

VARIACIÓN ESTACIONAL EN LA ASIMILACIÓN NETA DIARIA DE CO₂ EN *Quercus magnolifolia* Née

SEASONAL VARIATION IN DAILY NET CO₂ ASSIMILATION FOR *Quercus magnolifolia* Née

Eulogio Pimienta-Barrios^{1*}, Julia Zañudo-Hernández¹, Agustín Gallegos-Rodríguez²

¹Departamento de Ecología, ²Departamento de Producción Forestal, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Ambientales, Universidad de Guadalajara. 45110. Km. 15.5. Carretera Guadalajara-Nogales. Las Agujas, Nextipac, Zapopan, Jalisco. México. (e_pimienta@hotmail.com).

RESUMEN

El proceso de fotosíntesis ha sido poco estudiado en los encinos (*Quercus*) de México, hábitats considerados centro de origen y diversificación de estos árboles. Las mediciones estacionales de fotosíntesis en especies forestales son esenciales para identificar los factores ambientales abióticos que son importantes en la regulación de este proceso. Durante el 2004 se estudió el efecto de la variación estacional en la irradiación, temperatura del aire, humedad relativa del aire y el contenido de agua en suelo en la asimilación neta diaria de CO₂ en *Quercus magnolifolia* Née. El diseño experimental fue de bloques completos al azar; los tratamientos fueron tres fechas de medición (11 de junio, 3 de septiembre y 22 de octubre) de la fotosíntesis de junio a octubre del 2004. El valor más alto de asimilación neta diaria de CO₂ fue registrado el 11 de junio, al final de la primavera y comienzo de las lluvias, y no en el verano cuando las condiciones ambientales son favorables para la fotosíntesis en plantas con metabolismo fotosintético C₃ como *Q. magnolifolia*. El mayor valor de asimilación neta diaria de CO₂ coincidió con los valores mayores de irradiación, temperatura y cuando empezaban las lluvias.

Palabras clave: fotosíntesis, humedad del suelo, irradiación, encinos.

INTRODUCCIÓN

Quercus es uno de los géneros arbóreos donde el proceso de la fotosíntesis en diferentes ecosistemas del nuevo (Ashton y Berlyn, 1994; Bassow y Bazzaz, 1998; Poulos *et al.*, 2007) y del viejo mundo (Chaves *et al.*, 2002;

ABSTRACT

The process of photosynthesis has been little studied in oaks (*Quercus*) of México, habitats considered the center of origin and diversification of oak species. The seasonal measurements of photosynthesis in forest species are important to identify abiotic environmental factors that are important in regulating this process. The effect of seasonal variation on irradiance, air temperature, relative air humidity and soil water content in daily net CO₂ uptake for *Quercus magnolifolia* Née, was studied during 2004. The experimental design was a randomized complete blocks design; treatments were three measurement dates (June 11, September 3 and October 22) of photosynthesis from June to October 2004. The highest value of daily net CO₂ uptake was recorded on June 11 at the end of spring and beginning of rains, and not in the summer when the environmental conditions are favorable for photosynthesis in plants with C₃ photosynthetic metabolism as *Q. magnolifolia*. The highest total daily net CO₂ uptake coincided with the highest values of both irradiance and temperature and when rains began.

Key words: photosynthesis, soil moisture, irradiance, oaks.

INTRODUCTION

Quercus is one of the tree genera where the process of photosynthesis in different ecosystems of the new (Ashton and Berlyn, 1994; Bassow and Bazzaz, 1998; Poulos *et al.*, 2007) and old world (Chaves *et al.*, 2002; Ogaya and Peñuelas, 2003; Leuzinger *et al.*, 2005; Vaz *et al.*, 2010) has been more studied. Oaks are strategic species to mitigate the effects of global warming, because they have high efficiency fixing atmospheric CO₂ (Bassow and Bazzaz, 1998; Catovsky and Bazzaz, 2000; Poulos *et al.*, 2007). However, in México, the

*Autor responsable ❖ Author for correspondence.

Recibido: diciembre, 2010. Aprobado: junio, 2011.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 45: 711-718. 2011.

Ogaya y Peñuelas, 2003; Leuzinger *et al.*, 2005; Vaz *et al.*, 2010) han sido más estudiados. Los encinos son especies estratégicas para mitigar los efectos del calentamiento global por su alta eficiencia en la fijación de CO₂ atmosférico (Bassow y Bazzaz, 1998; Catovsky y Bazzaz, 2000; Poulos *et al.*, 2007). Sin embargo, en México, el proceso de fotosíntesis ha sido poco estudiado en los encinos (*Quercus*) de bosques templados, aunque este es considerado el centro de origen y diversificación de los encinos del mundo (Nixon, 2002). En la literatura revisada sólo hay un estudio de Poulos *et al.* (2007) sobre fotosíntesis en encinos en México.

