

**Centro de Investigación Científica y de Educación  
Superior de Ensenada, Baja California**



---

**Maestría en Ciencias  
Ciencias de la Vida  
con orientación en Biología Ambiental**

---

**Determinación de los ritmos circadianos del potencial hídrico y  
conductancia estomática en especies del chaparral y en *Vitis  
vinifera* Vitaceae**

Tesis  
para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de  
Maestro en Ciencias

Presenta:

Biol. Ramiro Santos Cobos

Ensenada, Baja California, México  
2018

Tesis defendida por  
**Ramiro Santos Cobos**

y aprobada por el siguiente Comité

---

**Dr. Rodrigo Méndez Alonzo**  
Director de tesis

Miembros del comité  
**Dr. Stephen Holmes Bullock Runquist**

**Dr. José Luis Pruneda Paz**

**Dr. Marco Antonio Panduro Mendoza**



---

**Dra. Clara Elizabeth Galindo Sánchez**  
Coordinador del Posgrado en Ciencias de la Vida

---

**Dra. Rufina Hernández Martínez**  
Directora de Estudios de Posgrado

*Ramiro Santos Cobos © 2018*

*Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra sin el permiso formal y explícito del autor y director de la tesis.*

Resumen de la tesis que presenta **Ramiro Santos Cobos** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en de la Vida con orientación en Biología Ambiental.

**Determinación de los ritmos circadianos del potencial hídrico y conductancia estomática en especies del chaparral y en *Vitis vinifera* Vitaceae**

Resumen aprobado por:

---

**Dr. Rodrigo Méndez Alonzo**  
**Director de tesis**

Los ritmos biológicos son las oscilaciones periódicas de procesos importantes en el funcionamiento de los seres vivos que les permiten estar en sincronía con el ambiente. Dentro de éstos, los ritmos circadianos tienen una frecuencia cercana a 24 horas, independientemente de la temperatura y otras variables externas. Éstos ritmos son prácticamente ubicuos y, dada su relación con la aclimatación de los individuos, se esperaría también que la regulación del transporte hidráulico siguiera este tipo de patrón temporal. Sin embargo, debido a la dificultad de medición de características hidráulicas en plantas tales como la transpiración y el potencial hídrico, no se han podido caracterizar sus posibles ciclos circadianos, particularmente en campo. Determinar la periodicidad de estas características es importante para la planeación de calendarios de irrigación en agricultura y para entender las estrategias fisiológicas para confrontar la sequía. En esta tesis se analizó la periodicidad circadiana de la conductancia estomática ( $g_s$ ) y del potencial hídrico ( $\Psi$ ) en dos especies de chaparral (*Malosma laurina* Nutt. ex Abrams Anacardiaceae y *Xylococcus bicolor* Nutt. Ericaceae) y en la vid (*Vitis vinifera* L. Vitaceae). Las mediciones de ambos parámetros fueron realizadas en períodos de 72 horas en tres temporadas del año y se asociaron con mediciones micrometeorológicas obtenidas a partir de dos estaciones de covariación turbulenta. Se analizó la periodicidad de ambas variables fisiológicas por tres métodos: periodograma de Enright, método de Fourier modificado, y transformada rápida de Fourier basada en mínimos cuadrados no lineales. En general,  $g_s$  y  $\Psi$  presentaron una variación cíclica cercana a 24 horas, donde los máximos de  $g_s$  ocurrieron a medio día y los mínimos en las horas de oscuridad, mientras que para  $\Psi$  los máximos y mínimos ocurrieron de forma inversa; excepto en  $g_s$  en dos temporadas para *X. bicolor*. La fase de  $\Psi$  difirió tanto por especie, método y temporada, situándose tanto cercana a la media noche, la madrugada, o después del atardecer. Para  $g_s$  y  $\Psi$  la amplitud fue menor durante invierno. La variación circadiana de  $\Psi$  y  $g_s$  fue explicada en la mayoría de los casos por la densidad del flujo de fotones fotosintéticamente activos (PPFD) con valores de  $R^2$  superiores a 0.7 en pruebas de correlaciones univariadas y múltiples; excepto en  $g_s$  de *X. bicolor* en verano y primavera, que no se correlacionaron con ninguna de las variables ambientales medidas en este estudio. Solamente  $\Psi$  de *X. bicolor* se explica tanto por la temperatura ambiental como por el contenido de agua en el suelo.

**Palabras clave:** Ecosistema mediterráneo, fisiología vegetal, hidráulica de plantas, ritmo biológico.

Abstract of the thesis presented by **Ramiro Santos Cobos** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Life Sciences with orientation in Environmental Biology

**Determination of the circadian rhythm of water potential and stomatic conductance in chaparral species and in *Vitis vinifera***

Abstract approved by:

---

**Dr. Rodrigo Méndez Alonzo**  
Thesis Director

Biological rhythms are periodic oscillations of critical processes that determine the functioning of living beings, enabling their synchronization with the external environment. Circadian rhythms have a marked 24-hr period, independent of the surrounding temperature and other external conditions. Circadian rhythms are practically ubiquitous, and given their relation with individual acclimation, it can be expected that the regulation of water transport in plants is also concordant with this temporal pattern. However, due to the inherent difficulty of quantifying hydraulic traits in plants, such as transpiration and water potential, there have been limited efforts to determine circadian cycles of these traits in the field. Determining how plants regulate their water relationships on a daily basis is important for irrigation scheduling and for understanding species strategies to confront drought. In this thesis, I analyzed the circadian periodicity of stomatal conductance ( $g_s$ ) and water potential ( $\Psi$ ) in two species of chaparral vegetation (*Malosma laurina* Nutt. ex Abrams, Anacardiaceae, and *Xylococcus bicolor* Nutt., Ericaceae) and in the grapevine (*Vitis vinifera* L., Vitaceae). The measurements of both parameters were performed during periods of 72 hours in three seasons of the year, and were associated with micrometeorological measurements derived from two micrometeorological towers. To analyze the periodicity of each variable, three methods were employed: Enright periodogram, modified Fourier analysis and the least-squares non-linear Fourier transformation. In general,  $g_s$  and  $\Psi$  showed a cyclic variation corresponding to 24 hr, with maximum values of  $g_s$  close to midday and minimum values during the night; this pattern was inverted for  $\Psi$ ; *X. bicolor* was an exception to these patterns during two seasons. The phase of  $\Psi$  varied by species, method and season, usually being close to midnight, but in the other cases occurred at predawn or at sunset.  $g_s$  and  $\Psi$  showed reduced amplitude during winter. The environmental factor that best explained the circadian variability of  $\Psi$  and  $g_s$  was photosynthetic photon flux density (PPFD) with values of  $R^2$  above 0.7 in both simple and multiple correlations, however,  $g_s$  of *X. bicolor* during summer did not correlate with any environmental variable. Also,  $\Psi$  of *X. bicolor* was significantly associated with air temperature and soil water content.

**Key words:** Biological rhythm, mediterranean ecosystem, plant hydraulics, plant physiology.

## **Dedicatoria**

---

A mi familia, a quien le debo lo que tengo y lo que soy.

## Agradecimientos

---

A CONACYT por el apoyo económico brindado durante este periodo mediante la beca 613766.

A CICESE, al posgrado en Ciencias de la Vida y al departamento de biología de la conservación por aceptarme en la institución para seguirme desarrollando académica y profesionalmente (16294071).

Al proyecto interno “Ecofisiología y ecología funcional de plantas de ambientes estresados” (681117).

Al proyecto FONSEC CONACYT INEGI: “Evaluación del estrés hídrico en cultivo de climas semiáridos a partir de imagen multiespectral y térmica validada por muestreo ecofisiológico” (278755)

A mi familia porque a ellos les debo todo.

Al Dr. Rodrigo Méndez por aceptarme en su grupo de trabajo, y por todo lo implicado en la realización de este trabajo.

Al Dr. Stephen Bullock por sus comentarios, revisiones y consejos en todo el proceso.

Al Dr. Marco Panduro y al Dr. José Pruneda por su participación, sus comentarios y revisiones.

Le agradezco a Eulogio López por toda su ayuda, por ayudarme durante las salidas de campo, sus preguntas y consejos.

A Teresa Ibarra por su amistad sonoreense, su compañía, y su ayuda en las salidas de campo.

A Samantha Díaz, Anaid Rodriguez, Arlette Pacheco, David Ceseña, Yadira Romero, Estefanía Murillo, Luis Tellechea, y Rodrigo Bustamante por su ayuda durante las salidas de campo, sin la cual no las podría haber realizado.

A Natalia Badán por permitirnos realizar todo lo implicado del trabajo de campo en el Mogor.

A Monte Xanic, Leobardo Flores, y Ángel Carlos por facilitarnos la estancia y trabajo en el viñedo.

A Elizabeth Aviles Becerril por su ayuda en las correcciones de formato de este trabajo

A mis amigos y a mis compañeros de maestría por estar presentes.

## Tabla de contenido

---

|  | Página    |
|--|-----------|
| Resumen en español.....  | ii        |
| Resumen en inglés.....   | iii       |
| Dedicatorias.....  | iv        |
| Agradecimientos.....   | v         |
| Lista de figuras.....  | viii      |
| Lista de tablas.....   | xiv       |
| <br>   |           |
| <b>Capítulo 1. Introducción</b>  | <b>1</b>  |
| 1.1 Antecedentes.....  | 3         |
| 1.1.1 Historia del estudio de los ritmos circadianos.....              | 3         |
| 1.1.2 Estrés hídrico en plantas y continuo suelo-planta-atmósfera..... | 4         |
| 1.1.3 Ciclos circadianos de relaciones hídricas en plantas.....        | 8         |
| 1.2 Hipótesis.....   | 10        |
| 1.3 Objetivos.....   | 11        |
| 1.3.1 Objetivo general.....  | 11        |
| 1.3.2 Objetivos específicos.....                                       | 11        |
| <br>   |           |
| <b>Capítulo 2. Metodología</b>   | <b>12</b> |
| 2.1 Área de estudio.....   | 12        |
| 2.2 Especies de estudio.....   | 12        |
| 2.2.1 <i>Malosma laurina</i> .....                                     | 12        |
| 2.2.2 <i>Vitis vinifera</i> .....                                      | 13        |
| 2.2.3 <i>Xylococcus bicolor</i> .....                                  | 14        |
| 2.3 Toma de datos.....   | 15        |
| 2.3.1 Potencial hídrico.....   | 16        |
| 2.3.2 Conductancia estomática.....                                     | 17        |
| 2.3.3 Parámetros micrometeorológicos.....                              | 17        |
| 2.4 Análisis estadísticos.....   | 18        |
| <br>   |           |
| <b>Capítulo 3. Resultados</b>  | <b>19</b> |
| 3.1. Variables meteorológicas.....                                     | 19        |

|  |           |
|--|-----------|
| 3.1.1 Ciclicidad de las variables ambientales.....   | 21        |
| 3.2 Variación del potencial hídrico y la conductancia estomática a lo largo de los ciclos diarios.....                       | 23        |
| 3.2.1 Ritmo circadiano de la conductancia estomática.....  | 28        |
| 3.2.2 Ritmo circadiano del potencial hídrico.....  | 30        |
| 3.3 Modificación de los ciclos diarios de potencial hídrico y conductancia estomática de acuerdo a la estación del año ..... | 33        |
| 3.4. Tendencias en el potencial hídrico nocturno.....  | 34        |
| 3.5 Asociaciones entre potencial hídrico y conductancia estomática con variables meteorológicas.....                         | 37        |
| 3.5.1 Asociaciones diarias del potencial hídrico y conductancia.....   | 37        |
| 3.5.2 Asociaciones diarias del potencial hídrico nocturno.....   | 42        |
| 3.5.3 Asociaciones diarias de la conductancia estomática nocturna.....   | 43        |
| <b>Capítulo 4. Discusión</b>   | <b>45</b> |
| 4.1 Modulación e importancia de la transpiración nocturna.....   | 46        |
| 4.2 Ciclos circadianos y regulación del potencial hídrico.....   | 49        |
| 4.3 Diferencias interespecíficas en la regulación de la conductancia estomática y el potencial hídrico.....                  | 51        |
| <b>Capítulo 5. Conclusiones</b>  | <b>56</b> |
| <b>Literatura citada.....</b>  | <b>57</b> |
| <b>Anexos.....</b>   | <b>70</b> |

## Lista de figuras

| Figura |   | Página |
|--------|---|--------|
| 1      | A) Ejemplificación de las características y diferencias entre ritmo circadiano libre y bajo efecto de los zeitgebers. B) Características de una onda.....   | 10     |
| 2      | Individuo de <i>Malosma</i> con inflorescencia.....   | 13     |
| 3      | Hoja e individuos de <i>Vitis vinifera</i> var. Cabernet-Sauvignon durante junio del 2018 en Monte Xanic.....   | 14     |
| 4      | Individuo de <i>Xylococcus bicolor</i> con inflorescencia e infrutescencia.....   | 15     |
| 5      | Esquema de método de cámara de presión para medición de potencial hídrico en plantas vasculares.....  | 16     |
| 6      | Variación de las características ambientales en agosto del 2017, enero del 2018 y abril del 2018 en el rancho El Mogor ( <i>Malosma</i> y <i>Xylococcus</i> ).....  | 19     |
| 7      | Variación de las características ambientales en agosto del 2017, noviembre del 2017 y junio del 2018 en Monte Xanic ( <i>Vitis</i> ).....   | 20     |
| 8      | Modelo construido por medio del método de NLLS para la temperatura en el mes de junio del 2018 en Monte Xanic.....  | 22     |
| 9      | Modelo construido por medio del método de NLLS para la PPFd en el mes de agosto del 2017 en El Mogor.....   | 23     |
| 10     | Potencial hídrico en verano, primavera, invierno y otoño para periodo de 72 horas. Agosto y diciembre en El Mogor ( <i>Malosma</i> y <i>Xylococcus</i> ) y agosto y noviembre en Xanic ( <i>Vitis</i> ).....                  | 25     |
| 11     | Conductancia estomática en verano, otoño, invierno y primavera para periodo de 72 horas. Agosto, enero y abril en El Mogor ( <i>Malosma</i> y <i>Xylococcus</i> ); y agosto, noviembre y junio en Xanic ( <i>Vitis</i> )..... | 26     |
| 12     | Relación entre conductancia estomática nocturna y diurna en las tres especies durante todo el año.....  | 27     |
| 13     | Modelo construido por medio del método de Fourier para la conductancia estomática de <i>Malosma</i> en el mes de enero del 2018.....  | 30     |
| 14     | Modelo construido por medio del método de Fourier para el potencial hídrico de <i>Malosma</i> en el mes de enero del 2018.....  | 32     |
| 15     | Correlación entre las horas trascurridas después del anochecer y los valores de potencial hídrico.....  | 34     |

|    |  |    |
|----|--|----|
| 16 | Correlación entre las horas transcurridas después del anochecer y los valores de conductancia estomática para <i>Vitis</i> en verano del 2017.....     | 35 |
| 17 | Correlación entre las horas transcurridas después del anochecer y los valores de conductancia estomática para <i>Vitis</i> en verano del 2018.....     | 36 |
| 18 | Correlación entre las horas transcurridas después del anochecer y los valores de conductancia estomática para <i>Vitis</i> en otoño del 2017.....      | 36 |
| 19 | Representación de los tres tipos de comportamientos del estado hídrico de plantas vasculares durante las temporadas húmedas y secas.....               | 52 |
| 20 | Representación de los patrones hipotéticos de la conductancia estomática.....  | 54 |
| 21 | Modelo construido por medio del método de Enright para la conductancia estomática de <i>Malosma</i> en el mes de agosto del 2017.....                  | 78 |
| 22 | Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para la conductancia estomática de <i>Malosma</i> en el mes de agosto del 2017.....       | 78 |
| 23 | Modelo construido por medio del método de Non Lineal Least Squares para la conductancia estomática de <i>Malosma</i> en el mes de agosto del 2017..... | 79 |
| 24 | Modelo construido por medio del método de Enright para la conductancia estomática de <i>Vitis</i> en el mes de agosto del 2017.....                    | 79 |
| 25 | Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para la conductancia estomática de <i>Vitis</i> en el mes de agosto del 2017.....         | 79 |
| 26 | Modelo construido por medio del método de Non Lineal Least Squares para la conductancia estomática de <i>Vitis</i> en el mes de agosto del 2017.....   | 80 |
| 27 | Modelo construido por medio del método de Enright para la conductancia estomática de <i>Vitis</i> en el mes de junio del 2018.....                     | 80 |
| 28 | Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para la conductancia estomática de <i>Vitis</i> en el mes de junio del 2018.....          | 80 |
| 29 | Modelo construido por medio del método Non Lineal Least Squares para la conductancia estomática de <i>Vitis</i> en el mes de junio del 2018.....       | 81 |
| 30 | Modelo construido por medio del método de Enright para la conductancia estomática de <i>Xylococcus</i> en el mes de agosto del 2017.....               | 81 |

|    |   |    |
|----|---|----|
| 31 | Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para la conductancia estomática de <i>Xylococcus</i> en el mes de agosto del 2017.....     | 81 |
| 32 | Modelo construido por medio del método de Enright para la conductancia estomática de <i>Malosma</i> en el mes de enero del 2018.....                    | 82 |
| 33 | Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para la conductancia estomática de <i>Malosma</i> en el mes de enero del 2018.....         | 82 |
| 34 | Modelo construido por medio del método de Non Lineal Least Squares para la conductancia estomática de <i>Malosma</i> en el mes de enero del 2017.....   | 82 |
| 35 | Modelo construido por medio del método de Enright para la conductancia estomática de <i>Vitis</i> en el mes de noviembre del 2017.....                  | 83 |
| 36 | Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para la conductancia estomática de <i>Vitis</i> en el mes de noviembre del 2017.....       | 83 |
| 37 | Modelo construido por medio del método de Non Lineal Least Squares para la conductancia estomática de <i>Vitis</i> en el mes de noviembre del 2017..... | 83 |
| 38 | Modelo construido por medio del método de Enright para la conductancia estomática de <i>Xylococcus</i> en el mes de enero del 2018.....                 | 84 |
| 39 | Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para la conductancia estomática de <i>Xylococcus</i> en el mes de enero del 2018.....      | 84 |
| 40 | Modelo construido por medio del método Non Lineal Squares para la conductancia estomática de <i>Xylococcus</i> en el mes de enero del 2018.....         | 84 |
| 41 | Modelo construido por medio del método de Enright para la conductancia estomática de <i>Malosma</i> en el mes de abril del 2017.....                    | 85 |
| 42 | Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para la conductancia estomática de <i>Malosma</i> en el mes de abril del 2018.....         | 85 |
| 43 | Modelo construido por medio del método Non Lineal Squares para la conductancia estomática de <i>Malosma</i> en el mes de abril del 2018.....            | 85 |

|    |  |    |
|----|--|----|
| 44 | Modelo construido por medio del método de Enright para la conductancia estomática de <i>Xylococcus</i> en el mes de abril del 2018.....            | 86 |
| 45 | Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para la conductancia estomática de <i>Xylococcus</i> en el mes de abril del 2018..... | 86 |
| 46 | Modelo construido por medio del método de Enright para el potencial hídrico de <i>Malosma</i> en el mes de agosto del 2017.....                    | 86 |
| 47 | Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para el potencial hídrico de <i>Malosma</i> en el mes de agosto del 2017.....         | 87 |
| 48 | Modelo construido por medio del método Non Lineal Least Squares para el potencial hídrico de <i>Malosma</i> en el mes de agosto del 2017.....      | 87 |
| 49 | Modelo construido por medio del método de Enright para el potencial hídrico de <i>Vitis</i> en el mes de agosto del 2017.....                      | 87 |
| 50 | Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para el potencial hídrico de <i>Vitis</i> en el mes de agosto del 2017.....           | 88 |
| 51 | Modelo construido por medio del método Non Lineal Least Squares para el potencial hídrico de <i>Vitis</i> en el mes de agosto del 2017.....        | 88 |
| 52 | Modelo construido por medio del método de Enright para el potencial hídrico de <i>Vitis</i> en el mes de junio del 2018. ....                      | 88 |
| 53 | Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para el potencial hídrico de <i>Vitis</i> en el mes de junio del 2018.....            | 89 |
| 54 | Modelo construido por medio del método Non Lineal Least Squares para el potencial hídrico de <i>Vitis</i> en el mes de junio del 2018.....         | 89 |
| 55 | Modelo construido por medio del método de Enright para el potencial hídrico de <i>Xylococcus</i> en el mes de agosto del 2017.....                 | 89 |
| 56 | Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para el potencial hídrico de <i>Xylococcus</i> en el mes de agosto del 2017.....      | 90 |

|    |   |    |
|----|---|----|
| 57 | Modelo construido por medio del método de Non Lineal Least Squares para el potencial hídrico de <i>Xylococcus</i> en el mes de agosto del 2017..... | 90 |
| 58 | Modelo construido por medio del método de Enright para el potencial hídrico de <i>Malosma</i> en el mes de enero del 2018.....                      | 90 |
| 59 | Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para el potencial hídrico de <i>Malosma</i> en el mes de enero del 2018.....           | 91 |
| 60 | Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para el potencial hídrico de <i>Malosma</i> en el mes de enero del 2018.....           | 91 |
| 61 | Modelo construido por medio del método de Enright para el potencial hídrico de <i>Vitis</i> en el mes de noviembre del 2017.....                    | 91 |
| 62 | Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para el potencial hídrico de <i>Vitis</i> en el mes de noviembre del 2017.....         | 92 |
| 63 | Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para el potencial hídrico de <i>Vitis</i> en el mes de noviembre del 2017.....         | 92 |
| 64 | Modelo construido por medio del método de Enright para el potencial hídrico de <i>Xylococcus</i> en el mes de enero del 2018. ....                  | 92 |
| 65 | Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para el potencial hídrico de <i>Xylococcus</i> en el mes de enero del 2018.....        | 93 |
| 66 | Modelo construido por medio del método Non Least Lineal Squares para el potencial hídrico de <i>Xylococcus</i> en el mes de enero del 2018. ....    | 93 |
| 67 | Modelo construido por medio del método de Enright para el potencial hídrico de <i>Malosma</i> en el mes de abril del 2018.....                      | 93 |
| 68 | Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para el potencial hídrico de <i>Malosma</i> en el mes de abril del 2018.....           | 94 |
| 69 | Modelo construido por medio del método Non Lineal Least Squares para el potencial hídrico de <i>Malosma</i> en el mes de abril del 2018.....        | 94 |
| 70 | Modelo construido por medio del método de Enright para el potencial hídrico de <i>Xylococcus</i> en el mes de abril del 2018.....                   | 94 |
| 71 | Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para el potencial hídrico de <i>Xylococcus</i> en el mes de abril del 2018.....        | 95 |

|    |   |    |
|----|---|----|
| 72 | Modelo construido por medio del método Non Lineal Least Squares para el potencial hídrico de <i>Xylococcus</i> en el mes de abril del 2018..... | 95 |
|----|---|----|

