Oelbermann, M. (2011). The impact of climate change on the growth of tropical agroforestry tree seedlings.83(*Agroforest Syst*), 235.
- Espinal, L. S. (1985). Geografía ecológica del departamento de antioquia.38(*Revista de la Facultad Nacional de Agronomía*), 24.
- Espinal, L., & Montengro, E. (Eds.). (1963). *Formaciones vegetales de Colombia*. Colombia: Instituto Geográfico Agustín Codazzi.
- Espinal, L., & Montengro, E. (Eds.). (1977). *Formaciones vegetales de Colombia*. Colombia: Instituto Geográfico Agustín Codazzi.
- Fajardo, L., Rodríguez, J. P., González, V., & Briceño-Linares, J. M. (2013). Restoration of a degraded tropical dry forest in Macanao, venezuela.88(*Journal of Arid Environments*), 236.
- Fetcher, N., Oberbauer, S. F., Rojas, G., & Strain, B. (1987). Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical en costa rica.35(*Revista de Biología Tropical*), 97.
- Flexas, J., & Medrano, H. (2002). Drought - inhibition of photosynthesis in C3 plants: Stomatal and non-stomatal limitations revisited.89(*Annals of Botany*), 183.
- Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF), & Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. (2003). Vacíos de conservación del sistema de parques nacionales naturales de Colombia desde una perspectiva ecorregional. (pp. 36)
- Gerhardt, K. (1998). Leaf defoliation of tropical dry forest tree seedlings – implications for survival and growth.13(*Trees*), 88.
- Gratani, L., Pesoli, P., Crescente, M. F., Aichner, K., & Larcher, W. (2000). Photosynthesis as a temperature indicator in quercus ilex L.24(*Global and Planetary Change*), 153.

- Griscom, H. P., & Ashton, M. S. (2011). Restoration of dry tropical forests in central america: A review of pattern and process.261(Forest Ecology and Management), 1564.
- Griscom, H. P., Ashton, P. M. S., & Berlyn, G. P. (2005). Seedling survival and growth of native tree species in pastures: Implications for dry tropical forest rehabilitation in central panama.218(Forest Ecology and Management), 306.
- Guariguata, M., & Pinard, M. (1998). Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: Implications for natural forest management.112(Forest Ecology and Management), 87.
- Guerra, j. C., Gayoso, J., Schlatter, J., & Nespolo, R. (2005). Análisis de la biomasa de raíces en diferentes tipos de bosques. avances en la evaluación de pinus radiata en chile.26(Bosque), 5.
- Hall, J. S., Ashton, M. S., Garen, E. J., & Shibu, J. (2011). The ecology and ecosystem services of native trees: Implications for reforestation and land restoration in mesoamerica.261(Forest Ecology and Management), 1553.
- Hall, J. S., Love, B. E., Garen, E. J., Slusser, J. L., Saltonstall, K., Mathias, S., . . . Ashton, M. S. (2011). Tree plantations on farms: Evaluating growth and potential for success.261(Forest Ecology and Management), 1675.
- Hodge, G. R., Dvorak, W. S., Urueña, H., & Rosales, L. (2002). Growth, provenance effects and genetic variation of bombacopsis quinata in field test in venezuela and colombia.158(Forest Ecology and Management), 273.
- Holdridge, L. R. (Ed.). (1967). *Life zone ecology. Tropical science center*. San Jose, Costa Rica:
- Holdridge, L.R., W.C. Grenke, W.H. Hatheway, T. Liang & J.A. Tosi. 1971. Forest environments in tropical life zones, a pilot study. Pergamon Press, Oxford, 747.
- Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas - SINCHI. (2011). *Evaluación de la distribución potencial actual en colombia del cedro (cedrela odorata) y el cocobolo (dalbergia retusa)*. (Decimonovena reunión del Comité de Flora - Ginebra - Suiza, 2011 No. PC 19 Inf. 3).Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas - SINCHI.
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales - IDEAM. (2013). Boletín informativo sobre el monitoreo de los fenómenos de “el niño” y “la niña”. Retrieved mayo/02, 2013, from http://www.pronosticosyalertas.gov.co/jsp/boletin-informativo-sobre-el-monitoreo-de-los-fenomenos-de-el-nino-y-la-nina_894

- Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. (1998). *El bosque seco tropical (bs-T) en Colombia*. (). Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- International Tropical Timber Organization (Ed.). (2002). *Guidelines for the restoration, management and rehabilitation of degraded and secondary tropical forests* [ITTO guidelines for the restoration, management and rehabilitation of degraded and secondary tropical forests]
- Janzen, D. H. (1988). Management of habitat fragments in a tropical dry forest: Growth. *75(Annals of the Missouri Botanical Garden)*, 105.
- Juhrbandt, J., Leuschner, C., & Hölscher, D. (2004). The relationship between maximal stomatal conductance and leaf traits in eight southeast asian early successional tree species. *202(Forest Ecology and Management)*, 245.
- Kalacska, M., Sanchez-Azofeifa, A., Calvo-Alvarado, J., Quesada, M., Rivard, B., & Janzen, D. H. (2004). Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *200(Forest Ecology and Management)*, 227.
- Kane, M., Urueña, H., Dvorak, W., & Atehortua, C. (1993). The potential of *bombacopsis quinata* as a commercial plantation species. *56(Forest Ecology and Management)*, 99.
- Kitajima, K. (1994). Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *98(Oecologia)*, 419.
- Krause, G. H., Koroleva, O. Y., Dalling, J. W., & Winter, K. (2001). Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *24(Plant, Cell and Environment)*, 1345.
- Lamb, D., Erskine, P. D., & Parrotta, J. A. (2005). Restoration of degraded tropical forest landscapes. *310(Science)*, 1628.
- Lambers, H., Chapin III, F. S., & Pons, T. L. (2008). In Lambers H., Chapin III F. S. and Pons T. L. (Eds.), *Plant physiological ecology* (Segunda ed.) Springer.
- Larcher, W. (Ed.). (1977). *Ecofisiología vegetal*. Barcelona: Omega.
- Larcher, W. (1995). In Larcher W. (Ed.), *Physiological plant ecology* (Tercera ed.) Springer.

- Lauer, M. J., & Boyer, J. S. (1992). Internal CO₂ measured directly in leaves - Abscisic acid and low leaf water potential cause opposing effects. *98(Plant Physiology)*, 1310.
- Lawlor, D. W. (2002). Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: Stomata vs. metabolism and the role of ATP. *89(Annals of Botany)*, 871.
- Litton, C. M., Ryan, M. G., Tinker, D. B., & Knight, D. H. (2003). Belowground and aboveground biomass in young postfire lodgepole pine forests of contrasting tree density. *33(Canadian Journal of Forest Research)*, 351.
- López, J., Riaño, N., López, Y. (2001). Características fotosintéticas de cinco especies forestales. *Cenicafé 52*: 191-169.
- Marengo, R., Vieira, G., & de Goncalves, J. F. (2003). Leaf micronutrient concentrations and potential photosynthesis in *Ochroma pyramidale* established in a degraded land. *33(Acta Amazonica)*, 23.
- Ministerio de Medio Ambiente. (2000). Plan nacional forestal.
- Municipio de Olaya, A. (1999). *Esquema de ordenamiento territorial*. Unpublished manuscript.
- Murphy, P. G., & Lugo, A. E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *17(Annual Review of Ecology and Systematics)*, 67.
- Oberbauer, S. F., & Strain, B. (1984). Photosynthesis and successional status of costa rican rain forest trees. *5(Photosynthesis Research)*, 227.
- Ort, D., Oxborough, K., & Wise, R. R. (1994). Depressions of photynthesis in crops with water deficits. In N. R. Baker, & J. Bowyer (Eds.), *Photoinhibition of photosynthesis: From molecular mechanisms to the field*. (pp. 315). London: Bios Scientific Plublisher.
- Pérez Cordero, L. D., Kanninen, M., & Ugalde Arias, L. A. (2003). Stand growth scenarios for bombacopsis quinata plantations in costa rica. *174(Forest Ecology and Management)*, 345.
- Piotto, D., Viquez, E., Montagnini, F., & Kanninen, M. (2004). Pure and mixed forest plantations with native species of the dry tropics of Costa Rica: A comparison of growth and productivity. *190(Forest Ecology and Management)*, 359.
- Plath, M., Mody, K., Potvin, C., & Dorn, S. (2011). Establishment of native tropical timber trees in monoculture and mixed-species plantations: Small-scale effects