Por tanto, el objetivo del presente estudio fue evaluar la respuesta fotosintética de *Quercus magnolifolia* Née a la variación estacional en la irradiación, temperatura y humedad relativa del aire y el contenido de agua en el suelo en el Bosque de La Primavera, en Tala, estado de Jalisco. *Quercus magnolifolia* Née es una de las especies más abundantes del estado de Jalisco y en el Bosque La Primavera (González-Villarreal, 1986). La hipótesis fue que *Q. magnolifolia* por su metabolismo fotosintético tipo C₃, presentaría el valor más alto de ganancia carbono durante el verano, porque en este periodo del año se reduce la irradiación y la temperatura del aire, y aumenta la disponibilidad de humedad en el ambiente, condiciones que favorecen la asimilación neta de CO₂, al disminuir la fotorrespiración (Foyer *et al.*, 2009).

MATERIALES Y MÉTODOS

Este estudio se efectuó en tres fechas, el 11 de junio, 3 de septiembre y el 22 de octubre del 2004 en una población de *Q. magnolifolia* en el Bosque La Primavera en el municipio de Tala, ubicado en la parte central de Jalisco, a 20° 38' 24" N y 103° 40' 31" O, y a 1410 m de altitud. El clima es templado subhúmedo, la precipitación pluvial anual promedio es 1000 mm y la temperatura media anual es 19.5 °C. Los suelos del sitio de estudio son pedregosos, con pH ácido (5.5) y con textura franco-arenosa (SEMARNAT, 2000). La densidad de árboles de *Q. magnolifolia* es 273 árboles ha⁻¹ y el diámetro es 30 cm a la altura del pecho y alrededor de 10 m de altura.

Datos climáticos y microclimáticos

Los datos de precipitación pluvial se obtuvieron de la estación climatológica de la Comisión Federal de Electricidad

process of photosynthesis has been scarcely studied in oaks (*Quercus*) of the temperate forests, though this is considered the center of origin and diversification of oaks in the world (Nixon, 2002). In the reviewed literature, there is only the study of Poulos *et al.* (2007) on photosynthesis in oaks in México.

Therefore, the aim of this study was to evaluate the photosynthetic response of *Quercus magnolifolia* Née to the seasonal variation in irradiance, temperature and relative humidity of the air and soil water content in the Bosque La Primavera, in Tala, State of Jalisco, México. *Quercus magnolifolia* Née is one of the most abundant species of Jalisco and in the Bosque La Primavera (González-Villarreal, 1986). Because *Q. magnolifolia* shows C₃ photosynthetic metabolism, we hypothesized that the highest value of carbon gain will occur during the summer, because in this period of the year both irradiance and air temperature decrease and increase the availability of humidity in the atmosphere, conditions that favors net CO₂ uptake as photorespiration decreases (Foyer *et al.*, 2009).

MATERIALS AND METHODS

This study was conducted in three dates, June 11, September 3, and October 22, 2004 in a population of *Q. magnolifolia* in the Bosque La Primavera in the Tala municipality, located at the central part of the State of Jalisco, at 20° 38' 24" N and 103° 40' 31" W, and 1410 m above sea level. Climate is temperate sub-humid, with a mean annual precipitation of 1000 mm and a mean annual temperature of 19.5 °C. In the study site soils are stony, with acid pH (5.5) and sandy-loam texture (SEMARNAT, 2000). The tree density of *Q. magnolifolia* is 273 trees ha⁻¹ and a diameter of 30 cm at breast height and about 10 m high.

Climatic and microclimatic data

The data of rainfall were obtained from the meteorological station of the Federal Electricity Commission established in the Bosque La Primavera located 16 km from the study site. On the dates when the photosynthesis measurements were made, the following microclimatic variables were recorded: 1) photosynthetic photon flux (PPF, wavelengths from 400 to 700 nm), recorded hourly from sunrise to sunset, with a quantum sensor (LI-COR, Lincoln, NE, USA); with these values a daytime area of PPF was obtained, which starts from sunrise to sunset and with the use of integrals, the daily PPF value was calculated; 2)

establecida en el Bosque La Primavera localizada a 16 km del sitio de estudio. En las fechas de las mediciones de fotosíntesis se registraron las siguientes variables microclimáticas: 1) flujo de fotones para fotosíntesis (FFF, longitudes de onda 400 a 700 nm) registrado cada hora desde la salida hasta la puesta del sol, con un sensor cuántico (LI-COR, Lincoln, NE, USA); con estos valores se obtuvo un área diurna de FFF que empieza desde la salida hasta la puesta del sol y con integrales se calculó el valor diario de FFF; 2) temperatura del aire y la humedad relativa cada hora usando un medidor digital (RadioShack, Los Ángeles, CA, USA); 3) contenido de agua en el suelo determinado en 10 muestras de suelo de 50 g, recolectadas al azar entre 15 y 20 cm de profundidad; las muestras fueron secadas 72 h en una estufa a 105 °C hasta obtener peso contante (Torres, 1984).