## Lista de tablas

| <b>Tabla</b>  | <b>Página</b> |
|---|---------------|
| 1      Análisis de la periodicidad de las variables ambientales en las tres temporadas (2017-2018) en Monte Xanic por el método de NLLS.....  | 21            |
| 2      Análisis de la periodicidad de las variables ambientales en las tres temporadas (2017-2018) en El Mogor por el método de NLLS.....   | 22            |
| 3      Relación de valores entre de conductancia estomática diurna y conductancia estomática nocturna para las tres especies en agosto, y sus rangos de valores.....                        | 27            |
| 4      Valores característicos de los modelos construidos por medio del método de periodograma de Enright para la conductancia estomática de las tres especies en todas las temporadas..... | 28            |
| 5      Valores característicos de los modelos construidos por medio del método de Fourier para la conductancia estomática de las tres especies en todas las temporadas.....                 | 29            |
| 6      Valores característicos de los modelos construidos por medio del método de NLLS para la conductancia estomática de las tres especies en el mes de noviembre y enero.                 | 29            |
| 7      Valores característicos de los modelos construidos por medio del método de Periodograma de Enright para el potencial hídrico de las tres especies en las tres temporadas.....        | 31            |
| 8      Valores característicos de los modelos construidos por medio del método modificado de Fourier para el potencial hídrico de las tres especies en todas las temporadas.....            | 31            |
| 9      Valores característicos de los modelos construidos por medio del método de NLLS para el potencial hídrico de las tres especies en las tres temporadas.....                           | 32            |
| 10     Valores p en prueba ANOVA entre los valores centrales de día y cercanos al amanecer del potencial hídrico entre las temporadas.....  | 33            |
| 11     Valores de correlación entre el número de horas después del anochecer y los valores de potencial hídrico.....  | 35            |

|    |   |    |
|----|---|----|
| 12 | Valores de correlación entre el número de horas después del anochecer y los valores de conductancia estomática nocturna.....  | 37 |
| 13 | Resultados de análisis de regresión múltiple sobre variables ambientales explicando conductancia estomática y potencial hídrico en agosto del 2017 y junio del 2018.....                                | 39 |
| 14 | Resultados de análisis de regresión múltiple explicando conductancia estomática y potencial hídrico en noviembre del 2017 ( <i>Vitis</i> ) y enero del 2018 ( <i>Malosma</i> y <i>Xylococcus</i> )..... | 40 |
| 15 | Resultados de análisis de regresión múltiple sobre variables ambientales explicando conductancia estomática y potencial hídrico en abril del 2018.....  | 41 |
| 16 | Resultados de análisis de regresión múltiple explicando sobre variables ambientales conductancia estomática y potencial hídrico en todos los meses muestreados.....                                     | 41 |
| 17 | Correlación entre potencial hídrico nocturno y factores ambientales en verano.....  | 42 |
| 18 | Correlación entre potencial hídrico nocturno y factores ambientales en primavera...   | 43 |
| 19 | Factor de correlación bayesiana entre conductancia estomática y las variables ambientales durante la noche utilizando los valores de verano (agosto y junio).....                                       | 43 |
| 20 | Factor de correlación bayesiana entre conductancia estomática y las variables ambientales durante la noche utilizando los valores de invierno y otoño ( <i>Vitis</i> ).....                             | 44 |
| 21 | Factor de correlación bayesiana entre conductancia estomática y las variables ambientales durante la noche utilizando los valores de primavera.....   | 44 |
| 22 | Factor de correlación bayesiana entre conductancia estomática y las variables ambientales durante la noche utilizando los valores de todo el año.....   | 44 |
| 23 | Factor de correlación bayesiana entre variables fisiológicas y ambientales en agosto 2017 y *junio 2018. ....   | 70 |
| 24 | Factor de correlación bayesiana entre variables fisiológicas y ambientales en invierno 2018 ( <i>Malosma</i> y <i>Xylococcus</i> ) y otoño 2017 ( <i>Vitis</i> ).....                                   | 70 |

|    |   |    |
|----|---|----|
| 25 | Factor de correlación bayesiana entre variables fisiológicas y ambientales en primavera 2018 ( <i>Malosma</i> y <i>Xylococcus</i> ) .....           | 71 |
| 26 | Factor de correlación bayesiana entre variables fisiológicas y ambientales en todos los meses muestreados. ....                                     | 71 |
| 27 | Análisis de la periodicidad de las variables ambientales en las tres temporadas (2017-2018) en Monte Xanic por el método de Enright.....            | 72 |
| 28 | Análisis de la periodicidad de las variables ambientales en las tres temporadas (2017-2018) en Monte Xanic por el método de Fourier modificado..... | 73 |
| 29 | Análisis de la periodicidad de las variables ambientales en las tres temporadas (2017-2018) en Monte Xanic por el método de NLLS.....               | 74 |
| 30 | Análisis de la periodicidad de las variables ambientales en las tres temporadas (2017-2018) en El Mogor por el método de Enright.....               | 75 |
| 31 | Análisis de la periodicidad de las variables ambientales en las tres temporadas (2017-2018) en El Mogor por el método de Fourier modificado.....    | 76 |
| 32 | Análisis de la periodicidad de las variables ambientales en las tres temporadas (2017-2018) en El Mogor por el método de NLLS.....                  | 77 |
| 33 | Correlaciones bayesianas entre variables ambientales en El Mogor durante muestreo del verano del 2017. ....   | 96 |
| 34 | Correlaciones bayesianas entre variables ambientales en El Mogor durante muestreo de invierno del 2018.....   | 96 |
| 35 | Correlaciones bayesianas entre variables ambientales en El Mogor durante muestreo de primavera del 2018. ....                                       | 97 |
| 36 | Correlaciones bayesianas entre variables ambientales en El Mogor durante todos los muestreos.....   | 97 |
| 37 | Correlaciones bayesianas entre variables ambientales en Monte Xanic durante muestreo del verano del 2017.....                                       | 98 |

|    |   |    |
|----|---|----|
| 38 | Correlaciones bayesianas entre variables ambientales en Monte Xanic durante muestreo del otoño del 2017. .... | 98 |
| 39 | Correlaciones bayesianas entre variables ambientales en Monte Xanic durante muestreo del verano del 2018..... | 99 |
| 40 | Correlaciones bayesianas entre variables ambientales en Monte Xanic durante todos los muestreos.....          | 99 |

## Capítulo 1. Introducción

---

Los ritmos biológicos son oscilaciones mantenidas por los entes biológicos que les permiten estar en sincronía con el ambiente. La frecuencia de los mismos difiere de acuerdo a los patrones físicos del movimiento planetario, existiendo ritmos que se repiten cada día (circadianos), cada marea (circamareal), cada luna (circalunar) o cada año (circanuales), entre otros (e.g. Aschoff, 1967; Gwinner, 2012; Kaiser *et al.*, 2011; Zantke *et al.*, 2013; Moriyama *et al.*, 2016). Los ritmos circadianos se encuentran presentes en los tres dominios de la vida y se cree que tuvieron origen en la dinámica diaria del estado de reducción y oxidación en los seres vivos hace 2.6 mil millones de años (Edgar *et al.*, 2012). Para poder ser considerado como un ritmo circadiano, un proceso debe tener una frecuencia cercana a 24 horas y cumplir tres requisitos: la persistencia autónoma por medio de controles endógenos, la persistencia y ajuste ante cambios de temperatura y la capacidad de sincronización a las condiciones externas (Aguilar-Roblero, 2015). En plantas, proteínas nucleares especializadas, como los fitocromos y criptocromos, permiten la sincronización posterior de todo el organismo mediante el seguimiento de los cambios de luz, para regular de forma indirecta los cambios en complejos genómicos conocidos como relojes internos (Kircher *et al.*, 1999; Devlin y Kay, 2000; Millar, 2003; Millar, 2004). Los ritmos endógenos controlados por relojes internos permiten a los organismos regular las variaciones diarias tanto de la expresión génica para acoplarse a los ciclos diurnos-nocturnos (Pruneda-Paz y Kay 2010). En 2012, Nagano *et al.* estudiaron la importancia de los factores tanto ambientales como endógenos a nivel transcriptómico, y encontraron que los controles circadianos, algunos factores externos (temperatura y la radiación solar), y la edad de la planta son los factores que determinan en mayor medida la temporalidad de un mayor número de estos procesos de expresión génica.

Hay evidencia que la resonancia, definida como la similaridad en el periodo entre el reloj circadiano y las señales externas ambientales, tiene efectos positivos sobre la sobrevivencia y el crecimiento de las plantas, lo cual ha mantenido la presencia de estos relojes a lo largo de la evolución y entre diversos clados (Ouyang *et al.*, 1998). También se ha demostrado que la resonancia aumenta la adecuación biológica y que en condiciones de competencia directa representa una verdadera ventaja sobre grupos que tienen relojes menos sincronizados con las condiciones externas (Dodd *et al.*, 2005). Por ejemplo, se ha demostrado que diversos procesos que ocurren en plantas, como la conductancia de los estomas, la asimilación de carbono y el movimiento de las hojas, están gobernado por ritmos circadianos (Martin y Meidner, 1971; Hennessey y Field, 1992; Dodd, *et al.*, 2004; Norman *et al.*, 2007). Es relevante entender cómo los caracteres están directamente relacionados con el estado y transportación hidráulica

a través de las plantas, pues hay evidencia que los caracteres hidráulicos en plantas están asociados con la supervivencia y adecuación (Scoffoni et al. 2017). Entender como las características hidráulicas, tales como la conductancia de los estomas y el potencial hídrico varían a lo largo del día permitirá profundizar el entendimiento sobre los mecanismos de regulación del estado hídrico y aclimatación a diferentes regímenes hídricos.

La conductancia estomática ( $g_s$ ), entendida como la densidad de flujo de gases a través de los estomas hacia dentro y fuera de la hoja (Nobel, 2009), es relevante por ser la principal vía de pérdida de agua de una planta para poder adquirir dióxido de carbono de la atmósfera (Taiz *et al.*, 2006). Los estomas son un cuello de botella respecto al transporte hidráulico de las plantas: conforme ocurren restricciones en la capacidad de intercambio de gases a través de los estomas, debido a limitaciones hidráulicas que limitan la apertura estomática, también hay limitación en la asimilación de carbono y en la productividad primaria, particularmente si no hay reposición del agua perdida. Por su parte, el potencial hídrico ( $\Psi$ ) es una medida de la energía libre del agua, definida como la suma del potencial osmótico, el potencial hidrostático y el potencial gravitacional (Nobel, 2009). Diversos procesos como el crecimiento celular, la síntesis proteica y la fotosíntesis están influidos o determinados por el  $\Psi$ , y de forma general, a valores bajos corresponde una menor actividad metabólica (Taiz *et al.*, 2006), por lo que es un indicador del nivel de estrés por limitación de agua.

Hasta donde sabemos, sólo el ritmo circadiano de la  $g_s$  ha sido estudiado y demostrado en condiciones de laboratorio controladas (Hennessey y Field, 1992). Bajo condiciones no controladas, influenciadas por condiciones ambientales variables (por ejemplo, variación en la concentración de  $\text{CO}_2$  y en el déficit de presión de vapor), se han observado patrones variables en la  $g_s$  de especies arbóreas, tales como proporciones inusualmente altas de  $g_s$  nocturnas respecto a la  $g_s$  diurna (Kavanagh *et al.*, 2007; Zeppel *et al.*, 2012). Sin embargo, aún no se conoce la dinámica en el comportamiento de los estomas con bajos contenidos de agua en el suelo y con baja humedad atmosférica. En cuanto a  $\Psi$ , ha sido poco estudiada su variación en periodos largos, iguales o mayores a 24 hrs. En general, la mayor parte de los estudios se han enfocado en las horas diurnas, o solamente el medio día y el preamanecer, esto por ser considerados representativos del estado hídrico de la planta y de la resistencia a la sequía (e.g. Klepper, 1968; Begg y Turner, 1970; Melcher *et al.*, 2001; Perez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Sin embargo, hay evidencia que muestra que la variación de  $\Psi$  durante las horas nocturnas no es significativa (Romero-Toledo 2016). En condiciones de campo, muy pocos trabajos han sido realizados por periodos de tiempo mayores a 24 hrs y fuera del rango de horarios de trabajo habituales, abarcando desde pocas horas antes del amanecer a pocas horas después del atardecer, sin registro de la continuidad en la variación nocturna

de  $g_s$ , y  $\Psi$ . El potencial hídrico al preamanecer ( $\Psi_{pd}$ ) y al medio día ( $\Psi_{md}$ ) han sido utilizados como indicadores del estrés hídrico en las plantas debido a que indican el máximo y el mínimo valor del potencial, pero no ha sido comprobado que los valores mínimos ocurren generalmente en las horas anteriores inmediatas al amanecer; y en algunos trabajos se observa que el valor mínimo promedio se alcanza en horas anteriores (Griffin, 1973; Donovan *et al.*, 1999; Donovan *et al.*, 2003; Bucci *et al.*, 2004). Además, se desconoce el comportamiento de la periodicidad circadiana en plantas bajo condiciones cambiantes.

Los propósitos de este trabajo son determinar si  $\Psi$  y  $g_s$  presentan periodicidad circadiana en dos especies de chaparral y en la vid en el Valle de Guadalupe, B.C.; explorar si la variación en temperatura y horas de luz correspondientes a cada estación del año (temporadas de primavera, verano, otoño e invierno) promueven variaciones en  $\Psi$  y  $g_s$ , para finalmente asociar la variación de ambos parámetros fisiológicos con respecto a los factores ambientales como la temperatura, y déficit de presión de vapor.

## 1.1 Antecedentes

### 1.1.1 Historia del estudio de los ritmos circadianos

En la historia occidental, el primer registro sobre ritmos circadianos se debe a el capitán Androsthene de Tasos, quien describió el movimiento diario de las hojas del tamarindo (*Tamarindus indica* [Fabaceae]) a su paso por las islas Tylos durante las marchas de Alejandro Magno en el siglo IV AC (Bretzl, 1903 en McClung, 2006). Sin embargo, el primer estudio científico de los ritmos circadianos en plantas se le debe al astrónomo Jean Jacques d'Ortois de Mairan en 1729, el cual comprobó la continuidad en el movimiento de las hojas de *Mimosa pudica* L. [Fabaceae], colocando una planta en un lugar aislado de la luz solar (Gruat *et al.*, 2002). De Candolle, cerca de 100 años después, estudió de nuevo a *M. pudica*, y determinó por primera vez la duración de un ritmo circadiano bajo condiciones constantes de luz, en este caso del movimiento de hojas; sugiriendo que este mecanismo debe de tener origen en el interior de la planta (de Candolle, 1832 en McClung, 2006). Por su parte, C. Darwin y F. Darwin, al estudiar el cambio de posición de las hojas durante el día en algunas especies, entre ellas *M. pudica*, deducen que la periodicidad del movimiento debe de ser hereditaria en algún grado y que existen variaciones de este movimiento independientes de las zonas geográficas (Darwin y Darwin, 1880). Darwin en 1898 habla sobre una periodicidad inherente, en la periodicidad del abrir y cerrar de los estomas a través del día y la noche; cuyo corolario sería que en distintas especies el ciclo circadiano afecta la magnitud de la conductancia

estomática nocturna en respuesta a la luz.

El término circadiano fue acuñado hasta 1959 por Halberg, utilizando el prefijo latín *circa* que significa “cercano a”, y la palabra “*dies*” que significa día; y que en conjunto significan “cercano a un día” (Halberg, 1959). Existen diferentes ritmos en las diferentes escalas biológicas, desde células, hasta poblaciones. A cuatro ritmos, independientes entre sí, y que son producto de la adaptación a los ciclos geofísicos, se les adaptó el prefijo *circa*: circamareal, circadiano, circalunar, y circanual (Aschoff, 1967). Además, existen también los ciclos que son menores a 24 horas, llamados ultradianos, y los que son mayores a 24 horas, llamados infradianos (Aschoff, 1981). Para determinar específicamente a los ritmos circadianos se han desarrollado múltiples métodos, que analizan a variación en estas características de manera análoga al funcionamiento de las ondas, tales como la periodicidad, la amplitud, y la fase desde diferentes aproximaciones matemáticas (Enright, 1965; Sokolove y Bushell, 1978; Plautz *et al.*, 1997; Fischer *et al.*, 2016; Refinetti, 1993; Refinetti *et al.*, 2007). De igual forma, recientemente se han desarrollado programas de computación y plataformas digitales para el estudio de estos fenómenos periódicos (Schmid *et al.*, 2011; Moore *et al.*, 2014).

### **1.1.2 Estrés hídrico en plantas y continuo suelo-planta-atmosfera**

Independientemente de los ritmos circadianos, la variación del estatus hídrico en plantas por medio del potencial hídrico ha sido ampliamente estudiado para especies de todo tipo de ambientes, pues el conocimiento de la variación en el estado hídrico permite inferir procesos clave en el ecosistema, tales como la mortalidad y productividad primaria (Maherali *et al.*, 2005, Choat *et al.* 2012). De forma general, la transportación de agua a través de las plantas vasculares se debe a un proceso que conocemos como cohesión-tensión, donde el agua es transportada como una columna continua desde el suelo hasta las hojas, debido a las interacciones a nivel molecular entre moléculas de agua y las paredes de los tejidos de conducción de la madera (vasos o traqueidas del xilema), y cuyo movimiento se debe a la evaporación continua de agua en las criptas estomáticas de las hojas. Al interior de estos espacios ocurre la dilución del dióxido de carbono atmosférico gaseoso en películas de agua que bordean las células del mesófilo esponjoso de las hojas. Como se requiere una película constante de agua bordeando las células y los estomas son poros abiertos a la atmósfera, ocurre un gradiente de concentración de agua que ocasiona una pérdida constante de agua de la planta a la atmósfera. Del mismo modo, la concentración intracelular del dióxido de carbono es baja en el mesófilo y es comparativamente alta en la atmósfera, por lo que se

genera otro gradiente de concentración para esta especie química. Este proceso de intercambio de gases es ineficiente, pues se considera que sólo se adquiere una molécula de CO<sub>2</sub> por cada 400 moléculas de agua liberadas a la atmósfera (Taiz y Zeiger, 2012). Con un aumento en el déficit de agua, reflejado en valores bajos de  $\Psi$ , hay una respuesta de disminución en la transpiración debido al cierre estomático, que puede desencadenar una reducción en la asimilación de carbono atmosférico (Hsiao, 1973).