- on tree performance and insect herbivory.261(Forest Ecology and Management), 741.
- Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, A., Alvarez-Anorve, M., Stoner, K., & Avila-Cabadilla, L. (2009). Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives.258(Forest Ecology and Management), 1014.
- Saliendra, N. Z., Sperry, J. S., & Comstock, J. P. (1995). Influence of leaf water status on stomatal response to humidity, hydraulic conductance, and soil drought in *Betula occidentalis*.196(Planta), 357.
- Salisbury, F. B., & Ross, C. W. (Eds.). (1992). *Ecofisiología vegetal* (V. González Velázquez Trans.). Grupo Editorial Iberoamérica.
- Santiago, L., Kitajima, K., Wright, S., & Mulkey, S. (2004). Coordinated changes in photosynthesis, water relations and leaf nutritional traits of canopy trees along a precipitation gradient in lowland tropical forest.139(Oecologia), 495. doi:<http://dx.doi.org/10.1007/s00442-004-1542-2>
- Sobrado, M. A. (1986). Aspects of tissue water relations and seasonal changes of leaf water potential components of evergreen and deciduous species coexisting in tropical dry forests.68(Oecologia), 413.
- Suresh, H. S., Dattaraja, H. S., & Sukumar, R. (2010). Relationship between annual rainfall and tree mortality in a tropical dry forest: Results of a 19-year study at mudumalai, southern india.259(Forest Ecology and Management), 762.
- Urueña, H. (Ed.). (1999). *Ceiba roja Bombacopsis quinata (jacq.) dugand: Establecimiento y manejo de una especie tropical*. Colombia: Litoimagen.
- Valladares, F. (2004). Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Ministerio de medio ambiente, 163.
- Vázquez-Yanes, C., Batis Muñoz, A. I., Alcocer Silva, M. I., Gual Díaz, M., & Sánchez Dirzo, C. (1999). *Árboles y arbustos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación*. (No. J084).CONAMBIO -Instituto de Ecología, UNAM.
- Ward, S. E., Wightman, K. E., & Rodriguez Santiago, B. (2008). Early results from genetic trials on the growth of spanish cedar and its susceptibility to the shoot borer moth in the yucatan peninsula, mexico.255(Forest Ecology and Management), 356.

Whitmore, J. (Ed.). (1978). *Cedrela provenance trial in Puerto Rico and St Croix: Establishment phase*. Puerto Rico: Institute of Tropical Forestry, U.S.D.A. Forest Service.

Wishnie, M. H., Dent, D. H., Mariscal, E., Deago, J., Cedeno, N., Ibarra, D., . . . Ashton, P. M. S. (2007). Initial performance and reforestation potential of 24 tropical tree species planted across a precipitation gradient in the republic of panama.243(Forest Ecology and Management), 39.

ANEXOS

Anexo I. Procedimiento SAS y análisis estadísticos de cada variable monitoreada

```
PROC MIXED DATA=especies;  
  CLASS TIEMPO TTOS parcela;  
  MODEL variable=TTOS TIEMPO TTOS*TIEMPO / outpm=datos residual;  
  RANDOM parcela;  
  REPEATED TIEMPO/ SUB=individuo type=arh(1);  
  LSMEANS TTOS TIEMPO TTOS*TIEMPO / pdiff adjust=tukey cl bylevel om;  
RUN;  
proc univariate data=datos normal;  
var studentresid;  
run;
```