Mediciones de fotosíntesis

Las tasas instantáneas de asimilación de CO₂ se registraron cada 2 h desde la salida hasta la puesta del sol con un sistema portátil para medir fotosíntesis (LI-COR LI-6200), en seis hojas maduras de *Q. magnoliifolia* en diferentes rangos de FFF: 1-500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; 1000-2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; >2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Estas mediciones se hicieron el 11 de junio, 3 de septiembre y 22 de octubre del 2004. Los valores de asimilación neta diaria de CO₂ se obtuvieron al calcular con integrales el área de valores positivos de asimilación (tasas de asimilación instantánea arriba de cero). A estos se restó 15 %, que representa el promedio de pérdida de carbono durante la noche a través de la respiración oscura (Salisbury y Ross, 1992) para obtener la asimilación neta diaria de carbono en 24 h.

Análisis estadístico

El diseño experimental fue de bloques completos al azar y los tratamientos fueron las diferentes fechas de medición de fotosíntesis. Los datos se analizaron con un análisis de varianza (Zar, 1999), usando SAS (SAS Institute, 2004). Los promedios fueron separados por la prueba de diferencia mínima significativa (DMS) (Little y Hill, 1975). El modelo estadístico fue: $Y_{ijk} = \mu + B_c + F_j + E_{ijk}$.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En 2004 los mayores valores de FFF total diario ($62 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) se observaron el 11 de junio; seguido por $40 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ el 22 de octubre y $36 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ el 3 de septiembre. En junio la temperatura promedio diurna del aire fue más alta (28 °C), y menor en octubre (25 °C) y septiembre (24 °C).

air temperature and relative humidity were recorded every hour using a digital meter (RadioShack, Los Angeles, CA, USA); 3) water content in soil, which was determined in 10 soil samples of 50 g, randomly collected between 15 and 20 cm deep; the samples were dried 72 h in an oven at 105 °C when a constant weight was obtained (Torres, 1984).

Measurements of photosynthesis

The instantaneous rates of CO₂ uptake were recorded every 2 h from sunrise to sunset with a portable system for measuring photosynthesis (LI-COR LI-6200), in six mature leaves of *Q. magnoliifolia* in different ranges of PPF: 1-500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; 1000-2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; >2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. These measurements were made on June 11, September 3, and October 22, 2004. The daily net CO₂ uptake values were obtained by calculating with integrals the area of positive assimilation values (instantaneous rates of CO₂ uptake above zero). To these 15 % was subtracted, which represents the average loss of carbon during the night through dark respiration (Salisbury and Ross, 1992) to obtain the daily net carbon uptake in 24 h.

Statistical analysis

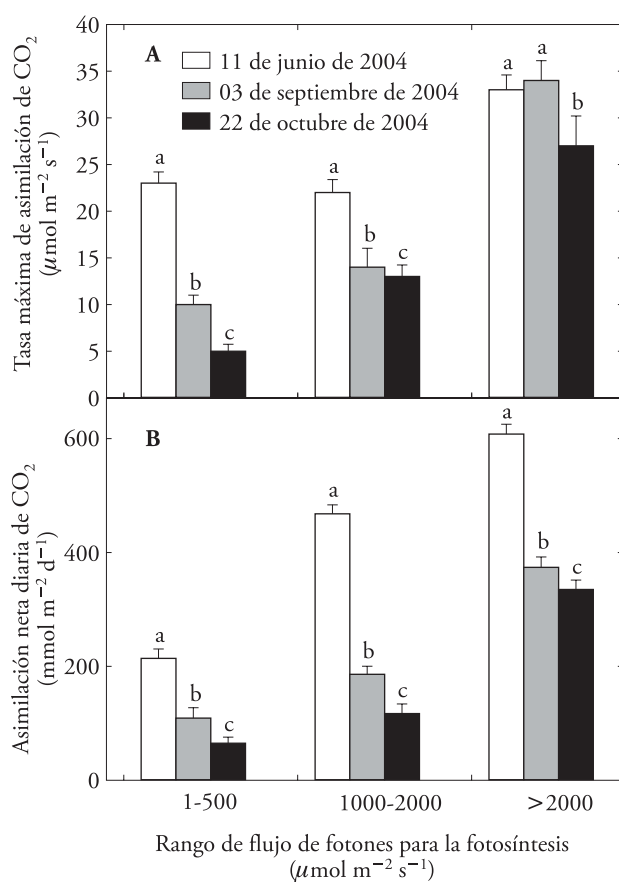
The experimental design was a randomized complete block in which treatments were different dates of measurement of photosynthesis. The data were analyzed using analysis of variance (Zar, 1999), using SAS (SAS Institute, 2004). Means were separated by the test least significant difference (LSD) (Little and Hill, 1975). The following statistical model was used: $Y_{ijk} = \mu + B_c + F_j + E_{ijk}$.