Los primeros análisis de la variación temporal de  $\Psi$  establecieron que había variación diaria, particularmente marcada entre la noche y el día (Scholander *et al.*, 1964, Scholander, 1965). Esta variación se explicó como la aclimatación del estado hídrico de las plantas a las condiciones de humedad del suelo (Klepper, 1968, Jarvis, 1976). Estos autores propusieron que la variación diaria del  $\Psi$  al interior de la planta se ajusta a la humedad del suelo. Así, las plantas fueron consideradas como entes estáticos, semejantes a potenciómetros tipo reóstatos (Jarvis, 1976; Hsiao, 1973). Bajo este paradigma, las plantas serían semejantes a una represa cuya capacidad se llena lentamente durante un período determinado (noche) y luego se produce una liberación sostenida durante la apertura de las compuertas (día), para ajustarse con la humedad del suelo. Sin embargo, existen diferentes estudios que sugieren que este modelo simple de funcionamiento hidráulico es incompleto. Por ejemplo, Gollan *et al.* (1985), establecieron que a muy altos valores de VPD (3 KPa) la apertura estomática se reduce sin importar el contenido de agua en el suelo y que no existe una relación única entre  $g_s$  y el estado hídrico de la planta, aunque es explicada más por el contenido de agua del suelo, que por el estado hídrico de la hoja. En otros estudios, se ha determinado que no siempre hay una relación entre  $\Psi$  y el contenido de agua en suelo, sino que las plantas tienden a reaccionar de manera progresiva al ambiente en relación a  $g_s$  y los potenciales hídricos hasta llegar a un valor límite, donde se genera un cierre significativo de los estomas (Cohen y Cohen, 1983; Garnier y Berger, 1987).

Uno de los principales inconvenientes del modelo tipo reóstato de las relaciones hídricas diarias en plantas es el fenómeno conocido como la transpiración nocturna, que se ha mantenido por más de cien años como una incógnita para muchos investigadores (Darwin, 1894). Se ha tenido como modelo general la idea de que las plantas, ante la ausencia de luz, mantienen sus estomas cerrados durante la noche, recuperando además el agua perdida durante el día. Se asume que esto ocurre porque las plantas superiores, a excepción de las que tienen el metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM), realizan los procesos de fotosíntesis en conjunto, con la fijación de carbono por medio de la activación de RUBISCO (Perchorowicz *et al.*, 1981; Brooks y Portis, 1988), al mismo tiempo que se realiza la captación de energía luminosa. Por lo anterior la apertura de estomas durante la noche, en plantas con metabolismos C3 y C4 supondría un gasto innecesario de agua. Sin embargo, en una gran cantidad de especies de diferentes

ecosistemas en el mundo se ha encontrado que la apertura de estomas no se limita a la presencia de luz y que se mantiene esta apertura a lo largo de las horas nocturnas, manteniéndose una tasa de transpiración considerable durante periodos no fotosintéticos, con valores considerablemente altos que pueden llegar al 40% de la transpiración diurna (Snyder *et al.*, 2003; Dawson *et al.*, 2007). Especialmente en ecosistemas áridos y semiáridos, han sido observados patrones distintos a los esperados en el comportamiento estomático, con valores de  $g_s$  nocturna elevados. En teoría estos representarían una característica no deseada en un ambiente de ese tipo por la importante pérdida de agua que representa (Caird *et al.*, 2007; Zeppel *et al.*, 2010; Ogle *et al.*, 2012; Dawson *et al.*, 2007), lo cual es un hecho contradictorio a lo esperado en especies de ambientes con restricciones hídricas.

Esta contradicción ha sido estudiada ahondando en los posibles beneficios que se esperan a cambio de la pérdida de agua. Resco de Dios *et al.* (2013a) exploraron la estrategia para la toma de nutrientes en plantas que se encuentran en suelos pobres; encontraron que los valores de flujo de savia o evaporación siguen siendo muy bajos para representar una ventaja ante la limitación de nutrientes. Por su parte, Mencuccini *et al.* (2000) estudiaron la relación entre el estado hídrico de plantas de frijol bajo condiciones controladas y la magnitud de la  $g_s$ , mediante la presurización de raíces. Estos autores encontraron que la respuesta de apertura de estomas depende de la hora del día, con una apertura de estomas similar cuando la planta es sometida a presión durante la mañana o el medio día, y una apertura limitada conforme la presión es aplicada en las horas de la tarde.

Por otra parte, la dinámica de intercambio de gases tiene variaciones dependientes de la biología de cada especie. Esto ha llevado a que, a nivel interespecífico, se haya propuesto que las especies se puedan clasificar de acuerdo a su regulación estomática como isohídricas y anisohídricas (Tardieu y Simonneau, 1998; Franks *et al.*, 2007). Las especies isohídricas tienen un alto control estomático y disminuyen el intercambio gaseoso al llegar a cierto punto de estrés, por lo que el comportamiento en sus valores de  $\Psi$  son similares tanto en condiciones de alto contenido de agua en suelo, como en bajo contenido. Por el contrario, las anisohídricas mantienen altas tasas de intercambio gaseoso a pesar del estrés, por lo que sus valores de  $\Psi$  descienden conforme al contenido de agua en suelo (Tardieu y Simonneau, 1998; Franks *et al.*, 2007). También se ha propuesto una tercera clasificación, llamada isohidrodinámica, en la cual hay un control estomático igual que en las isohídricas, pero sus valores máximos de  $\Psi$  presentan variación a través de las temporadas húmedas y secas, del mismo modo que los valores mínimos, manteniéndose siempre una diferencia similar a lo largo del año entre estos valores (Franks *et al.*, 2007).

Para explicar el comportamiento estomático también se ha involucrado la forma de vida de la planta. Por ejemplo, en especies mediterráneas de encinos se ha observado que la capacidad de mantener los estomas abiertos es mayor en especies perennifolias, aún con valores de mayor estrés en temporadas de sequía, a diferencia de las caducifolias, que se mantienen con valores bajos de estrés hídrico, mediante un cierre estomático a valores de potencial hídrico más cercanos a cero, con una alta tasa de asimilación en la temporada de crecimiento (Acherar y Rambal, 1992). Por otro lado, las especies freatofitas, por su estructura radicular larga capaz de alcanzar los depósitos de agua, pueden mantener su estado hídrico por más tiempo, manteniendo altas tasas de intercambio gaseoso aún en condiciones atmosféricas hídricamente demandantes (Nilsen *et al.*, 1983; Nilsen *et al.*, 1984).

Diversos autores han planteado hipótesis sobre los posibles beneficios de un comportamiento estomático independiente de la fotosíntesis. Algunos autores proponen que la mayor asimilación de carbono ocurre en las primeras horas del día, con menor demanda evaporativa asociada a un aumento de  $g_s$  antes del amanecer; donde la conductancia estomática nocturna redirija la distribución de nutrientes en partes distantes; redistribuya el oxígeno en zonas del parénquima donde es necesario para la respiración; y para la obtención de nutrientes en zonas con suelos pobres (Tobiessen, 1982; Ludwig *et al.*, 2006; Dawson *et al.*, 2007; Resco de Dios *et al.*, 2013a). Sin embargo, a la fecha, aún no se ha establecido la dinámica del comportamiento de  $g_s$  durante la noche, su comportamiento y sus respuestas ante factores externos como déficit de presión de vapor y temperatura (Bucci *et al.*, 2004; Barbour *et al.*, 2005; Barbour *et al.*, 2007; Zeppel *et al.*, 2010).

En relación al valor máximo de potencial hídrico en las plantas, con anterioridad se creía que las plantas se equilibraban gradualmente con el suelo durante la noche, llegando a su valor máximo antes del amanecer (Klepper, 1968). Pero en diversos trabajos se ha demostrado que no necesariamente hay un equilibrio entre la raíz y el suelo, aún en condiciones de humedad, existiendo diferencia entre ambos aún después de pasadas las horas de la noche. Existen diversas explicaciones, desde condiciones ambientales, como lo es la heterogeneidad del suelo, y la mala conductividad entre el suelo y la raíz. Asimismo, también se han considerado explicaciones anatómicas y fisiológicas, entre ellas una alta evaporación nocturna, alta capacidad de almacenaje de agua que necesita ser repuesta durante la noche (capacitancia del tallo), e incluso por causa de la redistribución hídrica, el proceso por el cual el agua obtenida en raíces profundas es transportada por presión osmótica a las raíces más someras (Donovan *et al.*, 1999; Donovan *et al.*, 2001; Scholz *et al.*, 2002; Kavanagh *et al.*, 2007). Sin embargo, se ha encontrado que el desequilibrio entre el potencial hídrico al preamanecer respecto al potencial hídrico del suelo ocurre aún en condiciones hidropónicas (Méndez Alonzo *et al.*, 2016), por lo cual podría suponerse que el desequilibrio entre el

potencial hídrico del suelo y el de la planta no es un fenómeno exclusivo a pocos ambientes, sino que es un reflejo de la capacidad de aclimatación de las plantas a ciclos persistentes que operan en el ambiente.

### 1.1.3 Ciclos circadianos de relaciones hídricas en plantas

En relación a la sección anterior, se ha llegado a algunas posibles explicaciones sobre la  $g_s$  nocturna, esto en conjunto con los ritmos circadianos. Resco de Dios *et al.* (2015), encontraron diferencias en el comportamiento estomático entre el periodo de tiempo de las horas nocturnas cercanas al anochecer con respecto a las horas nocturnas cercanas al amanecer; estas a su vez son producto de diferencias en el control circadiano por diferentes genotipos. Estos autores también detectaron una asociación positiva entre valores mayores de  $g_s$  antes del amanecer con respecto a la asimilación. Con esto se puede tener una explicación a los valores altos de  $g_s$  antes del amanecer, los cuales permiten una mayor asimilación mediante altas tasas de intercambio gaseoso en las primeras horas del día, que generalmente tienen condiciones atmosféricas menos demandantes en relación a la transpiración, lo que significa una mayor eficiencia en el uso de agua. En otros estudios, Resco de Dios *et al.* (2013b, 2016), concluyeron que el flujo nocturno de savia es influido de forma importante por la regulación circadiana pudiendo estar explicando hasta a un 56% del comportamiento, de la misma magnitud que las variables ambientales. De la misma manera, encontraron que el ritmo circadiano bajo condiciones de luz continua manifiesta 20% al 79% de la variación en  $g_s$  y de la asimilación de carbono a través del día en plantas de algodón (*Gossypium hirsutum*) y frijol (*Phaseolus vulgaris*). Mediante simulaciones con condiciones de campo, determinaron que el efecto de este control se mantiene aún a escala del dosel.

En especies de bosque tropical deciduo se han estudiado especies que mantienen ritmos circadianos en la  $g_s$  y en la asimilación, independientemente de la magnitud de la luz; y otras que no parecen tener un ritmo circadiano en estos dos procesos fisiológicos, tanto a nivel hoja como a nivel ecosistema (Doughty *et al.*, 2006). Los autores concluyen que tanto el control circadiano, las limitaciones fisiológicas y las condiciones físicas externas controlan el intercambio gaseoso en la zona de estudio. Sin embargo, contando estas pocas excepciones, en la gran mayoría de los estudios ecofisiológicos que evalúan la variación estacional o interespecífica de  $\Psi$  sólo toman en cuenta datos provenientes de sólo dos horarios, preamanecer y medio día. En el caso del primero, incluso revisiones recientes sugieren que es un indicador del potencial hídrico del suelo (Bartlett *et al.*, 2016, Choat *et al.*, 2018), mientras que el segundo se considera el mínimo  $\Psi$  que puede ocurrir durante un día y, por tanto, el máximo de estrés

hídrico al que estaría sujeta una planta. Pero es necesario analizar todo el conjunto de datos, para confirmar si estos comportamientos se mantienen, aún con los valores nocturnos de todas las variables, o si hay una diferenciación en el comportamiento según sea día o noche y de acuerdo a diferentes estaciones del año.

### **GLOSARIO (Según McClung, 2006 y Harmer, 2009)**

**Sincronizador (Zeitgeber):** Factor ambiental periódico que sincroniza el comportamiento del ritmo biológico.

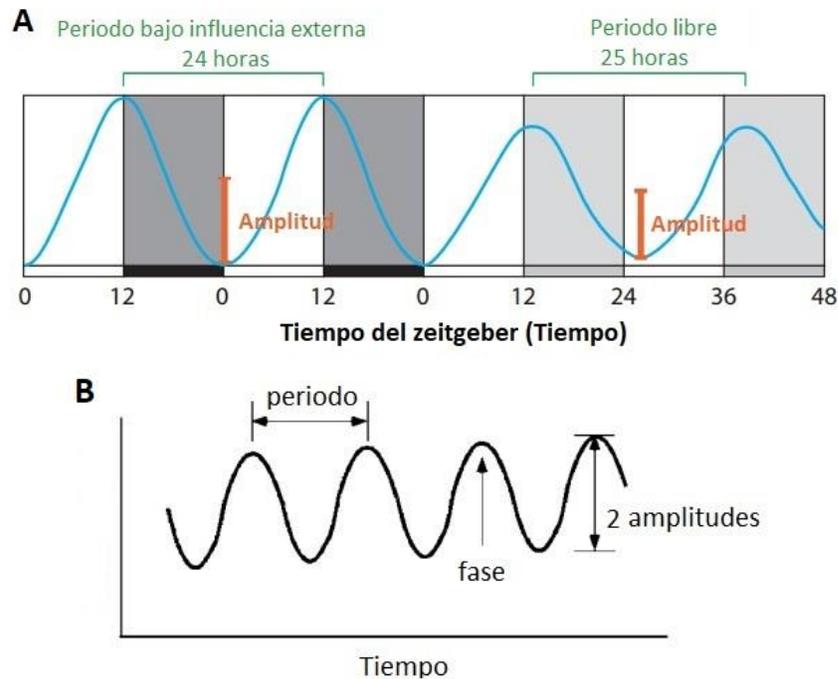
**Amplitud:** Es la mitad de distancia entre la cresta o pico y el valle en una onda.

**Periodo:** Es la distancia que hay entre cresta y cresta, o valle y valle, en una onda.

**Fase:** Es el momento en el tiempo en que se encuentra la cresta o valle.

**Ritmo circadiano libre:** Es aquel ritmo que se encuentra libre de la influencia de factores ambientales cambiantes. Regularmente se utilizan condiciones constantes de luz y temperatura para observarlo.

**Ritmo circadiano bajo entrainment:** Es aquel que se da por condiciones cambiantes de luz y temperatura, naturales al cambio día-noche.



**Figura. 1.** A) Ejemplificación de las características y diferencias entre ritmo circadiano libre y bajo efecto de los zeitgebers. El ritmo libre suele diferir ligeramente de las 24 horas. Tomado de McClung, 2006. B) Características de una onda. Tomado de Hammer 2009.

## 1.2 Hipótesis

1. La variación temporal del estado hídrico, cuantificado por medio del potencial hídrico del tallo y la conductancia estomática se ajustará a ciclos cercanos a las 24 horas.
2. La cantidad de horas de luz y la temperatura ambiental modificarán los valores de  $g_s$  y  $\Psi$  durante los ciclos de 24 horas entre temporadas.
3. Si las especies de estudio tienen mecanismos endógenos de predicción de la variabilidad ambiental, entonces se esperaría que la  $g_s$  y  $\Psi$  de las plantas respondan por medio de señalización respecto a la luz (Zeitgeber principal) y temperatura diaria y no respecto a la humedad del suelo. Si, por el contrario, las plantas responden de manera pasiva a la humedad del suelo se esperaría que esta variable fuera la que controle los ciclos diarios de  $\Psi$ .
4. Si las especies de estudio predicen el ambiente por medio de foto-percepción en conjunto con los

ritmos endógenos, no debería haber diferencias significativas entre las horas nocturnas en  $g_s$  y  $\Psi$ . Si las especies predicen el ambiente por termo-percepción, se esperaría que el  $\Psi$  máximo se alcance durante las horas anteriores al amanecer y que hubiera además una alta correlación con la temperatura ambiental a lo largo del experimento. Por último, si las especies se ajustan pasivamente al ambiente hídrico del suelo, se esperaría que el  $\Psi$  máximo se alcance durante las horas anteriores al amanecer y que hubiera además una alta correlación con la humedad del suelo a lo largo del experimento.

## 1.3 Objetivos

### 1.3.1 Objetivo general

Contribuir al entendimiento de la variación circadiana del estado hídrico de las plantas y a los factores ambientales asociados, usando como modelo la periodicidad circadiana del potencial hídrico y conductancia estomática en especies de chaparral y en *Vitis vinifera*.

### 1.3.2 Objetivos específicos

1. Determinar cómo varía el potencial hídrico y la conductancia estomática a lo largo de ciclos diarios en especies de chaparral y en cultivos de *V. vinifera*.
2. Determinar cómo se modifican los ciclos diarios de potencial hídrico y conductancia estomática de acuerdo a la estación del año en especies del chaparral y en *V. vinifera*.
3. Determinar si existen asociaciones entre los valores de potencial hídrico y conductancia estomática respecto a variables meteorológicas tomadas *in situ*.

Probar si existen diferencias entre los valores de potencial hídrico antes del amanecer y en el medio día con el resto de los valores de los ciclos de 24 horas, en todas las especies utilizadas.

## Capítulo 2. Metodología

---

### 2.1 Área de estudio

Se realizaron mediciones en dos sitios dentro del Valle de Guadalupe, Baja California, México. Los individuos de especies de chaparral se ubicaron dentro del Rancho El Mogor, en un sitio alrededor de 32.030 N, 116.604 O, a 406 msnm. Este sitio tiene un suelo somero (~30 cm), de textura franco arenosa (Franco-Vizcaino y Sosa-Ramirez, 1997). La temperatura media anual es de 17°C, con precipitación media de 309 mm (León *et al.*, 2014). La ladera en la que se ubican los individuos tiene orientación Noroeste-Sureste y pendiente de 30° (Gonzalez-Botello y Bullock, 2010). La vegetación del Rancho El Mogor combina elementos del chaparral con elementos de matorral costero, dominando las especies *Ornithostaphylos oppositifolia*, *Eriogonum fasciculatum*, y *Adenostoma fasciculatum* (Díaz de León, sin publicar). El lugar sufrió un incendio que quemó la mayor parte de la vegetación en septiembre de 1988 (Franco-Vizcaíno y Sosa-Ramirez, 1997). Las mediciones en vid tuvieron lugar en el rancho vitivinícola Monte Xanic, cerca de 32.0962 N, 116.5900 O). Los individuos utilizados fueron de la variedad Cabernet, con edad aproximada de 9 años, y estaban en hileras de orientación Noroeste a Sureste. Durante verano del 2017 el régimen de riego consistió en dos riegos a la semana, con 3 días de intervalo entre uno y otro, 6 horas de riego, equivalentes a 12 litros por planta, siendo el total de 24 litros por semana; se detuvo en los primeros días de octubre, sin riego durante los meses posteriores en otoño. Durante el verano del 2018 el riego fue por goteo cada 6 días durante ~7horas.

### 2.2 Especies de estudio

#### 2.2.1 *Malosma laurina* Nutt. ex Abrams [Anacardiaceae]

Arbusto perene de 2 a 6 m de alto, que crece en matorral costero y chaparral. Tiene hojas lanceoladas oblongas de hasta 10 cm de largo (Turner *et al.*, 1995). Produce un lignotubérculo que le permite rebrotar después de los incendios característicos de la zona. Sus raíces han sido reportadas con una longitud de hasta 13 m (DeSouza *et al.*, 1986; Thomas y Davis, 1989). El  $\Psi$  registrado en individuos adultos va de -2.5 MPa a -0.3 MPa en California (Poole y Miller, 1975) y la conductancia estomática reportada en individuos adultos es de aproximadamente 25  $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  a 400  $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  (DeSouza *et al.*, 1986). En el xilema

presenta grandes vasos de 59.2  $\mu\text{m}$  a 96  $\mu\text{m}$  de diámetro en promedio (Young, 1974; Carlquist y Hoekman, 1985). Es una especie propensa a embolismos, que los presenta aún en condiciones de bajo estrés hídrico (Taylor, 2015), con una pérdida del 50% de la conductividad hidráulica a los -1.6 MPa (Jarbeau *et al.*, 1995); y cierre estomático a los -2 MPa (Miller & Poole, 1979).



**Figura 2.** Individuo de *Malosma* con inflorescencia (©2003 Michael Charters: calphotos.berkeley.edu).

### 2.2.2 *Vitis vinifera* L. [Vitaceae]

Es una planta trepadora caducifolia de origen mediterráneo, pierde sus hojas durante el invierno. Tiene hojas pareadas grandes. En las vides adultas las raíces se hallan en las capas de suelo donde las condiciones edáficas son óptimas (entre 15 cm-50 cm). Pero presenta un desarrollo de raíz en capas poco profundas, para después ser reemplazadas por otras a medida que desciende la capa freática (Reyner, 2013). Es una planta que despliega sus hojas y flores durante días largos, favorecida por duración e intensidad de la luz. La temperatura influye sobre la fotosíntesis llevándola al máximo a los 25°C, y bajando más allá de los 25°C (Reyner, 2013). Existe una diferencia en el funcionamiento de las hojas dependiendo de la edad. En las hojas jóvenes, los productos de la fotosíntesis son utilizados en la hoja, mientras que, en las adultas, estos migran hacia otros órganos receptores. Cuando se llega a la parada de crecimiento las hojas van entrando progresivamente en reposo, disminuyendo la actividad fotosintética (Reyner, 2013).

Generalmente es clasificada como una especie isohídrica, aunque en algunas situaciones dependientes del tipo de suelo, o en algunas variedades, se han observado patrones de anisohidria. Al parecer esta variación depende del origen geográfico de la variedad (Schultz, 2003; Pou *et al.*, 2012). La variedad Cabernet Sauvignon ha sido catalogada como isohídrica por mantener los valores mínimos de  $\Psi$  a medio día, independientemente de los valores de  $\Psi$  del suelo; mediante un control estomático eficiente frente a la sequía (Hochberg *et al.*, 2013; Tramontini *et al.*, 2014). Los valores reportados de  $\Psi$  están entre 0.05 MPa y 2 MPa, y de  $g_s$  se encuentran entre  $100 \text{ mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  y  $400 \text{ mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  dependiendo del estado hídrico de la planta (Williams y Araujo, 2002; Perrone *et al.*, 2012; Hugalde y Vila, 2014).



**Figura 3.** Hoja e individuos de *V. vinifera* var. *Cabernet-Sauvignon* durante junio del 2018 en Monte Xanic.

### 2.2.3 *Xylococcus bicolor* Nutt. [Ericaceae]

Arbusto perenne de hojas anchas esclerófilas, de 1 m hasta 2.5 m de alto (Rebman y Roberts, 2012). Su floración es de enero a marzo (Baldwin *et al.*, 2012). No hay reportes sobre el estudio de su sistema radicular, por lo que es desconocida su dimensión y estructura. Especies cercanas a esta taxonómica y ecológicamente como *Arctostaphylos glauca* Lindl. [Ericaceae] y *A. glandulosa* Eastw. [Ericaceae] presentan características diferentes en sus raíces. *A. glauca* posee un sistema de raíz grande, distribuido en su mayoría en las capas superficiales del suelo, con ramas laterales de hasta 10 m de distancia y unas pocas penetrando hasta 3.2 m., mientras que *A. glandulosa* tiene un sistema de raíz profundo, pasando entre pequeñas fracturas del suelo, llegando a los 3.6 m de profundidad (Hellmers *et al.*, 1965). Tiene

reportados valores de tensión del  $\Psi$  de entre -8.6 MPa y -10 MPa (Pivovarovoff *et al.* 2018).



**Figura 4.** Individuo de *Xylococcus bicolor* con inflorescencia e infrutescencia (©2013 Keir Morse: calphotos.berkeley.edu).

### 2.3 Toma de datos

Para obtener las series de datos para el análisis de periodicidad circadiana, las mediciones se realizaron de forma continua cada dos horas durante 72 horas, para obtener 36 mediciones por individuo; éstas fueron consideradas como el mínimo necesario para poder determinar su periodicidad circadiana (Zielinski *et al.*, 2014). Estas mediciones fueron realizadas en seis individuos adultos por especie, con un tiempo de realización total aproximada de 10 minutos para el corte de material, de 15 a 25 minutos en la medición del potencial hídrico, y de 10 a 30 minutos durante la medición de la conductancia estomática. Las especies seleccionadas en chaparral, *Xylococcus bicolor* y *Malosma laurina*, son especies comunes en el área de estudio (Díaz de León, sin publicar), y de igual forma se midieron seis individuos de vid (*Vitis vinifera*) en el segundo sitio de estudio en Monte Xanic. Las mediciones fueron realizadas en verano, otoño, invierno y en primavera buscando tener diferentes fotoperiodos, en días cercanos al máximo de horas luz, al mínimo, y días cercanos a los equinoccios, con sus consecuentes diferencias en las condiciones ambientales. Para *Vitis*, debido a su fenología no hubo medición de primavera, ya que no tenía hojas, por lo que se realizó otra medición de verano, muy cercana al solsticio.

### 2.3.1 Potencial hídrico

Para la medición de  $\Psi_{\text{tallo}}$ , antes de cortar la hoja o rama, se le permitió llegar a equilibrio con el resto de la planta, introduciéndola durante 10-15 minutos en una bolsa opaca con papel saturado con agua y habiendo exhalado en ella para lograr una saturación de dióxido de carbono. El material fue procesado de forma inmediata tras la toma de muestras cada dos horas, a excepción de algunas horas nocturnas, cuando solo se realizaron los cortes del material equilibrado, manteniéndolo en las bolsas dentro de una hielera para evitar su desecación y cuantificando el  $\Psi_{\text{tallo}}$  a la mañana siguiente. Para conocer el  $\Psi_{\text{tallo}}$  se utilizó el método de cámara de presión (Scholander *et al.*, 1965), con la cámara de presión modelo 1505D (PMS Instruments, Albany, OR, USA); este método consiste en la aplicación de presión a la hoja o rama por medio de algún gas inerte comprimido en una cámara sellada, de la cual sólo sobresale el tallo de la muestra. Se aumenta la presión gradualmente, observando el corte del tallo hasta que expulsa savia del xilema. Esta lectura de presión es equivalente, pero en valor inverso al  $\Psi_{\text{tallo}}$  de la muestra (Figura 1).



**Figura 5.** Esquema de método de cámara de presión para medición de potencial hídrico en plantas vasculares (Tomado de Scholander *et al.*, 1965).

### 2.3.2 Conductancia estomática

Las mediciones consecutivas se realizaron en una sola rama por individuo por especie. Una rama con exposición hacia el sur fue seleccionada, independiente de las utilizadas para cuantificar el  $\Psi_{\text{tallo}}$ , tratando de utilizar el mismo grupo de hojas durante la duración del experimento. Estas fueron tomadas en la cara abaxial de las hojas utilizando el porómetro foliar SC-1 (Decagon Devices Inc, Pullman, WA, USA). Previo a las mediciones, la humedad o la suciedad de las hojas fue eliminada con papel secante. Para la obtención de medidas precisas se realizaron calibraciones del equipo varias veces al día, conforme ocurrían cambios de temperatura (en °C) y humedad relativa (en %). En cada medición de  $g_s$ , se corroboró la temperatura ambiental y humedad relativa a un cm aproximadamente de la superficie abaxial de la hoja utilizando un termohigrómetro (Traceable humidity temperature pen, Thomas Scientific).

### 2.3.3 Parámetros micrometeorológicos

Los parámetros ambientales cuantificados fueron la temperatura ambiental (TA), humedad relativa (HR), precipitación (P), radiación fotosintéticamente activa (PPFD), contenido de agua del suelo a 10, 15, 25 cm (SWC), y déficit de presión de vapor de agua (VPD). Se utilizaron los datos capturados por dos torres de Covariación de Vórtices, una en cada sitio. Estas incluyen equipos de medición ambiental como analizador de gases CO<sub>2</sub>- H<sub>2</sub>O en infrarrojo (LI7500, LI-COR, Lincoln, NE, USA), anemómetro ultrasónico (WindMaster, Gill Instruments, Hampshire, UK), sensor de temperatura y humedad relativa del aire (HMP155, Vaisala, Helsinki, Finland), pluviómetro digital (TR-525M, Texas Electronics, TX, USA), piranómetros para medir la radiación neta (NR Lite2, Kipp & Zonen), radiación global (LI 200R, LI-COR, Lincoln, NE, USA) y radiación fotosintéticamente activa (LI 190R, LI-COR, Lincoln, NE, USA), sensores de temperatura y humedad de suelo (Hydra Probe II, Stevens, Portland, OR, USA), y sensores para medir los flujos de calor de suelo (HFP01, Hukseflux, Delf, The Netherlands). Los valores de los parámetros meteorológicos se obtuvieron con los datos correspondientes a los 10 minutos previos y posteriores a cada hora de medición, generando un promedio y una desviación estándar para cada variable.

## 2.4 Análisis estadístico

Para el análisis del ritmo circadiano en las series de datos se utilizó la plataforma online BioDare2 (biodare2.ed.ac.uk) (Zielinski *et al.*, 2014). Los análisis se realizaron por tres métodos: periodograma de Enright (1965) modificado por Sokolove y Bushell (1978), el cual utiliza valores de varianza (QP), al mayor valor de QP corresponde el ritmo real; y la transformada rápida de Fourier cuadrados no lineales (Plautz *et al.*, 1997); y por el método modificado de Fourier, que utiliza funciones de coseno para construir el modelo, desarrollado especialmente para calcular ritmos circadianos bajo *entrainment* (Edwards *et al.*, 2010). Para analizar los valores obtenidos de las mediciones de  $\Psi$  y conductancia, y determinar la existencia del ritmo circadiano, su periodicidad y amplitud se utilizó la opción de *linear detrending* que alinea los datos para tener un valor más exacto de periodicidad. También se analizaron los datos meteorológicos para determinar si presentan un patrón diario y las características del mismo, utilizando el promedio de 20 minutos alrededor de los mismos puntos de tiempo que se utilizaron para  $\Psi$  y  $g_s$ .

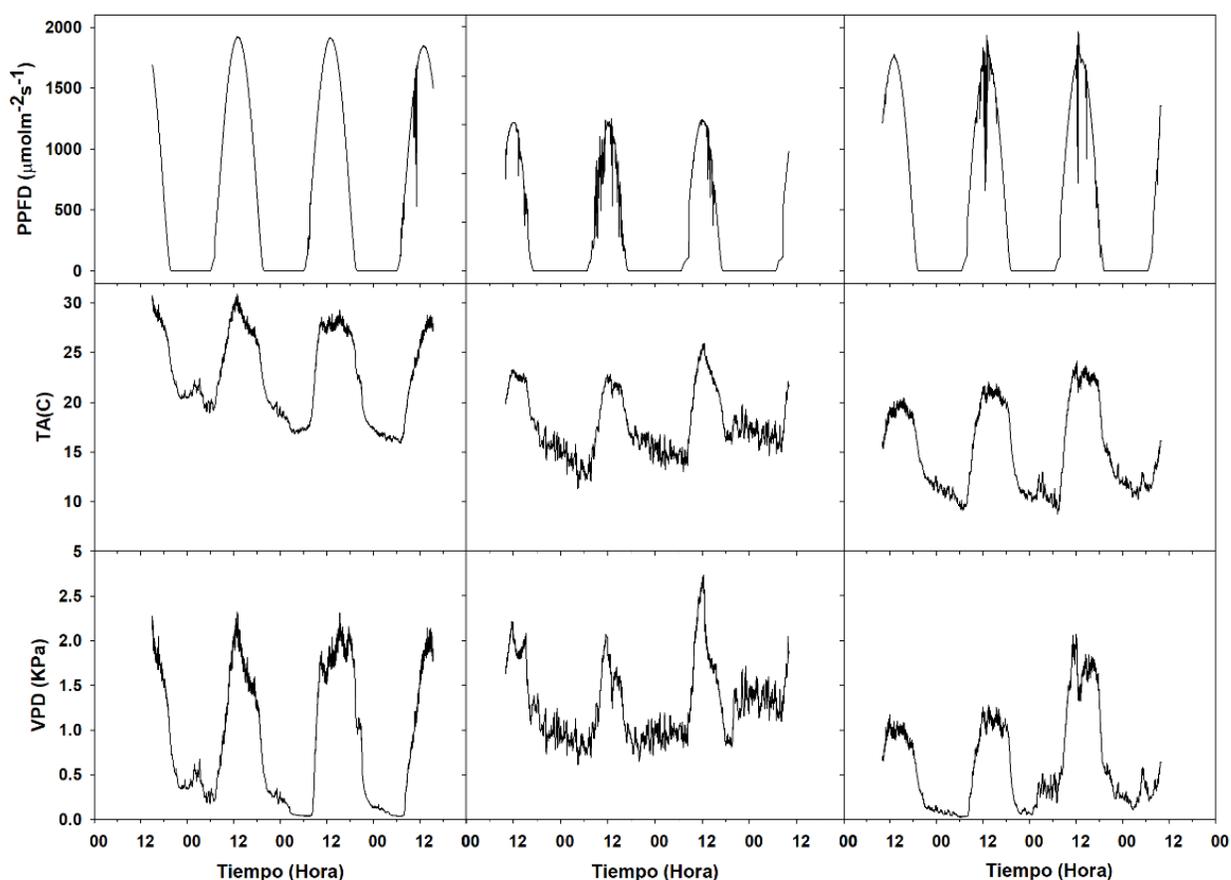
Para determinar los patrones de asociación entre los valores de  $\Psi$  y  $g_s$  respecto a los micrometeorológicos se realizaron correlaciones bayesianas utilizando el programa JASP (Version 0.8.1.1, JASP Team, 2017). Como gran parte de las variables meteorológicas estuvieron altamente relacionadas (particularmente TA y PPF), se realizaron regresiones múltiples en SigmaPlot versión 11.0 (Systat Software, San Jose, CA) determinando la contribución de cada una de ellas a el comportamiento de las dos variables fisiológicas.

También se correlacionaron los valores nocturnos de  $g_s$  para determinar la asociación entre esta y las condiciones ambientales. Y finalmente, para evaluar si las plantas se aclimatan al estado hídrico del suelo durante la noche (esto es, un incremento en los valores de  $\Psi$  durante la noche) se realizaron correlaciones entre la cantidad de horas después del anochecer y los valores de  $\Psi$ . Para las correlaciones significativas, se realizaron correlaciones con las variables micrometeorológicas antes mencionadas para determinar la existencia de relación entre estos.

## Capítulo 3. Resultados

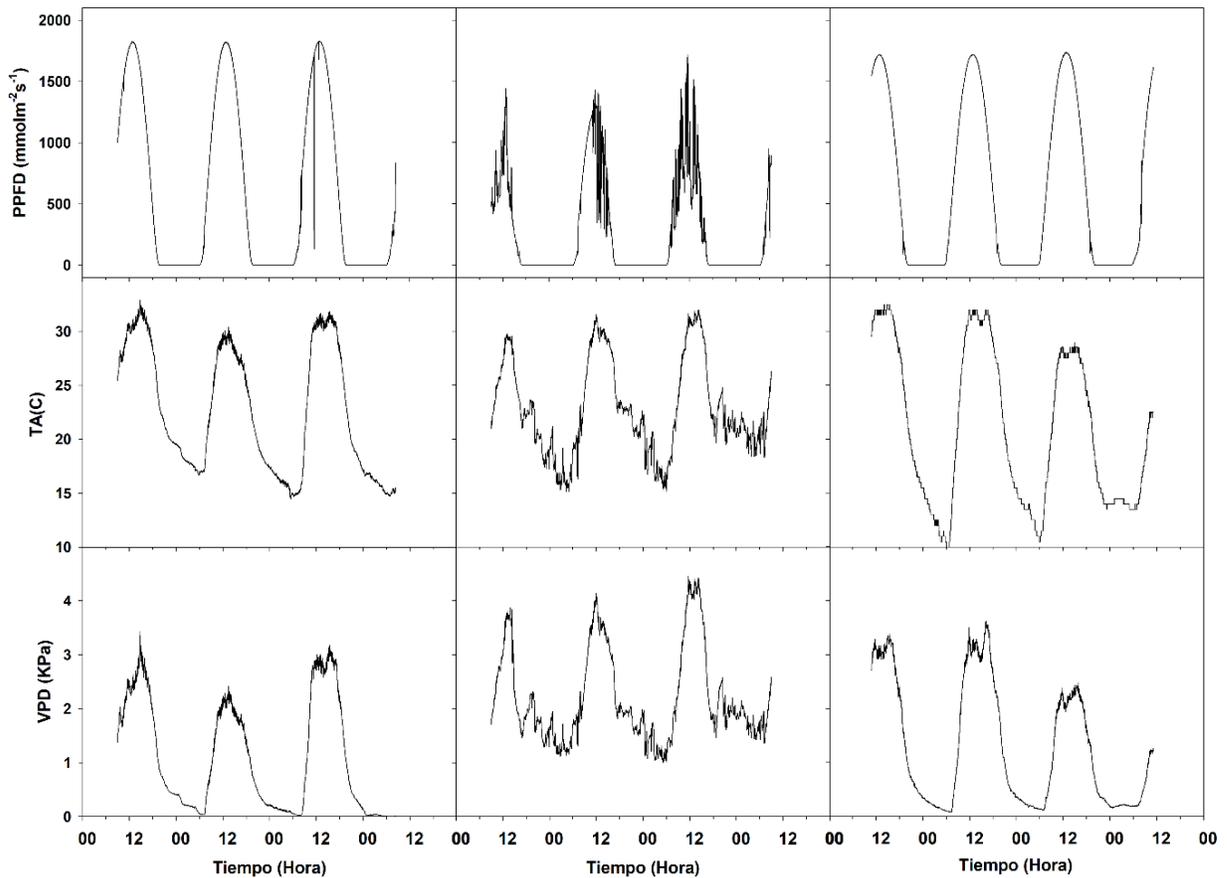
### 3.1 Variables meteorológicas

Los cambios estacionales se reflejaron en distinta magnitud en cada una de las variables meteorológicas. En El Mogor los valores máximos de PPFD se obtuvieron en agosto y los mínimos en enero, con una diferencia marcada de  $400 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ ; reflejando los cambios en la incidencia de luz entre temporadas. En cuanto a temperatura, los valores mayores durante el día y la noche ocurrieron en agosto, con máximas de  $31^\circ\text{C}$ , mientras que las máximas en enero llegaron hasta  $26^\circ\text{C}$  (Fig. 6). Al contrario, los valores de VPD son más altos durante el invierno, especialmente durante la noche, producto de la baja humedad relativa que se mantuvo durante los tres días de medición entre 18% y 61%, comparado con entre 42% y 98% en verano.



**Figura 6.** Variación de las características ambientales en agosto del 2017 (izquierdo), enero del 2018 (medio), y abril del 2018 (derecha) en el rancho El Mogor (*Malosma* y *Xylococcus*; hora local).

En Monte Xanic las magnitudes de PPFD son similares, con valores de  $1900 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  durante agosto y de  $1500 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  en noviembre. Durante noviembre se registraron nublados parciales, reflejado en la variación constante observada en los tres días. Los rangos en los valores de temperaturas fueron muy cercanos entre verano del 2017 y otoño (valores de verano entre  $14^\circ\text{C}$  y  $33^\circ\text{C}$ , y en otoño entre  $15^\circ\text{C}$  y  $32^\circ\text{C}$ ), teniendo el rango más amplio las temperaturas del verano del 2018 (entre  $10^\circ\text{C}$  y  $32^\circ\text{C}$ ) (Fig.7). Se tuvieron valores de VPD más altos en otoño, llegando a 4.4 KPa, comparado con 3.4 KPa en verano del 2017 y 3.6 KPa en verano del 2018, debido a la similitud entre las temperaturas, y a la mayor humedad en ambos veranos, de entre 23% y 99%, que contrasta con los 6% a 45% durante otoño.



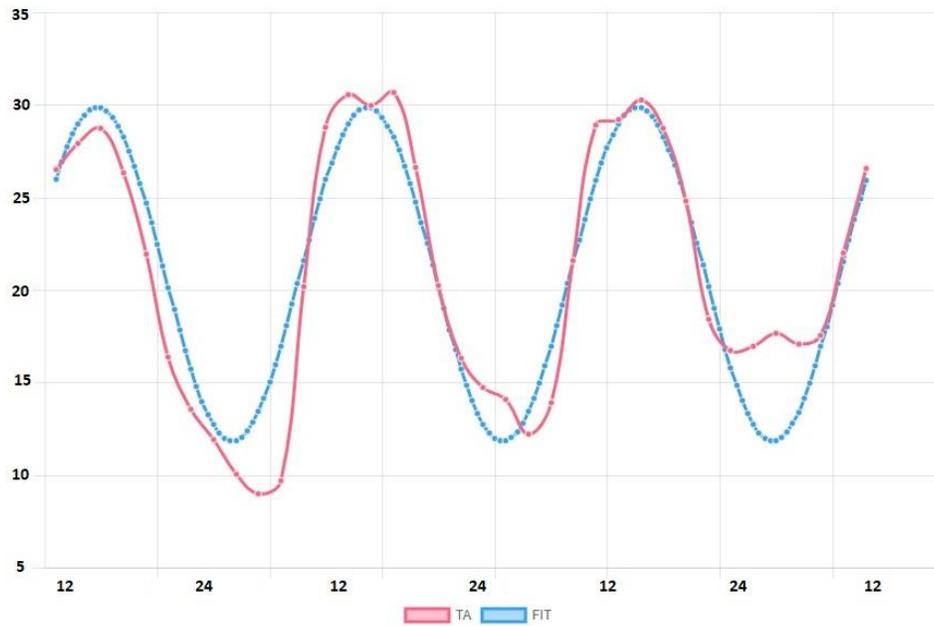
**Figura 7.** Variación de las características ambientales en agosto del 2017 (izquierda), noviembre del 2017 (centro) y junio del 2018 (derecha) en Monte Xanic (*Vitis*).