RESULTS AND DISCUSSION

In 2004 the highest values of total daily PPF ($62 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) were observed on June 11; followed by $40 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ on October 22 and $36 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ on September 3. In June the highest average daytime temperature of air was recorded (28 °C) and lower in October (25 °C) and September (24 °C). The percentage of the average daytime relative humidity of air was higher in September (66 %) and lowest in June (51 %) and October (52 %). The soil water content was higher in September (33 %) than in June (20 %) and October (15 %). In 2004 the rainy season began in May and ended in December and the total rainfall was 1090 mm. The rainfall began in May and was 26 mm; in June

El porcentaje de humedad relativa promedio diurna del aire fue mayor en septiembre (66 %) y menor en junio (51 %) y octubre (52 %). El contenido de agua del suelo fue mayor en septiembre (33 %) que en junio (20 %) y octubre (15 %). En 2004 el periodo de lluvias empezó en mayo y terminó en diciembre y la precipitación pluvial total fue 1090 mm. En mayo la precipitación pluvial fue 26 mm; en junio aumentó notablemente y fue la más alta (312 mm), seguida por 221 mm en agosto, 242 mm en septiembre, 206 mm en julio y 15 mm en octubre.

Contrario a la hipótesis, en *Q. magnolifolia* los valores más altos de asimilación neta diaria de CO₂ se registraron al empezar junio en los tres rangos de FFF después de que la sequía fue interrumpida por las lluvias, y no en septiembre cuando las condiciones ambientales son más favorables para la fotosíntesis en plantas con metabolismo fotosintético C₃ como *Q. magnolifolia* (Figura 1B). En septiembre aumenta la humedad y decrece la temperatura y la irradiación, condiciones que favorecen la asimilación neta de CO₂ en plantas con metabolismo fotosintético C₃, porque disminuye la fotorrespiración



increased markedly and was the highest (312 mm), followed by 221 mm in August, in September 242 mm, 206 mm in July and 15 mm in October.

Contrary to the hypothesis, in *Q. magnolifolia* the highest values of daily net CO₂ uptake were recorded at the beginning of June in the three ranges of PPF, after drought was interrupted by rainfall, and not in September when the environmental conditions are most favorable for photosynthesis in plants with C₃ photosynthetic metabolism as *Q. magnolifolia* (Figure 1B). In September the air humidity increases and temperature and irradiance decreases, conditions that favor net CO₂ assimilation in plants with C₃ photosynthetic metabolism, as it reduces photorespiration (Salisbury and Ross, 1992; Larcher, 2003). However, in this month the highest value of photosynthesis for *Q. magnolifolia* was not recorded.

The highest values of maximum CO₂ uptake were observed in June and September in the range of PPF > 2000 µmol m⁻² s⁻¹, and these were statistically higher than the value observed in October (Figure 1A). The lowest values of daily carbon gain and maximum CO₂ uptake in all three irradiance environments were observed in October, when rainfall has finished and start the increase the PPF, and starts the dry period (Figure 1B).

Photosynthetic recovery observed in June in *Q. magnolifolia* is similar to that reported in *Quercus ilex* L. and *Q. subversive* L. in a Mediterranean environment; this significantly augments shortly after the onset of the rains (Vaz *et al.*, 2010). In this study

Figura 1. Variación en las tasas máximas de asimilación instantánea de CO₂ (A) y de asimilación neta diaria de CO₂ (B) en respuesta a diferentes rangos de flujo de fotones para la fotosíntesis (FFF) en hojas de *Q. magnolifolia* al empezar el verano, durante el verano y al principiar el otoño en el Bosque La Primavera, Tala, Jalisco, México (n=6 hojas, por rango de FFF). Medias con letras diferentes en una columna dentro de cada fecha son diferentes (p≤0.05).

Figure 1. Variation in the maximum instantaneous rates of CO₂ (A) uptake and daily net CO₂ (B) uptake in response to different ranges of photosynthetic photon flux (PPF) in leaves of *Q. magnolifolia* at the beginning of summer, during summer and at the beginning of fall in the Bosque La Primavera, Tala, Jalisco, México (n=6 leaves, per range of PPF). Means with different letter in a column within each date are different (p≤0.05).

(Salisbury y Ross, 1992; Larcher, 2003). Sin embargo, en este mes no se registró el valor mayor de fotosíntesis para *Q. magnolifolia*.

Los mayores valores de asimilación máxima de CO₂ se registraron en junio y septiembre en el rango de FFF > 2000 μmol m⁻² s⁻¹, y estos fueron superiores estadísticamente al valor observado en octubre (Figura 1A). Los valores más bajos de ganancia diaria de carbono y de asimilación máxima de CO₂ en los tres ambientes luminosos se observaron en octubre, cuando han finalizado las lluvias y empieza el incremento en el FFF, e inicia el periodo seco (Figura 1B).

La recuperación fotosintética observada en junio en *Q. magnolifolia* es similar a la reportada en *Quercus ilex* L. y *Q. subers* L. en un ambiente mediterráneo; esta aumenta notablemente poco después del inicio de las lluvias (Vaz *et al.*, 2010). En el presente estudio se sugiere que el aumento de fotosíntesis en *Q. magnolifolia* registrado en junio se atribuye a dos causas. Una se puede imputar al crecimiento vegetativo que ocurre en los encinos del Bosque La Primavera en mayo y junio (Gallegos *et al.*, 1997), y la otra a la formación de raíces finas (≤ 2 mm) que ocurre en *Q. magnolifolia* al empezar las lluvias, como sucede en especies forestales que crecen en bosques secos tropicales (Kavanagh y Kellman, 1992).

Las plantas tienen dos procesos fundamentales para su funcionamiento: uno es la fuente y el otro sumidero. La fuente es donde se realiza la fotosíntesis, mientras que el sumidero es regularmente un órgano en desarrollo donde se asimila o almacenan los carbohidratos producidos en la fotosíntesis (Lambers *et al.*, 1998). Por tanto, es frecuente que el crecimiento vegetativo y de raíces (sumideros) estimulen la fotosíntesis (fuente) en especies con metabolismo fotosintético C₃ y C₄ (Gifford y Evans, 1981; Arp, 1991; Muller, 2011). Green y Clothier (1995) mencionan que la recuperación fotosintética en respuesta a las lluvias está relacionada con la formación de raíces finas, ya que estas son sumideros importantes de carbohidratos y regularmente una parte importante del carbono fijado por la fotosíntesis se destina a la producción y mantenimiento de las raíces nuevas (Pregitzer, 1995).

La luz tiene una función importante en la regulación de la fotosíntesis en *Q. magnolifolia*, ya que el valor más alto de fotosíntesis ocurrió en junio cuando se registró el valor más alto de FFF (62 mol m⁻² d⁻¹) y el menor en septiembre cuando

it is suggested that the increase of photosynthesis in *Q. magnolifolia* recorded in June is attributed to two causes. One may be attributed to vegetative growth, which occurs in the oaks of the Bosque La Primavera in May and June (Gallegos *et al.*, 1997), and the other to the formation of fine roots (≤ 2 mm) that happen in *Q. magnolifolia* when the rains began, as is in forest species that grow in tropical dry forests (Kavanagh and Kellman, 1992).

Plants have two main processes for its functioning: one is called the source and the other sink. The source is where photosynthesis takes place, while the sink is usually a developing organ in which carbohydrates produced in photosynthesis are assimilated or stored (Lambers *et al.*, 1998). Therefore, it is frequent that the vegetative growth and roots (sinks) stimulate photosynthesis (source) in species with C₃ and C₄ photosynthetic metabolism (Gifford and Evans, 1981; Arp, 1991; Muller, 2011). Green and Clothier (1995) point out that the photosynthetic recovery in response to rainfall is related to the formation of fine roots, as these are important sinks of carbohydrates and regularly an important part of the carbon fixed by photosynthesis is assigned to the production and maintenance of new roots (Pregitzer, 1995).

Light plays an important role in regulating photosynthesis in *Q. magnolifolia*, since the highest value of photosynthesis occurred in June when the PPF highest value (62 mol m⁻² d⁻¹) was recorded and the lowest in September when irradiance is reduced 58 % (36 mol m⁻² d⁻¹). Moreover, by evaluating the photosynthetic response of leaves exposed to different ranges of PPF it was found that the maximum rates of CO₂ assimilation and daily carbon gain were observed in leaves exposed to higher levels of irradiance. The effect of light is supported by the correlation analysis between the instantaneous rates of net CO₂ uptake with the irradiance, which showed significant positive relationship (r² = 0.72; p ≤ 0.05; Figure 2).