### 3.1.1 Ciclicidad diaria de las variables ambientales

En general se encontró una periodicidad cercana a las 24 horas en las variables atmosféricas (PPFD, TA, VPD), y en pocos casos en el contenido de agua en el suelo, y los que se obtuvieron presentan valores de error muy altos (Tabla 1 y 2, figura. 8 y 9; Anexo B: Tabla 27 a 32). Los valores máximos, reflejados en la fase, primero fueron alcanzados en tiempo por PPFD, seguida por TA o VPD.

**Tabla 1.** Análisis de la periodicidad de las variables ambientales en las tres temporadas (2017-2018) en Monte Xanic por el método de NLLS. NA: No presenta periodo cercano a las 24 horas.

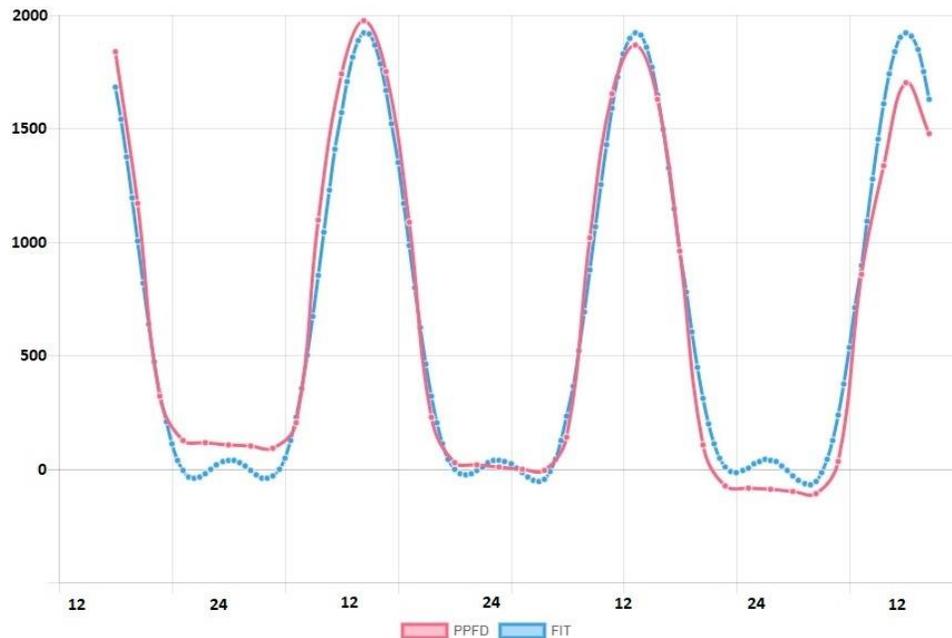
|      | Temporada | Periodo | Fase  | Amplitud | GOF  | Error |
|------|-----------|---------|-------|----------|------|-------|
| PPFD | V         | 24.05   | 12.82 | 916      | 0.11 | 0.09  |
| TA   | V         | 24.12   | 14.55 | 7.29     | 0.26 | 0.23  |
| VPD  | V         | 23.9    | 14.73 | 1.27     | 0.3  | 0.27  |
| SWC1 | V         | 24.82   | 10.21 | 0.01     | 0.26 | 0.27  |
| SWC2 | V         | 24.99   | 9.87  | 0.01     | 0.32 | 0.31  |
| SWC3 | V         | 25.13   | 20.11 | 0.005    | 0.8  | 0.75  |
| PPFD | V         | 24.05   | 12.57 | 884      | 0.17 | 0.13  |
| TA   | V         | 24.01   | 14.68 | 9.01     | 0.40 | 0.22  |
| VPD  | V         | 24.39   | 13.82 | 1.34     | 0.45 | 0.26  |
| SWC1 | V         | NA      | NA    | NA       | NA   | NA    |
| SWC2 | V         | NA      | NA    | NA       | NA   | NA    |
| SWC3 | V         | -       | -     | -        | -    | -     |
| PPFD | O         | 23.76   | 11.88 | 455.3    | 0.35 | 0.31  |
| TA   | O         | 23.54   | 14.83 | 5.52     | 0.35 | 0.29  |
| VPD  | O         | 23.66   | 14.16 | 0.98     | 0.42 | 0.38  |
| SWC1 | O         | 24.93   | 10.83 | 0.004    | 0.73 | 0.6   |
| SWC2 | O         | 24.77   | 11    | 0.004    | 0.72 | 0.58  |
| SWC3 | O         | -       | -     | -        | -    | -     |



**Figura 8.** Modelo construido por medio del método de NLLS para la temperatura en el mes de junio del 2018 en Monte Xanic. Rosa: Valores obtenidos de PPFD, Azul: Ajuste realizado mediante método de NLLS.

**Tabla 2.** Análisis de la periodicidad de las variables ambientales en las tres temporadas (2017-2018) en El Mogor por el método de NLLS. NA: No presenta periodo cercano a las 24 horas.

|      | Temporada | Periodo | Fase  | Amplitud | GOF  | Error |
|------|-----------|---------|-------|----------|------|-------|
| PPFD | V         | 23.97   | 13.24 | 943      | 0.18 | 0.13  |
| TA   | V         | 24.39   | 13.84 | 5.77     | 0.26 | 0.19  |
| VPD  | V         | 24.52   | 13.73 | 0.97     | 0.27 | 0.20  |
| SWC1 | V         | NA      | NA    | NA       | NA   | NA    |
| SWC2 | V         | 24.41   | 19.99 | 0.0024   | 0.60 | 0.39  |
| SWC3 | V         | 22.98   | 5.09  | 0.0036   | 0.59 | 0.77  |
| PPFD | I         | 24.07   | 11.79 | 495      | 0.2  | 0.22  |
| TA   | I         | 23.75   | 14.44 | 3.62     | 0.32 | 0.32  |
| VPD  | I         | 23.02   | 14.34 | 0.4      | 0.56 | 0.55  |
| SWC1 | I         | 26.23   | 18.32 | 0.0009   | 0.56 | 0.73  |
| SWC2 | I         | 54.62   | 0.54  | 0.0010   | 1    | 0.85  |
| SWC3 | I         | 23.9    | 13.19 | 0.0019   | 0.61 | 0.53  |
| PPFD | P         | 23.84   | 13.08 | 842      | 0.21 | 0.17  |
| TA   | P         | 24.03   | 14.58 | 5.66     | 0.48 | 0.28  |
| VPD  | P         | 23.91   | 14.9  | 0.64     | 0.48 | 0.36  |
| SWC1 | P         | 24.99   | 20.99 | 0.0012   | 0.76 | 0.64  |
| SWC2 | P         | 25.12   | 18.16 | 0.0012   | 0.81 | 0.81  |
| SWC3 | P         | 20.82   | 19.59 | 0.0019   | 0.97 | 0.93  |



**Figura 9.** Modelo construido por medio del método de NLLS para la PPFD en el mes de agosto del 2017 en El Mogor. Rosa: Valores obtenidos de TA, Azul: Ajuste realizado mediante método de NLLS.

### 3.2 Variación del potencial hídrico y conductancia estomática a lo largo de ciclos diarios.

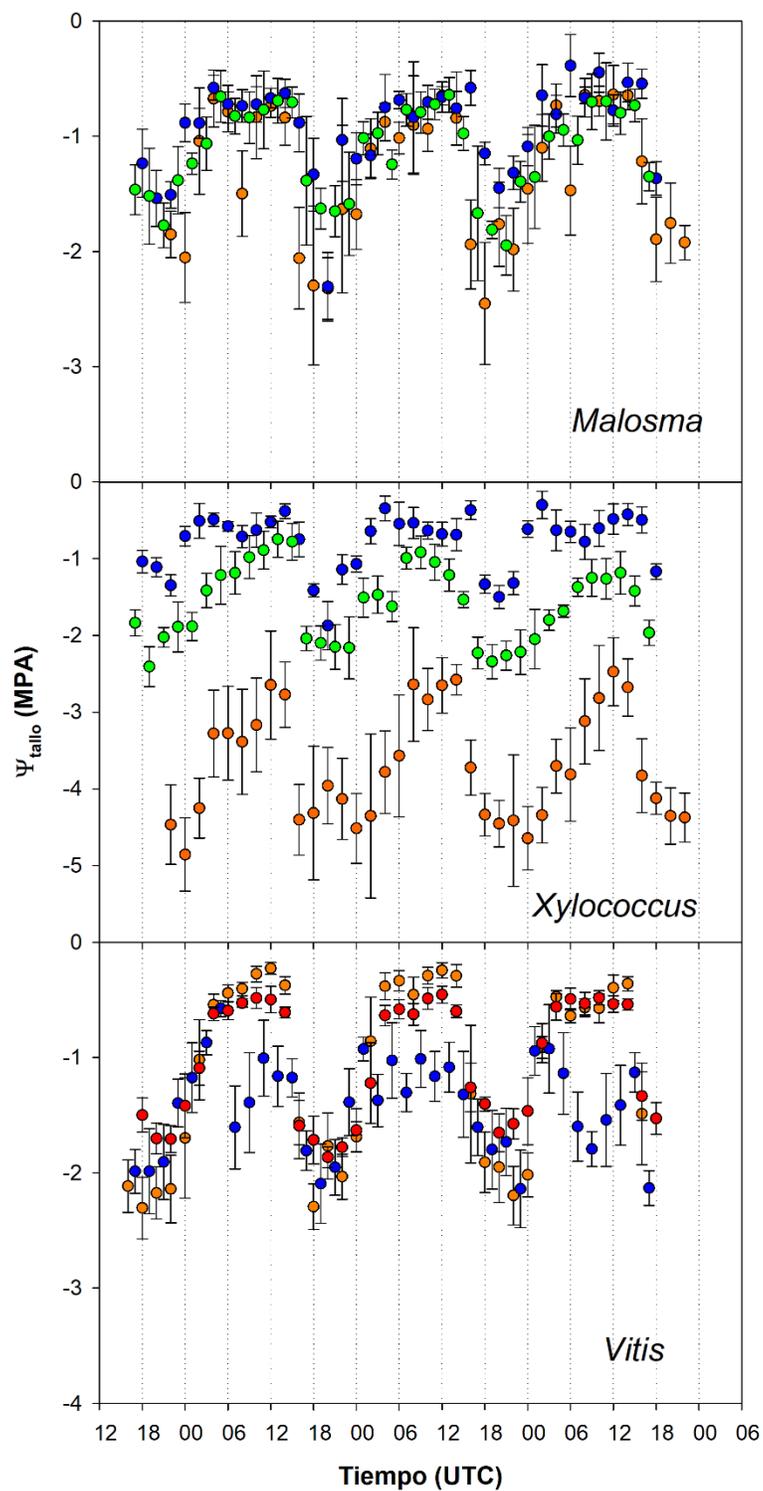
Se dificultó la toma de datos de  $g_s$  en varios de los periodos de medición debido a la presencia de neblina y/o alta humedad relativa, lo cual sucedió en cuatro de los seis periodos de muestreo. Las muestras que fue posible obtener fueron 24 mediciones de  $g_s$  para *Xylococcus* en verano y 18 en primavera; 31 de  $g_s$  para *Malosma* en verano del 2017; y para *Vitis* se obtuvieron los 36 datos de  $g_s$  en verano de 2017 y 33 en verano de 2018; en el resto de los casos de  $g_s$  se obtuvieron los 37 datos. Para  $\Psi$ , no hubo datos faltantes para ninguna estación y especie.

Se observó una variación cíclica constante en los valores máximos y mínimos en la mayoría de los casos de  $g_s$  y en todos los de  $\Psi$  (Fig.10 y 11), correspondiente a un ciclo cercano a las 24 horas. Para  $g_s$ , los máximos ocurrieron durante las horas centrales del día y los mínimos en las horas de oscuridad. Para el

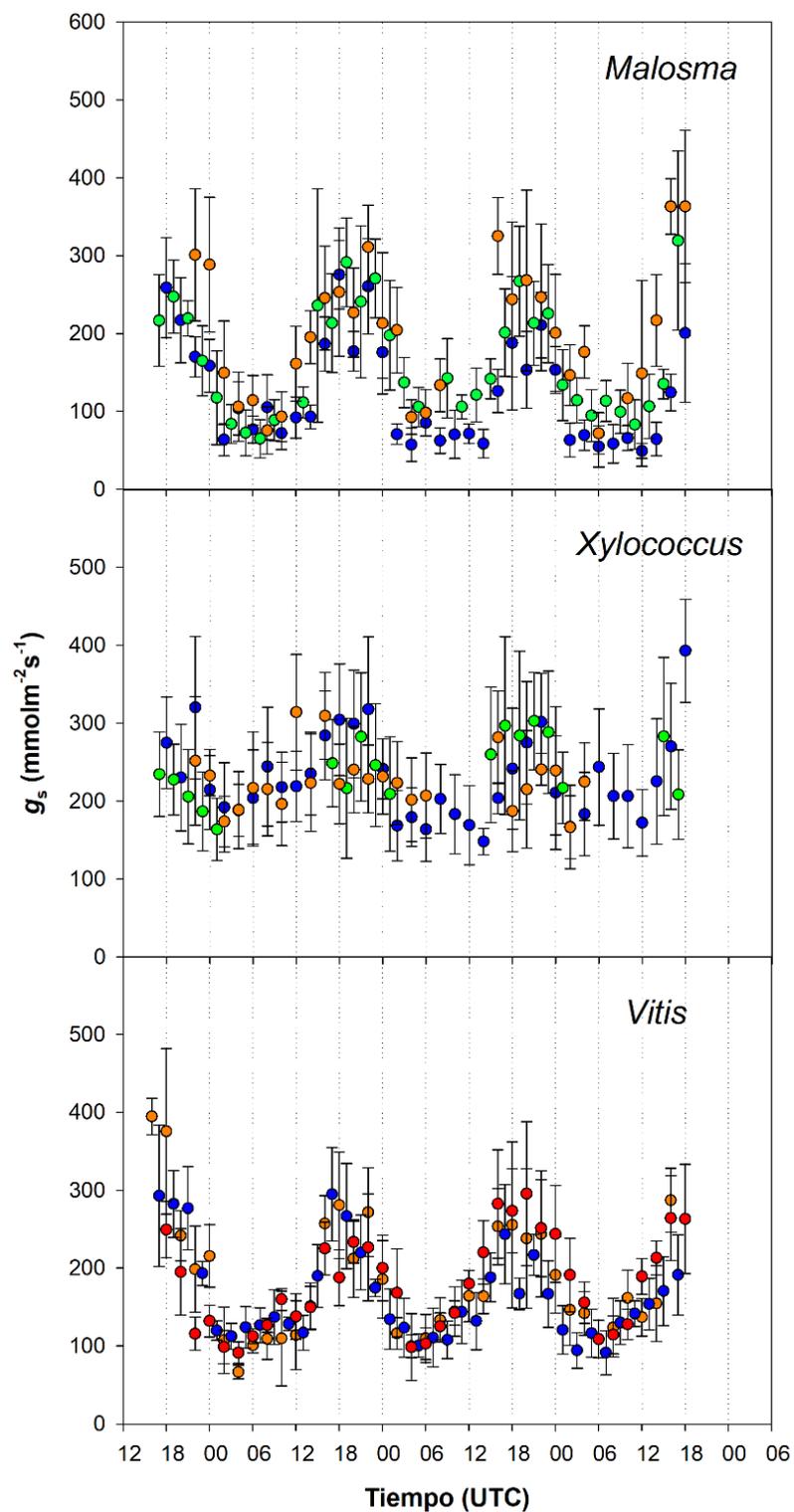
$\Psi$  estos valores máximos y mínimos presentaron el mismo patrón, pero de forma inversa, cuyos valores mayores sucedieron durante las horas de oscuridad y los menores en las horas centrales del día (Fig.8). En el caso de  $g_s$  de *Xylococcus*, en verano y primavera no se pudo determinar la presencia o ausencia de un ciclo circadiano debido a la falta de datos.

El rango anual de  $g_s$  para *Malosma* fue de entre 363.05  $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  y 49.15  $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$ ; para *Vitis* de entre 394.83  $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  y 66.48  $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$ ; y para *Xylococcus* de entre 393  $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  y 148.17  $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  (Tab. 3). *Xylococcus* mostró los valores más negativos de  $\Psi$  para todas las especies, llegando durante el verano a valores mínimos de -4.85 MPa y máximos de -2.4 MPa. Se observa una variación a través de los días en todos los casos, llegando a existir una amplia diferencia entre los valores máximos entre los ciclos diarios de cada temporada. Esta diferencia fue cercana a 1 MPa para el  $\Psi$ , a los 100  $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  para la  $g_s$  (Fig. 11).

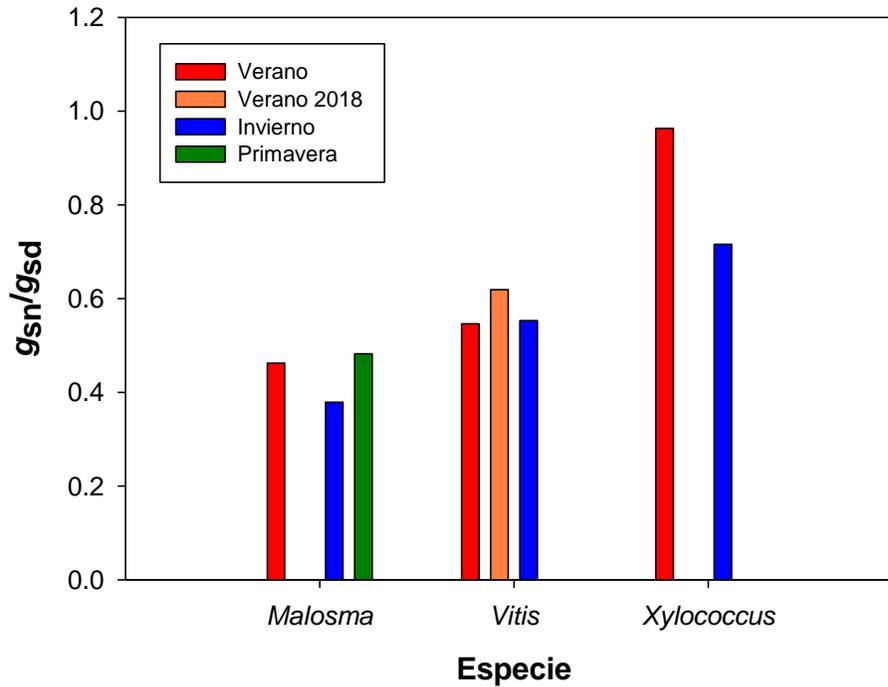
La relación proporcional entre  $g_s$  nocturna y  $g_s$  diurna es alta para las tres especies, en especial para *Xylococcus* con 0.96 en verano y 0.71 en invierno, mientras la relación más baja fue la de *Malosma* durante el invierno, con un valor de 0.37. Es de notar que durante todos los muestreos no se observaron valores de  $g_s$  nocturna iguales a cero. Para los tres muestreos en ambas temporadas la relación es cercana o superior al 50% de la conductancia diurna. En general la variación de día como de noche fue menor durante el invierno (Tab. 3).



**Figura 10.** Potencial hídrico en verano (naranja: 2017 y rojo: 2018), primavera (verde), invierno (azul) y otoño (*Vitis*: azul) para periodo de 72 horas. Agosto, enero y abril en El Mogor (*Malosma* y *Xylococcus*) y agosto, noviembre y junio en Monte Xanic (*Vitis*). Barras de error a partir de desviación estándar. La hora está en horario UTC.



**Figura 11.** Conductancia estomática en verano (naranja: 2017 y rojo: 2018), otoño (*Vitis*: azul), invierno (azul), y primavera del 2018 (verde) para periodo de 72 horas. Agosto, enero y abril en El Mogor (*Malosma* y *Xylococcus*); y agosto, noviembre y junio en Monte Xanic (*Vitis*). Barras de error a partir de desviación estándar. El tiempo está en horario UTC.