Regularly maximum photosynthetic rates are lower in trees than in annual herbaceous species (Warren and Adams, 2004). The maximum rates of photosynthesis recorded in *Q. magnolifolia* are higher than those reported in annual herbaceous plants (Warren and Adams, 2004), in trees of tropical rain forests (Mulkey *et al.*, 1996) and of temperate regions (Larcher, 2003), and also in different species of oak as *Quercus rubra* L. (Bassow and Bazzaz, 1998), *Q.*

se redujo la irradiación 58 % ($36 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Además, al evaluar la respuesta fotosintética de las hojas expuestas a diferentes rangos de FFF se encontró que las tasas máximas de asimilación de CO_2 y de ganancia diaria de carbono se observaron en las hojas expuestas a los mayores niveles de irradiación. El efecto de la luz se refuerza por el análisis de correlación entre las tasas instantáneas de asimilación neta de CO_2 con la irradiación, que mostró relación positiva significativa ($r^2 = 0.72$; $p \leq 0.05$; Figura 2).

Regularmente las tasas máximas de fotosíntesis son menores en árboles que en especies herbáceas anuales (Warren y Adams, 2004). Las tasas máximas de fotosíntesis registradas en *Q. magnolifolia* son superiores a las reportadas en plantas herbáceas anuales (Warren y Adams, 2004), en árboles de selvas tropicales lluviosas (Mulkey *et al.*, 1996) y de regiones templadas (Larcher, 2003), y también en diferentes especies de encinos como *Quercus rubra* L. (Bassow y Bazzaz, 1998), *Q. petraea* (Matt.) Liebl (Leuzinger *et al.*, 2005), *Q. ilex* (Gratani *et al.*, 2000; Ogaya y Peñuelas, 2003) y en *Q. laceys* Small y *Q. sideroxylla*, Humb. & Bonpl (Poulos *et al.*, 2007).

La mayoría de los estudios en fotosíntesis en plantas C_3 y C_4 se basan en el registro de tasas instantáneas de asimilación de CO_2 . Hay pocos informes de valores de diarios de asimilación neta diaria en 24 h en árboles deciduos y siempreverdes (Zotz y Winter, 1996), como se reporta en el presente estudio. Estos datos son valiosos para estimar la ganancia diaria y anual de carbono, más que la tasa instantánea de asimilación de CO_2 (Nobel, 1991), y son útiles para valorar la contribución de las especies forestales al ciclo de carbono (Bassow y Bazzaz, 1998). Los valores de ganancia diaria neta de CO_2 y las tasas máximas de asimilación neta de CO_2 registrados en *Q. magnolifolia* son cercanos a los valores reportados en especies herbáceas anuales y perennes con metabolismos fotosintéticos C_3 , C_4 y MAC que presentan las tasas más altas de fotosíntesis (Nobel, 1991).

En la mayoría de las hojas expuestas a los menores niveles de irradiación ($< 500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) se observaron bajas tasas de fotosíntesis menores a $7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Sin embargo, en algunas de estas, las tasas instantáneas de asimilación de CO_2 fueron más altas y oscilaron entre 8 y $15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, reflejando así plasticidad fotosintética a la luz, similar en hojas sombreadas de *Spondias purpurea* L. (Pimenta-

petraea (Matt.) Liebl (Leuzinger *et al.*, 2005); *Q. ilex* (Gratani *et al.*, 2000; Ogaya and Peñuelas, 2003) and in *Q. laceys* Small and *Q. sideroxylla*, Humb. & Bonpl (Poulos *et al.*, 2007).

Most studies on photosynthesis in C_3 and C_4 plants are based on the measurement of instantaneous rates of assimilation of CO_2 . There are few reports of values of daily net uptake in 24 h in both evergreen and deciduous trees (Zotz and Winter, 1996), as reported in this study. These data are valuable for estimating daily and annual carbon gain, rather than the instantaneous rates of CO_2 uptake (Nobel, 1991), and are important to assess the contribution of forest species to the carbon cycle (Bassow and Bazzaz, 1998). The values of daily net CO_2 gain and maximum rates of net CO_2 uptake recorded in *Q. magnolifolia* are close to the values reported in annual and perennial herbaceous plants with C_3 , C_4 and CAM photosynthetic metabolism that have highest rates of photosynthesis (Nobel, 1991).

In most of the leaves exposed to the lowest levels of PPF irradiance ($< 500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), low rates of photosynthesis under $7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ were observed. However, in some of these, the instantaneous rates of

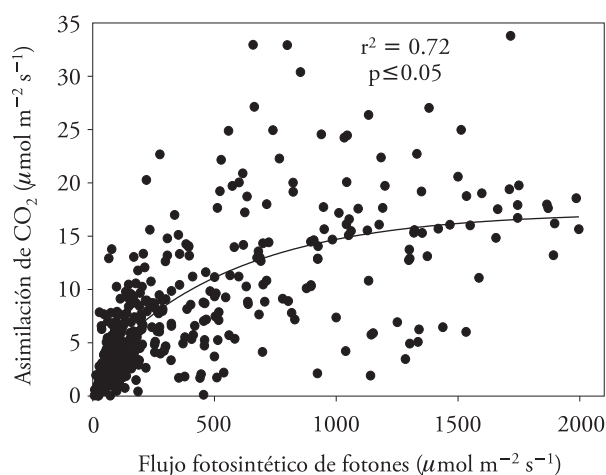


Figura 2. Diagrama de dispersión de las tasas instantáneas de asimilación de CO_2 para *Q. magnolifolia* y el flujo fotosintético de fotones el 11 de junio, 3 de septiembre y 22 de octubre del 2004, en el Bosque La Primavera, Tala, Jalisco, México ($n = 576$).

Figure 2. Scatter plot of instantaneous rates of CO_2 uptake for *Q. magnolifolia* and photosynthetic photon flux on June 11, September 3 and October 22, 2004, in Bosque La Primavera, Tala, Jalisco, México ($n = 576$).

Barrios y Ramírez-Hernández, 2003). Las tasas de fotosíntesis se redujeron en el intervalo de luz de 1500 a 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, y estos niveles de luz regularmente causan foto-inhibición en hojas de encino y como consecuencia disminuye la fotosíntesis neta (Quero *et al.*, 2006).

CONCLUSIONES

Contrario a la hipótesis propuesta, el valor más alto de asimilación neta diaria de CO₂ en *Quercus magnolifolia* sucedió en junio cuando se registró la temperatura más alta y el mayor valor de irradiación en las tres fechas de medición, y no en septiembre cuando las condiciones ambientales fueron propicias para la fotosíntesis en plantas con metabolismo fotosintético C₃ como *Quercus magnolifolia*. La luz es un factor ambiental importante en la regulación de la fotosíntesis en *Quercus magnolifolia*, ya que los valores superiores de fotosíntesis y de irradiación se registraron en junio, cuando también se registró el valor más alto de luminosidad, mientras que los valores más bajos para ambas variables se observaron en septiembre. *Quercus magnolifolia* fue más eficiente en la captura de carbono que la mayoría de las especies de encino en las que se ha medido fotosíntesis. Por tanto, esta especie puede beneficiar el ambiente debido a su alta capacidad para secuestrar CO₂ atmosférico, el principal gas de efecto invernadero.

LITERATURA CITADA

- Arp, J. W. 1991. Effects of source-sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO₂. *Plant Cell and Environ.* 14(8): 869-875.
- Ashton P. M. S., and G. P. Berlyn. 1994. A comparison of leaf physiology and anatomy of *Quercus* (section Erythrobalanus-Fagaceae) species in different light environments. *Am. J. Bot.* 81(5): 589-597.
- Bassow, S. L., and F. A. Bazzaz. 1998. How environmental conditions affect canopy leaf-level photosynthesis in four deciduous tree species. *Ecology* 79: 2660-2675.
- Catovsky, S., and F. A. Bazzaz. 2000. Contributions of coniferous and broad-leaved species to temperate forest carbon uptake: a bottom-up approach. *Can. J. For. Res.* 30: 100-111.
- Chaves, M. M., J. S. Pereira, J. Marocco, M. L. Rodrigues, C. P. P. Ricardo, M. L. Osório, I. Carvalho, T. Faria, and C. Pinheiro. 2002. How plants cope with water stress in the field?. photosynthesis and growth. *Ann. Bot.* 89(7): 907-916.
- Foyer, C. H., A. J. Bloomld, G. Queval, and G. Noctor. 2009. Photorespiratory metabolism: genes, mutants, energetics, and redox signaling. *Ann. Rev. Plant Biol.* 60: 455-484.

CO₂ assimilation were higher and oscillated between 8 and 15 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, thus showing photosynthetic plasticity to irradiance, similar in that in shaded leaves of *Spondias purpurea* L. (Pimienta-Barrios and Ramírez-Hernández, 2003). The photosynthesis rates were reduced in the light range from 1500 to 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, and these light levels regularly cause photoinhibition in leaves of oak and consequently net photosynthesis decreases (Quero *et al.*, 2006).

CONCLUSIONS

Contrary to the proposed hypothesis, the highest daily net CO₂ uptake in *Quercus magnolifolia* occurred in June when were observed the highest values of temperature and irradiance in the three measurement dates, and not in September when environmental conditions were favorable for photosynthesis in plants with C₃ photosynthetic metabolism as *Quercus magnolifolia*. Light is an important environmental factor in the regulation of photosynthesis in *Quercus magnolifolia*, because the higher values of photosynthesis and irradiance were recorded in June, while the lowest values for both variables were observed in September. *Quercus magnolifolia* was more efficient in carbon sequestration than most oak species in which photosynthesis was measured. Therefore, this species can benefit environment due to its high capacity to sequester atmospheric CO₂, the main greenhouse gas.