**Figura 12.** Relación entre conductancia estomática nocturna y diurna en las tres especies durante todo el año.

**Tabla 3.** Relación de valores entre de conductancia estomática diurna y conductancia estomática nocturna para las tres especies en agosto, y sus rangos de valores. *s*: desviación estándar. \*Verano 2018

| Especie           | Temporada | $g_s$ día | <i>s</i> | Max   | Min   | $g_s$ noche | <i>s</i> | Max   | Min   | $g_{sn}/g_{sd}$ |
|-------------------|-----------|-----------|----------|-------|-------|-------------|----------|-------|-------|-----------------|
| <i>Malosma</i>    | Verano    | 250.5     | 62.6     | 363.0 | 146.4 | 115.6       | 33.2     | 176.1 | 71.8  | 0.462           |
| <i>Vitis</i>      | Verano    | 224.6     | 73.6     | 394.7 | 107.5 | 122.5       | 26.5     | 164.1 | 66.4  | 0.546           |
| <i>Vitis</i>      | Verano*   | 212.7     | 46.3     | 295.6 | 98.7  | 131.5       | 20.6     | 189.2 | 91.2  | 0.619           |
| <i>Xylococcus</i> | Verano    | 229.0     | 35.7     | 309.3 | 166.3 | 220.5       | 39.5     | 314.0 | 188.5 | 0.963           |
| <i>Malosma</i>    | Invierno  | 189.6     | 45.5     | 275.3 | 124.2 | 71.8        | 15.6     | 105.3 | 49.1  | 0.379           |
| <i>Xylococcus</i> | Invierno  | 273.8     | 49.7     | 393.0 | 203.6 | 196.0       | 27.6     | 244.3 | 148.1 | 0.716           |
| <i>Vitis</i>      | Otoño     | 220.9     | 47.8     | 294.8 | 166.8 | 122.2       | 16.0     | 153.9 | 91.3  | 0.553           |
| <i>Malosma</i>    | Primavera | 213.2     | 55.5     | 319.2 | 117.5 | 102.8       | 21.3     | 142.5 | 65.0  | 0.482           |
| <i>Xylococcus</i> | Primavera | 242.2     | 40.9     | 302.6 | 163.4 | -           | -        | -     | -     | -               |

### 3.2.1 Ritmo circadiano de la conductancia estomática

En general para todos los valores, a excepción de dos casos en *Xylococcus*, se encontró periodicidad circadiana en la conductancia estomática con valores entre 23 y 25 horas (Tablas 4 a 6; Anexo C). Las fases calculadas fueron similares en todas las especies: en ambas temporadas y por los tres métodos, rondando las horas del mediodía, estando la mayoría entre las 10 y las 14 horas. De igual forma la amplitud fue similar en las especies para los tres métodos, con la diferencia de que en invierno fue menor en la mayoría de los casos, con la excepción de *Xylococcus* por el método de Enright.

Es de notarse el comportamiento bimodal en los valores al medio día observados durante todo el año, debido a la disminución de  $g_s$  en el cénit para las tres especies, aunque más claramente observable en en *Malosma* y en *Vitis*. Junto a este comportamiento bimodal en algunos casos también pueden observarse aumentos y disminuciones durante la noche cada dos horas, teniendo como resultado un aparente ritmo de seis horas, teniendo 4 ciclos por día (Fig. 13).

En verano los análisis arrojaron valores similares para el periodo de las tres especies, estando cercano a las 24 horas, entre 23 y 24 horas. Por el extraño comportamiento y la falta de datos, la  $g_s$  de *Xylococcus* durante agosto no fue posible de clasificar como circadiana o no circadiana, obteniendo valores de GOF y de Error altos, incluso no se encontró ritmicidad por el método FFT NLLS. Las fases obtenidas para las dos especies restantes tuvieron diferencias: *Malosma* tuvo la fase antes o después del mediodía, y para *Vitis* siempre fue antes. La amplitud fue similar en los tres métodos para las dos especies, cercano a los  $100 \text{ mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$ , por lo que la variación total es de  $200 \text{ mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  entre el día y la noche.

**Tabla 4.** Valores característicos de los modelos construidos por medio del método de periodograma de Enright para la  $g_s$  de las tres especies en todas las temporadas. \*Verano 2018.

|                   | Temporada | Periodo | Fase  | Amplitud | GOF  | Error |
|-------------------|-----------|---------|-------|----------|------|-------|
| <i>Malosma</i>    | V         | 23.60   | 10.37 | 110.00   | 0.47 | 0.47  |
| <i>Vitis</i>      | V         | 24.10   | 10.95 | 104.50   | 0.47 | 0.47  |
| <i>Vitis</i>      | V*        | 25.50   | 11.00 | 80.97    | 0.39 | 0.39  |
| <i>Xylococcus</i> | V         | 22.50   | 11.09 | 60.38    | 0.62 | 0.62  |
| <i>Malosma</i>    | I         | 24.60   | 8.88  | 86.58    | 0.33 | 0.33  |
| <i>Xylococcus</i> | I         | 24.00   | 13.80 | 69.33    | 0.61 | 0.61  |
| <i>Vitis</i>      | O         | 23.80   | 12.61 | 81.19    | 0.46 | 0.46  |
| <i>Malosma</i>    | P         | 24.90   | 10.60 | 80.91    | 0.42 | 0.42  |
| <i>Xylococcus</i> | P         | 25.50   | 6.21  | 56.26    | 0.82 | 0.82  |

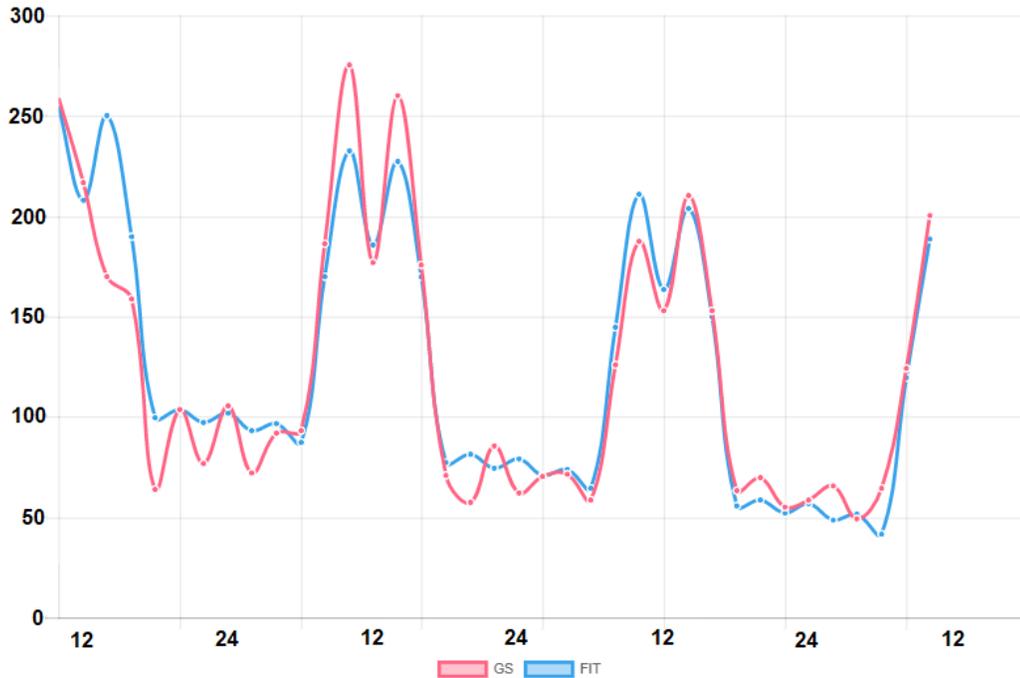
**Tabla 5.** Valores característicos de los modelos construidos por medio del método modificado de Fourier para la conductancia estomática de las tres especies en todas las temporadas. \*Verano 2018.

|                   | Temporada | Periodo | Fase  | Amplitud | GOF  | Error |
|-------------------|-----------|---------|-------|----------|------|-------|
| <i>Malosma</i>    | V         | 23.44   | 15.62 | 108.90   | 0.43 | 0.43  |
| <i>Vitis</i>      | V         | 23.74   | 10.82 | 105.70   | 0.52 | 0.52  |
| <i>Vitis</i>      | V*        | 25.20   | 9.70  | 72.47    | 0.43 | 0.43  |
| <i>Xylococcus</i> | V         | 19.54   | 11.62 | 62.71    | 0.46 | 0.46  |
| <i>Malosma</i>    | I         | 24.04   | 9.84  | 76.83    | 0.35 | 0.35  |
| <i>Xylococcus</i> | I         | 23.78   | 12.11 | 62.20    | 0.69 | 0.69  |
| <i>Vitis</i>      | O         | 23.92   | 12.54 | 81.51    | 0.48 | 0.48  |
| <i>Malosma</i>    | P         | 24.24   | 12.08 | 83.45    | 0.50 | 0.50  |
| <i>Xylococcus</i> | P         | 29.76   | 0.52  | 62.38    | 0.52 | 0.52  |

En invierno, el periodo y la fase mostraron diferencia en sus valores dependiendo del método, pero siempre cercanos a las 24 horas en el periodo, y la fase cercana a las horas centrales (11-13). La amplitud fue similar en las tres especies rondando los 70-80  $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$ , que es menor que en verano (Tablas 4 a 6, fig.13). En primavera de nuevo faltaron datos para *Xylococcus*, por lo que no se pudo determinar la presencia o ausencia de ritmicidad. No hubo información de *Vitis* para esta temporada, pero en otoño presentó valores similares al verano del 2018. Para *Malosma* de nuevo se obtuvo una periodicidad cercana a las 24 horas, una fase cercana al medio día, y una amplitud intermedia entre los valores de invierno y verano.

**Tabla 6.** Valores característicos de los modelos construidos por medio del método de FFT NLLS para la conductancia estomática de las tres especies en todas las temporadas. \*Verano 2018.

|                   | Temporada | Periodo | Fase  | Amplitud | GOF  | Error |
|-------------------|-----------|---------|-------|----------|------|-------|
| <i>Malosma</i>    | V         | 23.34   | 13.69 | 102.70   | 0.46 | 0.32  |
| <i>Vitis</i>      | V         | 24.50   | 10.47 | 90.83    | 0.65 | 0.38  |
| <i>Vitis</i>      | V*        | 25.24   | 9.58  | 73.15    | 0.43 | 0.26  |
| <i>Xylococcus</i> | V         | NaN     | NaN   | NaN      | NaN  | NaN   |
| <i>Malosma</i>    | I         | 24.52   | 10.70 | 74.96    | 0.45 | 0.38  |
| <i>Xylococcus</i> | I         | 23.80   | 12.55 | 51.22    | 0.50 | 0.62  |
| <i>Vitis</i>      | O         | 23.02   | 12.39 | 69.51    | 0.48 | 0.42  |
| <i>Malosma</i>    | P         | 24.65   | 11.17 | 84.40    | 0.53 | 0.35  |
| <i>Xylococcus</i> | P         | NaN     | NaN   | NaN      | NaN  | NaN   |



**Figura 13.** Modelo construido por medio del método de Fourier para la conductancia estomática de *Malosma* en el mes de enero del 2018. Rosa: Valores obtenidos de conductancia estomática, Azul: Ajuste realizado mediante método modificado de Fourier.

### 3.2.2 Ritmo circadiano del potencial hídrico

Los valores de  $\Psi$  presentaron en todas las especies y con los tres métodos, una periodicidad cercana a las 24 horas, a excepción de *Malosma* en invierno por periodograma de Enright. La fase difirió tanto por especie, método y temporada, pudiendo situarse tanto en las horas cercanas a la media noche, en la madrugada, o en la tarde después del atardecer dependiendo del caso (Tablas 7 a 9).

Durante el verano el periodo fue muy cercano a las 24 horas. Los valores obtenidos variaron dependiendo del método: para Enright y modificado de Fourier se obtuvo una fase cercana al amanecer, y con el método NLLS es cercana a la media noche. La amplitud fue cercana a un Megapascal en la mayoría de los casos, entre 0.8 y 1.08 MPa.

**Tabla 7.** Valores característicos de los modelos construidos por medio del método de Periodograma de Enright para el potencial hídrico de las tres especies en las tres temporadas. \*Verano 2018

|                   | Temporada | Periodo | Fase  | Amplitud | GOF  | Error |
|-------------------|-----------|---------|-------|----------|------|-------|
| <i>Malosma</i>    | V         | 24.10   | 5.68  | 0.80     | 0.39 | 0.39  |
| <i>Vitis</i>      | V         | 24.00   | 6.00  | 0.88     | 0.35 | 0.35  |
| <i>Vitis</i>      | V*        | 24.10   | 5.70  | 0.60     | 0.21 | 0.21  |
| <i>Xylococcus</i> | V         | 24.20   | 5.55  | 1.08     | 0.26 | 0.26  |
| <i>Malosma</i>    | I         | 26.70   | 2.16  | 0.62     | 0.58 | 0.58  |
| <i>Xylococcus</i> | I         | 24.60   | 5.66  | 0.56     | 0.46 | 0.46  |
| <i>Vitis</i>      | O         | 24.30   | 20.25 | 0.53     | 0.50 | 0.50  |
| <i>Malosma</i>    | P         | 24.10   | 6.57  | 0.52     | 0.42 | 0.42  |
| <i>Xylococcus</i> | P         | 23.90   | 6.63  | 0.63     | 0.41 | 0.41  |

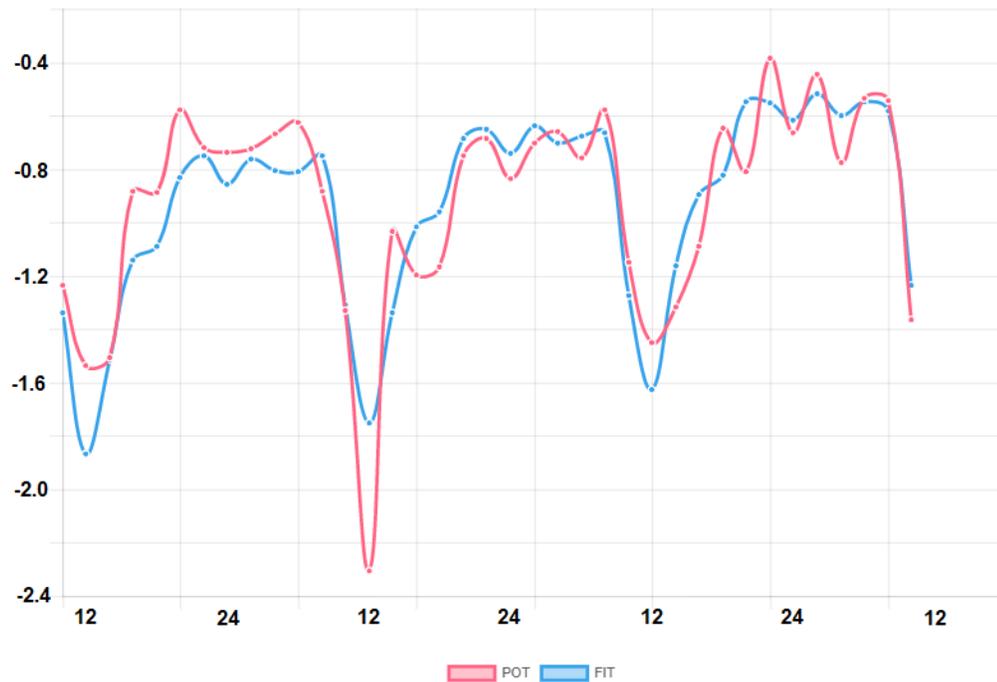
**Tabla 8.** Valores característicos de los modelos construidos por medio del método modificado de Fourier para el potencial hídrico de las tres especies en todas las temporadas. \*Verano 2018

|                   | Temporada | Periodo | Fase  | Amplitud | GOF  | Error |
|-------------------|-----------|---------|-------|----------|------|-------|
| <i>Malosma</i>    | V         | 24.10   | 5.28  | 0.81     | 0.40 | 0.40  |
| <i>Vitis</i>      | V         | 24.48   | 4.14  | 0.93     | 0.38 | 0.38  |
| <i>Vitis</i>      | V*        | 23.82   | 3.78  | 0.60     | 0.26 | 0.26  |
| <i>Xylococcus</i> | V         | 24.16   | 5.40  | 1.08     | 0.28 | 0.28  |
| <i>Malosma</i>    | I         | 23.78   | 21.60 | 0.54     | 0.48 | 0.48  |
| <i>Xylococcus</i> | I         | 24.08   | 18.34 | 0.52     | 0.46 | 0.46  |
| <i>Vitis</i>      | O         | 23.98   | 17.41 | 0.53     | 0.55 | 0.55  |
| <i>Malosma</i>    | P         | 24.20   | 4.26  | 0.54     | 0.46 | 0.46  |
| <i>Xylococcus</i> | P         | 23.94   | 2.47  | 0.62     | 0.44 | 0.44  |

Durante el invierno, el periodo se mantuvo variable pero cercano a las 24 horas, a excepción de lo obtenido por método de Enright para *Malosma*, de 26.7 horas. La fase varió dependiendo de la especie y el método, pero en su mayoría se situó en las horas anteriores a la media noche. La amplitud fue menor en comparación con la obtenida para verano, de entre 0.3 a 0.6 MPa (Tablas 7 a 9, Anexo C). En primavera los periodos fueron muy cercanos a 24 horas, con una amplitud muy similar a la obtenida para invierno de entre 0.4 MPa y 0.6 MPa. La fase en todos los casos fue posterior a la media noche, con algunas estimaciones en el amanecer.

**Tabla 9.** Valores característicos de los modelos construidos por medio del método de NLLS para el potencial hídrico de las tres especies en todas las temporadas. \*Verano 2018

|                   | Temporada | Periodo | Fase  | Amplitud | GOF  | Error |
|-------------------|-----------|---------|-------|----------|------|-------|
| <i>Malosma</i>    | V         | 24.71   | 23.95 | 0.64     | 0.48 | 0.41  |
| <i>Vitis</i>      | V         | 24.65   | 0.41  | 0.95     | 0.42 | 0.29  |
| <i>Vitis</i>      | V*        | 23.98   | 1.62  | 0.65     | 0.37 | 0.21  |
| <i>Xylococcus</i> | V         | 24.35   | 2.79  | 0.91     | 0.45 | 0.27  |
| <i>Malosma</i>    | I         | 23.78   | 21.60 | 0.54     | 0.48 | 0.48  |
| <i>Xylococcus</i> | I         | 24.09   | 23.87 | 0.34     | 0.47 | 0.53  |
| <i>Vitis</i>      | O         | 23.74   | 23.08 | 0.34     | 0.60 | 0.69  |
| <i>Malosma</i>    | P         | 24.16   | 1.76  | 0.45     | 0.45 | 0.36  |
| <i>Xylococcus</i> | P         | 24.25   | 1.99  | 0.60     | 0.55 | 0.31  |



**Figura 14.** Modelo construido por medio del método de Fourier para el potencial hídrico de *Malosma* en el mes de enero del 2018. Rosa: Valores obtenidos de  $\Psi$ ; Azul: Interpretación realizada mediante método de Fourier.

### 3.3 Modificación de los ciclos diarios del potencial hídrico y conductancia estomática de acuerdo a la estación del año.

Los valores máximos y mínimos de  $g_s$  para *Malosma* y *Vitis* fueron muy similares en verano (prueba de análisis de varianza). *Xylococcus* presentó en promedio valores de  $g_s$  más altos durante el invierno. La diferencia observable fue el tiempo de apertura de estomas, que en el verano fue especialmente marcado en *Malosma*. La excepción, de nuevo, fue *Xylococcus*, en la cual no se observó claramente un patrón entre los meses de primavera y verano (Fig.11).

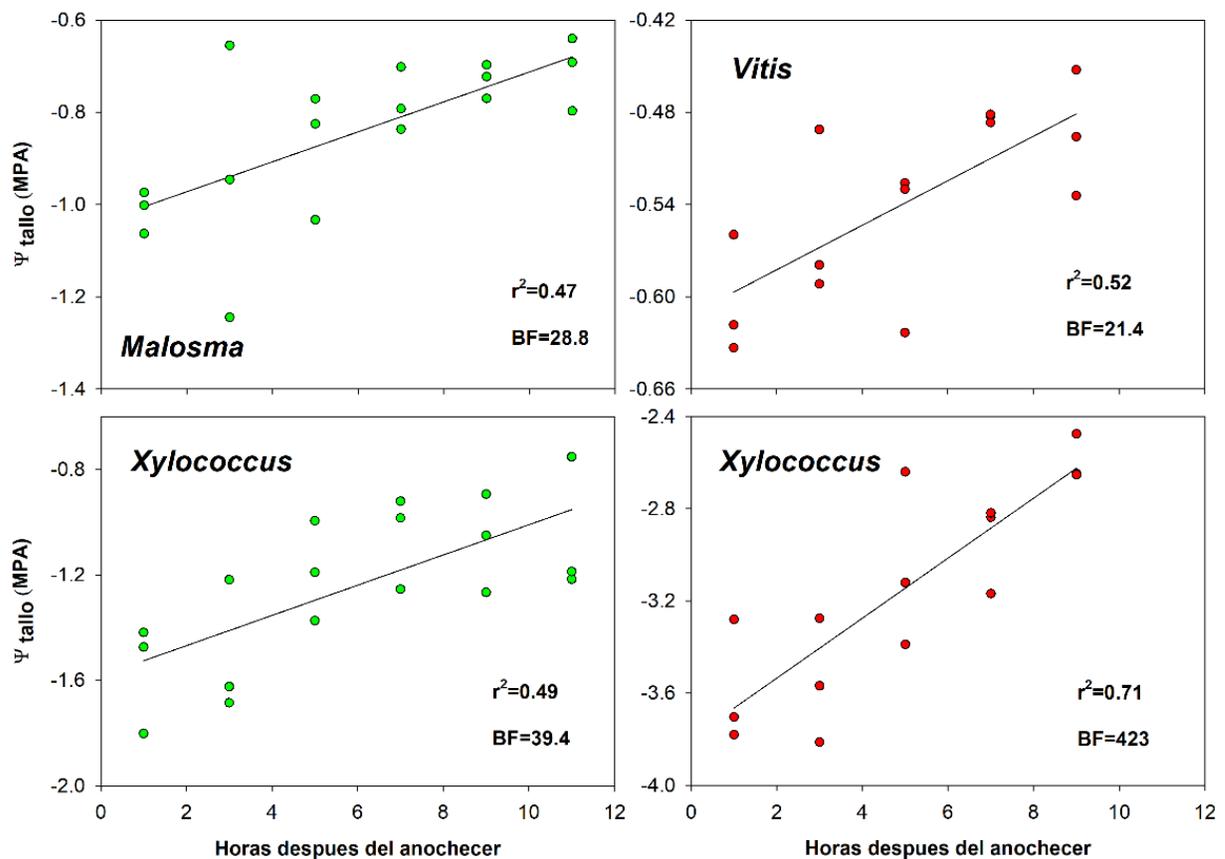
Las modificaciones en los patrones cíclicos del  $\Psi$  fueron distintas para las tres especies. *Malosma* presentó un patrón muy similar en las tres temporadas, con un rango de valores siempre por encima de los -2.5 MPa. En invierno ya no se observaron disminuciones en el  $\Psi$  durante la noche. *Xylococcus* presentó mayores diferencias en cuanto al rango de valores, en día y noche, y su variación representada en la desviación estándar, mientras que en verano su rango fue de entre -2.5 MPa y -4.5 MPa, en invierno es de entre -0.3 MPa y -2 MPa. Al igual que *Malosma* se observó que la duración de mayor estrés fue menor en invierno, aumentando el tiempo de valores máximos de  $\Psi$  (Fig.10). *Vitis* presentó un rango de valores muy similar, y la duración de estrés máximo y mínimo fueron similares. Pero en el caso de valores de invierno se tuvo un comportamiento extraño, similar al observado en *Malosma* durante verano, con reducciones significativas del  $\Psi$  en gran parte durante la noche.

**Tabla 10.** Valores  $p$  en prueba ANOVA entre los valores centrales de día (11-13) y cercanos al amanecer (3-5) del  $\Psi$  entre las temporadas.

|                   |             | Verano |        | Invierno/Otoño ( <i>Vitis</i> ) |        |
|-------------------|-------------|--------|--------|---------------------------------|--------|
|                   |             | 3-5    | 11-13  | 3-5                             | 11-13  |
| <i>Vitis</i>      | Invierno    | <0.001 | 0.295  | -                               | -      |
|                   | Verano 2018 | 0.170  | <0.001 | <0.001                          | 0.022  |
| <i>Malosma</i>    | Invierno    | 0.328  | 0.021  | -                               | -      |
|                   | Primavera   | 0.852  | 0.156  | 0.627                           | 0.544  |
| <i>Xylococcus</i> | Invierno    | <0.001 | <0.001 | -                               | -      |
|                   | Primavera   | <0.001 | <0.001 | <0.001                          | <0.001 |

### 3.4 Tendencias en el potencial hídrico y conductancia nocturna

Se encontraron en cuatro de los nueve casos (tres especies en tres estaciones del año) correlaciones positivas significativas entre los valores de  $\Psi$  y las horas después del anochecer (Tab. 11). Dos de los casos son en las mediciones de primavera de *Xylococcus* y *Malosma*, y los otros en *Xylococcus* y *Vitis* durante el verano (Fig. 15), siendo especialmente fuerte para *Xylococcus* en verano ( $r^2 = 0.71$ ). La pendiente de la relación para *Xylococcus* en primavera es de 0.057, mientras para *Malosma* es 0.025 y de 0.014 para *Vitis* en verano y 0.130 para *Xylococcus* en verano.

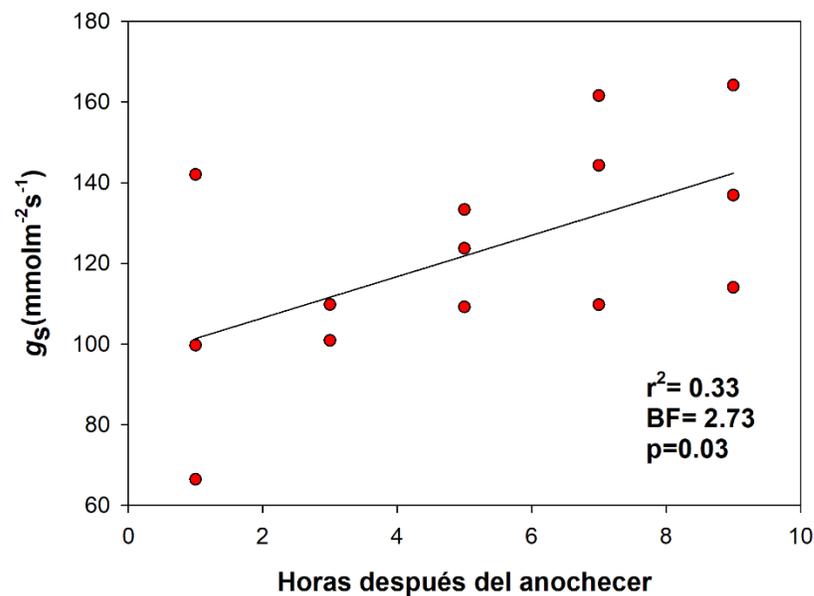


**Figura 15.** Correlación entre las horas transcurridas después del anochecer y los valores de potencial hídrico. Se presentan los casos que presentaron una tendencia.

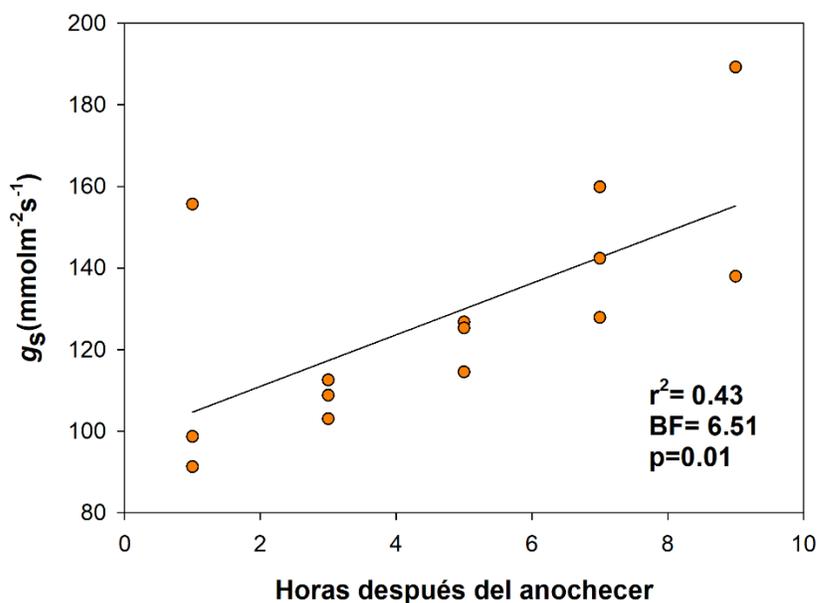
**Tabla 11.** Valores de correlación entre el número de horas después del anochecer y los valores de potencial hídrico. \*Verano 2018. Se muestran en negritas las asociaciones significativas ( $BF > 5$ ).

| Especie           | Verano      |                |              | Invierno |                |     | Otoño |                |     | Primavera   |                |             |
|-------------------|-------------|----------------|--------------|----------|----------------|-----|-------|----------------|-----|-------------|----------------|-------------|
|                   | r           | r <sup>2</sup> | BF           | r        | r <sup>2</sup> | BF  | r     | r <sup>2</sup> | BF  | r           | r <sup>2</sup> | BF          |
| <i>Xylococcus</i> | <b>0.84</b> | <b>0.71</b>    | <b>423.0</b> | 0.12     | 0.01           | 0.3 | -     | -              | -   | <b>0.70</b> | <b>0.49</b>    | <b>39.4</b> |
| <i>Malosma</i>    | 0.23        | 0.05           | 0.4          | 0.35     | 0.12           | 0.8 | -     | -              | -   | <b>0.68</b> | <b>0.47</b>    | <b>28.2</b> |
| <i>Vitis</i>      | 0.51        | 0.26           | 1.8          | -        | -              | -   | 0.36  | 0.13           | 0.9 | -           | -              | -           |
| * <i>Vitis</i>    | <b>0.72</b> | <b>0.52</b>    | <b>21.4</b>  | -        | -              | -   | -     | -              | -   | -           | -              | -           |

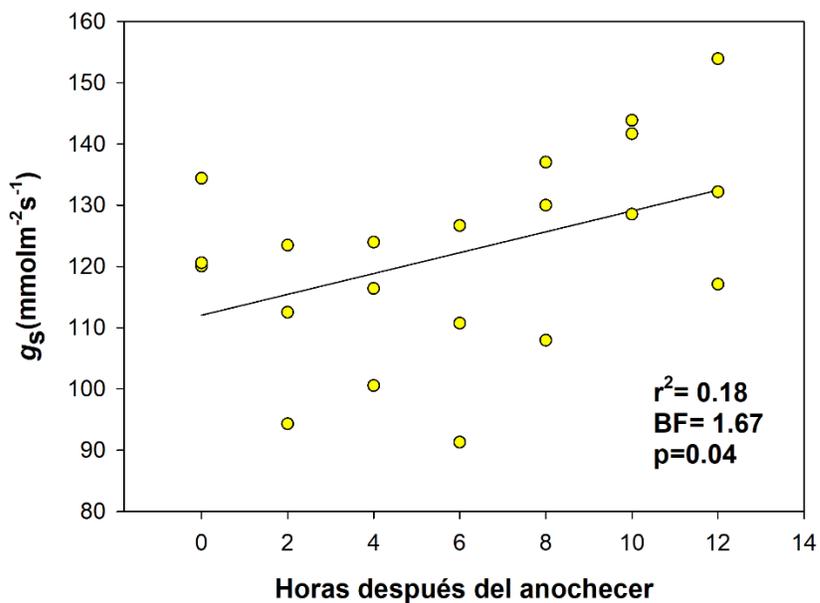
De las correlaciones, tanto bayesianas como frecuentistas, se obtuvo que hay un solo caso de nueve con una asociación positiva significativa entre la  $g_s$  con respecto a las horas después del anochecer. En otros dos casos, por medio de correlación frecuentista se obtuvo que existe una relación positiva para *Vitis* en el verano del 2017 y en otoño; no observándose un valor significativo mediante la correlación bayesiana (Fig. 9-11; Tabla 2).



**Figura 16.** Correlación entre las horas transcurridas después del anochecer y los valores de conductancia estomática para *Vitis* en verano del 2017.



**Figura 17.** Correlación entre las horas transcurridas después del anochecer y los valores de conductancia estomática para *Vitis* en verano del 2018.



**Figura 18.** Correlación entre las horas transcurridas después del anochecer y los valores de conductancia estomática para *Vitis* en otoño del 2017.

**Tabla 12.** Valores de correlación entre el número de horas después del anochecer y los valores de  $g_s$  nocturna. \*Verano 2018. Se muestran en negritas las asociaciones significativas ( $BF > 5$ ;  $p < 0.05$ ).

| Especie           | Verano      |             |             | Otoño       |      |             | Invierno |      |      | Primavera |      |      |
|-------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|------|-------------|----------|------|------|-----------|------|------|
|                   | r           | BF          | p           | r           | BF   | p           | r        | BF   | p    | r         | BF   | p    |
| <i>Xylococcus</i> | 0.65        | 1.65        | 0.07        | -           | -    | -           | 0.22     | 0.43 | 0.31 | -         | -    | -    |
| <i>Malosma</i>    | 0.26        | 0.48        | 0.40        | -           | -    | -           | 0.01     | 0.10 | 0.94 | 0.10      | 0.33 | 0.68 |
| <i>Vitis</i>      | <b>0.57</b> | 2.73        | <b>0.03</b> | <b>0.43</b> | 1.67 | <b>0.04</b> | -        | -    | -    | -         | -    | -    |
| * <i>Vitis</i>    | <b>0.65</b> | <b>6.51</b> | <b>0.01</b> | -           | -    | -           | -        | -    | -    | -         | -    | -    |

### 3.5 Asociaciones de potencial hídrico y conductancia estomática con variables meteorológicas.

Para conocer los factores que influyen en el patrón de variación de  $\Psi$  y  $g_s$  a través de los días y las temporadas, se realizaron correlaciones con las variables ambientales. Por otro lado, también se estudió la relación de  $\Psi$  y  $g_s$  nocturnos con relación a las mismas variables ambientales.

#### 3.5.1 Asociaciones diarias del potencial hídrico y conductancia estomática

Durante el verano, los valores de 72 horas de  $\Psi$  tuvieron buenas correlaciones con varios factores meteorológicos incluso uno con  $g_s$  (Anexo A: Tabla 23). Para *Xylococcus*, ningún factor tuvo relación significativa con  $g_s$ , mientras en *Malosma* principalmente con PPFD y  $\Psi$ . Los resultados de *Vitis* fueron contrastantes entre agosto 2017 y junio 2018, con seis factores significativos para  $g_s$ , comparado con solo PPFD y  $\Psi$ . Hubo pocas señas de influencia de la humedad del suelo en *Malosma* y *Xylococcus*, pero notables relaciones de  $\Psi$  y  $g_s$  con el suelo superficial para *Vitis* (Anexo A: Tabla 23 a 26).

En invierno,  $g_s$  y  $\Psi$  de las tres especies presentaron relaciones muy significativas con tres a cuatro variables, pero PPFD se destacó como la más alta para ambas variables en las tres especies. Solamente *Xylococcus* no tuvo relación significativa con alguna fracción de la humedad del suelo. Las tres especies mostraron moderadas correlaciones entre  $\Psi$  y  $g_s$ . (Anexo A: Tabla 24).

Durante la primavera (abril) las correlaciones en *Malosma* fueron fuertes con los factores atmosféricos, y  $\Psi$  también mostró relación con  $g_s$ . *Xylococcus* de nuevo no presentó relación significativa para  $g_s$  mientras las tres atmosféricas fueron bien ligadas a  $\Psi$ . Sin relación con el contenido de agua en el suelo más que en un caso.

Las regresiones múltiples realizadas con los datos tanto de verano, otoño, invierno, primavera y anuales tomaron a las variables con mayor valor de  $r$  como variables independientes, eliminando las que presentaron alta correlación entre ellas, apoyados en los mismos resultados de las regresiones múltiples que utiliza el factor de inflación de varianza para conocer la colinealidad (Anexo D). Quedando PPFD incluida en la mayoría de los casos como variable explicativa, y eliminándose TA por su correlación con esta (Tablas 13 a 16). Se obtuvo que la PPFD es el principal factor que aporta a la explicación de la variación de  $\Psi$  y  $g_s$ , estando presente en la explicación de 19 de los 21 casos de variable fisiológica, especie y temporada, con valores bajos de  $p$ . En verano PPFD fue la única variable explicando  $\Psi$  con valores de  $p$  significativos con *Malosma*; explicando  $g_s$  en conjunto con SWC2 (Tab.13). Para *Vitis* ambas son explicada por PPFD, junto con SWC2 en 2017, y con VPD en 2018. El  $\Psi$  de *Xylococcus* se explica solo por TA. En invierno PPFD contribuyó en todos los casos en la explicación de las variables fisiológicas, y haciéndolo en conjunto con VPD y TA y SWC2 en solo dos casos.

**Tabla 13.** Resultados de análisis de regresión múltiple sobre variables ambientales explicando conductancia estomática y el potencial hídrico en agosto del 2017 y \*junio del 2018.

|                   | <b>Independiente</b> | <b>p</b>         | <b>r</b> | <b>r<sup>2</sup>a</b> |
|-------------------|----------------------|------------------|----------|-----------------------|
| <i>Malosma</i>    |                      |                  |          |                       |
| $g_s$             | <b>PPFD</b>          | <b>0.004</b>     | 0.842    | 0.676                 |
|                   | VPD                  | 0.719            |          |                       |
|                   | <b>SWC2</b>          | <b>0.041</b>     |          |                       |
| $\Psi$            | <b>PPFD</b>          | <b>0.002</b>     | 0.882    | 0.757                 |
|                   | VPD                  | 0.350            |          |                       |
|                   | SWC2                 | 0.631            |          |                       |
| <i>Vitis</i>      |                      |                  |          |                       |
| $g_s$             | <b>PPFD</b>          | <b>&lt;0.001</b> | 0.838    | 0.684                 |
|                   | <b>SWC2</b>          | <b>0.009</b>     |          |                       |
| $\Psi$            | <b>PPFD</b>          | <b>&lt;0.001</b> | 0.949    | 0.894                 |
|                   | <b>SWC2</b>          | <b>0.029</b>     |          |                       |
| <i>*Vitis</i>     |                      |                  |          |                       |
| $g_s$             | <b>PPFD</b>          | <b>&lt;0.001</b> | 0.806    | 0.616                 |
|                   | VPD                  | <b>0.011</b>     |          |                       |
|                   | SWC2                 | 0.332            |          |                       |
| $\Psi$            | <b>PPFD</b>          | <b>&lt;0.001</b> | 0.972    | 0.940                 |
|                   | VPD                  | <b>&lt;0.001</b> |          |                       |
|                   | SWC2                 | 0.227            |          |                       |
| <i>Xylococcus</i> |                      |                  |          |                       |
| $\Psi$            | <b>TA</b>            | <b>&lt;0.001</b> | 0.880    | 0.761                 |
|                   | SWC1                 | 0.668            |          |                       |

**Tabla 14.** Resultados de análisis de regresión múltiple sobre variables ambientales explicando conductancia estomática y el potencial hídrico en noviembre del 2017 (*Vitis*) y enero del 2018 (*Malosma* y *Xylococcus*).

|                      | Independiente | <i>p</i>         | <i>r</i> | <i>r</i> <sup>2a</sup> |
|----------------------|---------------|------------------|----------|------------------------|
| <i>Malosma</i>       |               |                  |          |                        |
| <i>g<sub>s</sub></i> | <b>PPFD</b>   | <b>&lt;0.001</b> |          |                        |
|                      | <b>VPD</b>    | <b>0.003</b>     | 0.885    | 0.763                  |
|                      | SWC1          | 0.751            |          |                        |
| $\Psi$               | <b>PPFD</b>   | <b>&lt;0.001</b> |          |                        |
|                      | VPD           | 0.432            | 0.859    | 0.714                  |
|                      | SWC1          | 0.279            |          |                        |
| <i>Vitis</i>         |               |                  |          |                        |
| <i>g<sub>s</sub></i> | <b>PPFD</b>   | <b>&lt;0.001</b> |          |                        |
|                      | <b>TA</b>     | <b>0.053</b>     | 0.865    | 0.726                  |
|                      | <b>SWC2</b>   | <b>&lt;0.001</b> |          |                        |
| $\Psi$               | <b>PPFD</b>   | <b>&lt;0.001</b> | 0.738    | 0.517                  |
|                      | TA            | 0.920            |          |                        |
| <i>Xylococcus</i>    |               |                  |          |                        |
| <i>g<sub>s</sub></i> | <b>PPFD</b>   | <b>&lt;0.001</b> | 0.742    | 0.524                  |
|                      | VPD           | 0.616            |          |                        |
| $\Psi$               | <b>PPFD</b>   | <b>&lt;0.001</b> | 0.897    | 0.793                  |
|                      | VPD           | 0.676            |          |                        |

Para primavera se obtienen valores de correlación muy altos, explicando alrededor del 80% de la variación de los datos, estando la PPFD para todos los casos y VPD en dos de ellos. Excluyendo *g<sub>s</sub>* de *Xylococcus*, del cual no se pudo realizar el análisis por falta de información. *Vitis* tampoco se incluye por no haber muestreo en abril (Tabla 15).

Con el conjunto de la *g<sub>s</sub>* y el  $\Psi$  en todos los meses se obtuvieron valores de correlación variables, superiores al 0.70 en la mayoría de los casos, con uno de solo 0.18. Siendo la variable más importante PPFD, teniendo el VPD y SWC en la explicación del  $\Psi$  en todos los casos. En dos casos *g<sub>s</sub>* es explicada solo por PPFD, y en *Malosma* también lo es por VPD (Tabla 16).