—End of the English version—



- Gallegos, A., R. Villavicencio, G. R. Schutz, and B. Müller-Using. 1997. Wachstum von *Pinus oocarpa*, *Quercus resinosa* und *Clethra rosei* in Abhängigkeit von Relief parametern in West mexiko. *Forstarchiv* 68: 262-69.
- Gifford, R. M., and L. T. Evans. 1981. Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32: 485-509.
- González-Villarreal, L. M. 1986. Contribución al Conocimiento del Genero *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de Jalisco. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, México. 240 p.
- Gratani, L., M. J. Crescente, and M. Petruzzi. 2000. Relationship between leaf life-span and photosynthetic activity of *Quercus ilex* in polluted urban areas (Rome). *Environ. Poll.* 110: 19-28.
- Green, S. R., and B. E. Clothier. 1995. Root water uptake by kiwifruit vines following partial wetting of the root zone. *Plant and Soil* 173(2): 317-328

- Kavanagh, T., and M. Kellman, 1992. Seasonal pattern of fine root proliferation in a tropical dry forest. *Biotropica* 24 (2a): 157-165.
- Lambers, H., F. S. Chapin III, and N. T. J. Pons. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer, New York. 540 p.
- Larcher, W. 2003. *Physiological Plant Ecology*. Springer, Heidelberg. 513 p.
- Little, T. M., and J. F. Hill. 1975. *Statistical Methods in Agricultural Research*. University of California Press. Davis, California, USA. 270 p.
- Leuzinger, S., G. Zotz, R. Asshoff, and C. Körner. 2005. Responses of deciduous forest trees to severe drought in Central Europe. *Tree Physiol.* 25(6): 641-650.
- Mulkey, S. S., R. L. Chazdon, and A. P. Smith. 1996. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, New York. 675 p.
- Muller, B., F. Pantin, H. Génard, O. Turc, S. Freixas, M. Piques, and I. Gibon. 2011. Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationship between C and growth in sink organs. *J. Exp. Bot.* 52 (6): 1715-1729.
- Nixon, C. K. 2002. The oak (*Quercus*) of California and adjacent regions. USDA Forest Serv. Gen. Tech Rep. PSW-GTR-154. 20 p.
- Nobel, P. S. 1991. Achievable productivities of certain CAM plants: basis for high values compared with C₃ and C₄ plants. *New Phytol.* 119: 183-205.
- Ogaya, R., and J. Peñuelas. 2003. Comparative seasonal gas exchange and chlorophyll fluorescence of two dominant woody species in a Holm Oak Forest. *Flora* 198(2): 132-141.
- Pimienta-Barrios, E., and B. C. Ramírez-Hernández. 2003. Phenology, growth and physiological response to light for ciruela mexicana (*Spondias purpurea* L.). *Econ. Bot.* 57(4): 481-490.
- Poulos, M. H., V. M. Goodale, and G. P. Berlyn. 2007. Drought response of two Mexican oak species *Quercus lacey* and *Q. sideroxylla* (Fagaceae), in relation to elevation position. *Am. J. Bot.* 94(5): 809-818.
- Pregitzer, K. S., D. R. Zak, P. S. Curtis, M. E. Kubiske, J. A. Teeri, and C. S. Vogel. 1995. Atmospheric CO₂, soil nitrogen and turnover of fine roots. *New Phytol.* 129: 579-585.
- Quero, J. L., R. Villar, T. Marañón, and R. Zamora. 2006. Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses. *New Phytol.* 170: 819-833.
- Salisbury, F., and C. Ross. 1992. *Plant Physiology*. 4 th. Edn. Belmont, CA. Wadsworth. 422 p.
- SAS Institute, Inc. 2004. *SAS/STAT* 91 User's. Guide US*. Cary, North Carolina: SAS Institute Inc. 5121 p.
- SEMARNAT. 2000. Programa de Manejo Área de Protección de Flora y Fauna La Primavera. Subdirección. General de Conservación y Manejo de Áreas Naturales Protegidas. CONANP. México. 132 p.
- Torres, R. E. 1984. *Manual de Conservación de Suelos Agrícolas*. Diana, México D.F. 180 p.
- Vaz, M., J. S. Pereira, L. C. Gazarini, T. S. David, J. S. David, A. Rodrigues, J. Maroco, and M. M. Chaves. 2010. Drought-induced photosynthetic inhibition and autumn recovery in two Mediterranean oak species (*Quercus ilex* and *Quercus suber*). *Tree Physiol.* 30(8): 946-956.
- Warren, C. R., and M. Adams. 2004. Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis. *Trends in Plant Sci.* 9(6): 270-274.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4 th. Ed. Prentice Hall, New Jersey. 663 p.
- Zotz, G., and K. Winter. 1996. Diel patterns of CO₂ exchange in rainforest canopy plants. *In: Mulkey, S. S., R. L. Chazdon, and A. P. Smith (eds). Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, New York. pp: 89-113.