**Tabla 15.** Resultados de análisis de regresión múltiple sobre variables ambientales explicando conductancia estomática y el potencial hídrico en abril del 2018.

|                      | Independiente | <i>p</i>         | <i>r</i> | <i>r</i> <sup>2a</sup> |
|----------------------|---------------|------------------|----------|------------------------|
| <i>Malosma</i>       |               |                  |          |                        |
| <i>g<sub>s</sub></i> | <b>PPFD</b>   | <b>&lt;0.001</b> | 0.888    | 0.769                  |
|                      | VPD           | 0.686            |          |                        |
|                      | SWC1          | 0.130            |          |                        |
| $\Psi$               | <b>PPFD</b>   | <b>&lt;0.001</b> | 0.925    | 0.842                  |
|                      | <b>VPD</b>    | <b>&lt;0.001</b> |          |                        |
|                      | SWC1          | 0.224            |          |                        |
| <i>Xylococcus</i>    |               |                  |          |                        |
| $\Psi$               | <b>PPFD</b>   | <b>&lt;0.001</b> | 0.890    | 0.780                  |
|                      | <b>VPD</b>    | <b>&lt;0.011</b> |          |                        |

**Tabla 16.** Resultados de análisis de regresión múltiple sobre variables ambientales explicando conductancia estomática y el potencial hídrico en todos los meses muestreados (*Malosma* y *Xylococcus*: Verano, invierno, primavera; *Vitis*: Verano 2017, verano 2018, y otoño 2017).

|                      | Independiente | <i>p</i>         | <i>r</i> | <i>r</i> <sup>2a</sup> |
|----------------------|---------------|------------------|----------|------------------------|
| <i>Malosma</i>       |               |                  |          |                        |
| <i>g<sub>s</sub></i> | <b>PPFD</b>   | <b>&lt;0.001</b> | 0.843    | 0.702                  |
|                      | <b>VPD</b>    | <b>0.041</b>     |          |                        |
|                      | SWC1          | 0.909            |          |                        |
| $\Psi$               | <b>PPFD</b>   | <b>&lt;0.001</b> | 0.877    | 0.763                  |
|                      | <b>VPD</b>    | <b>0.035</b>     |          |                        |
|                      | <b>SWC3</b>   | <b>0.006</b>     |          |                        |
| <i>Vitis</i>         |               |                  |          |                        |
| <i>g<sub>s</sub></i> | <b>PPFD</b>   | <b>&lt;0.001</b> | 0.759    | 0.564                  |
|                      | VPD           | 0.090            |          |                        |
|                      | SWC2          | 0.434            |          |                        |
| $\Psi$               | <b>PPFD</b>   | <b>&lt;0.001</b> | 0.898    | 0.801                  |
|                      | <b>VPD</b>    | <b>&lt;0.001</b> |          |                        |
|                      | <b>SWC2</b>   | <b>0.002</b>     |          |                        |
| <i>Xylococcus</i>    |               |                  |          |                        |
| <i>g<sub>s</sub></i> | <b>PPFD</b>   | <b>&lt;0.001</b> | 0.471    | 0.191                  |
|                      | VPD           | 0.650            |          |                        |
|                      | SWC3          | 0.057            |          |                        |
| $\Psi$               | <b>TA</b>     | <b>&lt;0.001</b> | 0.952    | 0.903                  |
|                      | <b>VPD</b>    | <b>&lt;0.001</b> |          |                        |
|                      | <b>SWC3</b>   | <b>&lt;0.001</b> |          |                        |

### 3.5.2 Asociaciones del potencial hídrico nocturno

Solo se encontró una tendencia de aumento de  $\Psi$  conforme incrementaron las horas de obscuridad en cuatro de los nueve casos posibles. De estos no se encontró un factor ambiental en común que pudiera explicar esta variación. Solo para *Xylococcus* se encontraron relaciones significativas con respecto a las variables ambientales (RH, SWC1, SWC2, TA), sin coincidir entre verano y primavera en las variables que explican el comportamiento del  $\Psi$  (Tab. 17).

**Tabla 17.** Correlación entre potencial hídrico nocturno y factores ambientales en verano. Se muestran en negritas las asociaciones significativas.  $BF > 5$ .

|                   | <b>Factor ambiental</b> | <b>r</b>     | <b>BF</b>   |
|-------------------|-------------------------|--------------|-------------|
| <i>Xylococcus</i> | RH                      | <b>0.62</b>  | <b>5.2</b>  |
|                   | TA                      | -0.54        | 2.3         |
|                   | VPD                     | -0.59        | 3.9         |
|                   | SWC1                    | -0.34        | 0.6         |
|                   | SWC2                    | <b>-0.78</b> | <b>75.1</b> |
|                   | SWC3                    | <b>0.75</b>  | <b>37.9</b> |
| <i>*Vitis</i>     | TA                      | -0.29        | 0.5         |
|                   | RH                      | 0.12         | 0.3         |
|                   | VPD                     | -0.17        | 0.3         |
|                   | SWC1                    | -0.11        | 0.3         |
|                   | SWC2                    | 0.32         | 0.5         |
|                   | SWC3                    | 0.31         | 0.5         |

Para los valores nocturnos de  $\Psi$  se encontró correlación con VPD para *Xylococcus* en invierno. En ninguno de los otros casos se puede explicar la variación con esta variable ambiental. Se encontraron correlaciones con SWC en dos temporadas con *Xylococcus*, durante el verano fue una relación directa entre los valores de VPD y  $\Psi$ , y durante primavera esta relación fue inversamente proporcional.

**Tabla 18.** Correlación entre potencial hídrico nocturno y factores ambientales en primavera. Se muestran en negritas las asociaciones significativas.  $BF > 5$ .

|                   | <b>Factor ambiental</b> | <b>r</b>    | <b>BF</b>   |
|-------------------|-------------------------|-------------|-------------|
| <i>Malosma</i>    | TA                      | -0.53       | 3.4         |
|                   | RH                      | -0.02       | 0.2         |
|                   | VDP                     | -0.09       | 0.3         |
|                   | SWC1                    | 0.19        | 0.3         |
|                   | SWC2                    | -0.56       | 4.76        |
|                   | SWC3                    | -0.44       | 1.3         |
| <i>Xylococcus</i> | TA                      | <b>-0.7</b> | <b>44.2</b> |
|                   | RH                      | 0.37        | 0.8         |
|                   | VPD                     | -0.48       | 1.9         |
|                   | SWC1                    | 0.01        | 0.2         |
|                   | SWC2                    | -0.55       | 4.2         |
|                   | SWC3                    | -0.2        | 0.4         |

### 3.5.3 Asociaciones diarias de la conductancia estomática nocturna

Las asociaciones entre  $g_s$  nocturna y las variables ambientales fue variable entre especies, dentro de la misma especie, entre temporadas, y con respecto a la variable involucrada, por lo que no se observa ninguna relación única o constante en ninguno de los casos. Se encontró asociación de *Malosma* con el  $\Psi$  en verano, con el suelo en invierno, con ninguna en verano y con cinco utilizando los valores de todo el año. *Xylococcus* no mostró ninguna relación en el comportamiento de la  $g_s$  nocturna con respecto a las variables ambientales en ninguna de las temporadas.

**Tabla 19.** Factor de correlación bayesiana entre conductancia estomática nocturna y las variables ambientales durante la noche utilizando los valores de verano (\*verano 2018). \* $BF > 5$ , \*\* $BF > 50$ , \*\*\* $BF > 100$ .

|                   | <b>TA</b> | <b>HR</b> | <b>VPD</b> | <b>SWC1</b> | <b>SWC2</b> | <b>SWC3</b> | <b><math>\Psi</math></b> |
|-------------------|-----------|-----------|------------|-------------|-------------|-------------|--------------------------|
| <i>Malosma</i>    |           |           |            |             |             |             |                          |
| $g_s$             | -0.150    | -0.137    | 0.133      | -0.216      | -0.258      | 0.270       | 0.688*                   |
| <i>Vitis</i>      |           |           |            |             |             |             |                          |
| $g_s$             | -0.787**  | 0.693*    | -0.713*    | -0.517      | -0.636*     | -0.616      | 0.113                    |
| <i>Vitis*</i>     |           |           |            |             |             |             |                          |
| $g_s$             | -0.607    | 0.577     | -0.579     | -           | 0.282       | -           | 0.481                    |
| <i>Xylococcus</i> |           |           |            |             |             |             |                          |
| $g_s$             | -0.682    | 0.342     | -0.370     | -0.131      | -0.524      | 0.188       | 0.691                    |

**Tabla 20.** Factor de correlación bayesiana entre conductancia estomática nocturna y ambientales durante la noche utilizando los valores de invierno y otoño (*Vitis*). \*BF>5, \*\*BF>50, \*\*\*BF>100.

|                      | TA     | HR     | VPD    | SWC1    | SWC2   | SWC3  | $\Psi$ |
|----------------------|--------|--------|--------|---------|--------|-------|--------|
| <i>Malosma</i>       |        |        |        |         |        |       |        |
| <i>g<sub>s</sub></i> | -0.325 | 0.248  | -0.344 | 0.682** | 0.429  | 0.496 | 0.053  |
| <i>Vitis</i>         |        |        |        |         |        |       |        |
| <i>g<sub>s</sub></i> | -0.374 | 0.278  | -0.393 | -0.015  | <0.001 | -     | -0.212 |
| <i>Xylococcus</i>    |        |        |        |         |        |       |        |
| <i>g<sub>s</sub></i> | -0.074 | -0.305 | 0.210  | 0.144   | -0.137 | 0.284 | -0.069 |

**Tabla 21.** Factor de correlación bayesiana entre conductancia estomática nocturna y ambientales durante la noche utilizando los valores de primavera. \*BF>5, \*\*BF>50, \*\*\*BF>100.

|                      | TA     | HR     | VPD   | SWC1   | SWC2   | SWC3   | $\Psi$ |
|----------------------|--------|--------|-------|--------|--------|--------|--------|
| <i>Malosma</i>       |        |        |       |        |        |        |        |
| <i>g<sub>s</sub></i> | -0.042 | -0.377 | 0.346 | -0.200 | -0.240 | -0.141 | -0.119 |

**Tabla 22.** Factor de correlación bayesiana entre conductancia estomática nocturna y ambientales durante la noche utilizando los valores de todo el año. \*BF>5, \*\*BF>50, \*\*\*BF>100.

|                      | TA      | HR       | VPD       | SWC1      | SWC2      | SWC3      | $\Psi$ |
|----------------------|---------|----------|-----------|-----------|-----------|-----------|--------|
| <i>Malosma</i>       |         |          |           |           |           |           |        |
| <i>g<sub>s</sub></i> | 0.019   | 0.558*** | -0.537*** | -0.596*** | -0.640*** | -0.635*** | -0.035 |
| <i>Vitis</i>         |         |          |           |           |           |           |        |
| <i>g<sub>s</sub></i> | -0.456* | 0.124    | -0.182    | -0.517    | -0.322    | -0.318    | -0.042 |
| <i>Xylococcus</i>    |         |          |           |           |           |           |        |
| <i>g<sub>s</sub></i> | 0.196   | 0.271    | -0.255    | -0.323    | -0.356    | -0.333    | -0.283 |

## Capítulo 4. Discusión

---

En esta tesis generé información sobre los ciclos de variación circadiana del potencial hídrico ( $\Psi$ ) y de la conductancia estomática ( $g_s$ ) para tres especies de ambientes mediterráneos con diferentes comportamientos: *Vitis vinifera*, una especie decidua de cultivo con altos requerimientos de agua y sujeta a riego, *Malosma laurina*, una especie nativa perennifolia con valores constantes de  $g_s$  y relativamente altos de  $\Psi$ ; y *Xylococcus bicolor*, una especie nativa perennifolia, pero con alta variabilidad en su estado hídrico, particularmente de  $g_s$  y con capacidad de alcanzar valores muy bajos de  $\Psi$ . Además de encontrar que todas las especies tienden a tener ciclos circadianos, encontré que éstos operan de manera interligada con la luz fotosintéticamente activa, la cual sería el sincronizador (Zeitgeber) que determinaría los patrones de variación circadiana en estas especies. Esta conclusión es importante, puesto que por más de 50 años se ha considerado que las plantas son pasivas en su estado hídrico respecto a la humedad del suelo, aclimatándose lentamente durante la noche para acumular agua. Esto no parece ser respaldado por mis datos, los cuales sugieren que las plantas modifican su comportamiento hidráulico con base en la hora del día. Mis resultados sugieren que la regulación del ingreso y salida de agua opera de manera semi-independiente del estado hídrico diario del suelo, donde las plantas no siguen el modelo de reóstato en el funcionamiento hidráulico, sino más bien son reguladoras activas que están gobernando su estado de variabilidad diario con señales lumínicas y no sólo por señales en la rizósfera.

Mi trabajo se realizó en condiciones de campo. Aun cuando es sabido que los ciclos endógenos se encuentran “arrastrados” (entrained) por las condiciones ambientales, es necesario explorar la persistencia de estos ciclos de actividad para poder predecir cuales factores ambientales regulan las características hidráulicas de las plantas en escalas diarias cuando no se puede modificar el fotoperíodo de manera artificial. Por ejemplo, en condiciones de laboratorio, se ha encontrado para la apertura estomática que los periodos libres de los ritmos circadianos son comúnmente muy cercanos a las 24 horas, y entre 22 y 30 horas (Heath & Mansfield, 1962; Hopans, 1971; Hennessey *et al.*, 1993; Hennessey & Field, 1991; Hennessey & Field, 1992), pero en condiciones externas no hay trabajos en los que utilicen estas metodologías para determinar los periodos y fases de estos parámetros; principalmente, por que no se puede separar la influencia de los factores externos de los internos. Sin embargo, esto se realiza para  $g_s$  y no para el  $\Psi$ . Debido a que  $\Psi$  es una medida destructiva, sería difícil implementar un experimento con el número de individuos necesarios donde se reduzca al mínimo el arrastre ambiental, y por eso se decidió utilizar un experimento en campo, aprovechando infraestructura de CICESE que permite un amplio rango de mediciones ambientales (torres de covariación turbulenta), abarcando desde mediciones de radiación

directa y fotosintéticamente activa hasta humedad del suelo. Esto nos permitió determinar que la luz fotosintéticamente activa es el principal temporizador de los ciclos circadianos del  $\Psi$  y la  $g_s$ .

#### 4.1 Modulación e importancia de la transpiración nocturna

La apertura estomática nocturna ( $g_s$  nocturna) es relevante para tratar de modelar el intercambio de gases a nivel ecosistema, un paso clave para poder predecir las condiciones hídricas ante cambios climáticos, especialmente en el campo agrícola (Kumar, 2007; Pangle *et al.*, 2015; Resco de Dios *et al.*, 2015; Grossiord *et al.*, 2017). El uso de agua nocturno ha sido estudiado desde diferentes aproximaciones, directamente por medio de mediciones de transpiración a nivel planta o nivel paisaje, o mediante mediciones de flujo de savia y de apertura estomática (Snyder *et al.*, 2003; Doughty *et al.*, 2006; Caird *et al.*, 2007; Zeppel *et al.*, 2010; Ogle *et al.*, 2012; Dawson *et al.*, 2007). Se ha encontrado que la transpiración nocturna es constante a través del tiempo y entre ecosistemas, pero no se sabe si conlleva beneficios. Mis especies de estudio presentaron  $g_s$  nocturna durante todo el año, con valores de entre un 37% a un 96% respecto a la  $g_s$  diurna (Fig.12, Tab 3). En otras zonas áridas se han encontrado  $g_s$  nocturnas entre 40% y 70% respecto a la diurna (Ogle *et al.*, 2012), y en otras zonas mediterráneas a mayores latitudes, como los chaparrales cercanos a San Francisco, se han reportado valores de  $g_s$  nocturna de entre 0% y 15% de la diurna (Dawson *et al.*, 2007).

Existe una hipótesis respecto al posible beneficio de la  $g_s$  nocturna, que prepararía a la planta para poder acumular  $\text{HCO}_3^-$  gradualmente en las células del mesófilo foliar durante la noche, permitiendo incrementar las tasas fotosintéticas en las mañanas y reduciendo el intercambio gaseoso después del mediodía cuando las condiciones son muy desecantes (Cowan y Farquhar, 1977). Esto representaría una ventaja en ambientes donde la luz no es una limitante, permitiendo activar la maquinaria fotosintética desde las primeras horas del día. Esto implicaría que la  $g_s$  en la mañana sería todavía alta y cercana a cero en la tarde. Sin embargo, estudios analíticos han demostrado que los estomas no presentan optimización de su comportamiento de apertura y cierre durante las horas diurnas (Buckley *et al.*, 2016). Otros posibles beneficios de  $g_s$  nocturna, como la distribución de nutrientes, de oxígeno o adquisición de nutrientes en suelos podres, no han sido demostrados (Gansert *et al.*, 2001; Ludwig *et al.*, 2006; Resco de Dios *et al.*, 2013a). Más aún, no hay todavía una explicación realista de lo que ocasiona la apertura nocturna en especies C3; una contradicción al pensamiento lógico, dado que plantas que se encuentran en escasez de agua constante evitarían la pérdida de agua durante las horas en las que no hay asimilación.

La relación entre los factores ambientales como el déficit de presión de vapor (VPD), la humedad relativa (HR), la temperatura ambiental (TA) y la velocidad del viento con la  $g_s$  y/o transpiración nocturna no ha quedado clara a pesar del considerable número de trabajos que se han realizado con este fin. Algunos proponen que el VPD dirige el comportamiento de la  $g_s$  nocturna tanto de forma positiva como negativa (Hogg and Hurdle, 1997; Kim, 2000; Oren *et al.*, 2001; Barbour *et al.*, 2007; Caird *et al.*, 2007; Dawson *et al.*, 2007; Phillips *et al.*, 2010; Ogle *et al.*, 2012). Otros trabajos no encuentran una relación de  $g_s$  nocturna con variables ambientales, por lo que se asume que se mantiene baja independiente de los cambios ambientales (Delay y Phillips, 2006). Lo que encontramos aquí con las tres especies es que no hay un factor ambiental único que explique consistentemente el comportamiento de  $g_s$  nocturna. Por ejemplo, la  $g_s$  nocturna de *Malosma* tiene una asociación negativa con respecto a el VPD y a SWC, y una relación positiva con la HR; la primera tiene sentido, y va de acuerdo a lo encontrado con una gran parte de la bibliografía, que denota una sensibilidad de los estomas a valores altos de VPD, para evitar la pérdida de agua, mientras que la relación negativa con el SWC no es clara. Por otro lado, en *Vitis*, la  $g_s$  nocturna sólo presenta una relación negativa con la TA. *Xylococcus* no tiene una relación significativa con ninguna de las variables, siendo una posibilidad la patología observada. Esto demuestra que no hay un patrón único en las especies y entre ellas, y sugiere que hay una respuesta compleja a nivel estomas que no depende de un solo factor ambiental, o que este comportamiento es parcialmente independiente del exterior.

Junto con los factores externos, mis datos sugieren regulación de  $g_s$  nocturna debida a ritmos circadianos, que podría explicar la carencia de asociaciones entre  $g_s$  nocturna y las variables ambientales cuantificadas. De las tres especies, solo *Vitis* presenta una tendencia en  $g_s$  de aumento durante la noche (Tabla 12). Al encontrarse este patrón en las tres temporadas es posible que se debe a un control endógeno, como ha sido descrito para otras especies (Resco de Dios *et al.*, 2015; Resco de Dios *et al.*, 2013b; Resco de Dios *et al.* 2016). Lo anterior probablemente representaría una ventaja de acuerdo a la hipótesis de máxima asimilación en las primeras horas del día (Resco de Dios *et al.*, 2015), y que al parecer se refuerza especialmente en verano, por la tendencia observada en el mismo, de noches con alta humedad y niebla condensada en las hojas, con VPD muy cercano a 0 KPa, que resulta en una muy baja transpiración aún con los estomas abiertos sin modificar necesariamente el ingreso de CO<sub>2</sub> (Escalona *et al.*, 2013). Otros autores han considerado que la  $g_s$  nocturna en *Vitis* es una pérdida innecesaria de agua y se ha planteado aumentar eficiencia de uso de agua mediante selección de líneas vegetales con bajas  $g_s$  nocturnas (Coupel-Ledru *et al.*, 2014).

Previo a la hipótesis de máxima asimilación en la mañana, en 1982, Tobiessen hipotetizó a la  $g_s$  nocturna como de importancia ecológica, con base en la clasificación de especies tolerantes e intolerantes

a la sombra. Bajo esta idea, las especies pioneras en la sucesión deberían tener  $g_s$  nocturnas altas y las especies pertenecientes a estados maduros de la vegetación tener bajas tasas de  $g_s$  en la noche; una respuesta lógica en especies tolerantes a la sombra, en las cuales la relación fotosíntesis transpiración se vería afectada por la apertura de estomas bajo condiciones de poca luz. Por otro lado, como se mencionó previamente, en las plantas de ambientes donde la luz no es limitante la respuesta de la  $g_s$  en las primeras horas de la mañana podría tener ventajas al aprovechar las horas con menor demanda evaporativa. Estas ideas han sido apoyadas por otros trabajos en zonas boscosas (Daley & Phillips, 2006). Por otro lado, una alta  $g_s$  nocturna puede implicar una recarga de agua en tejidos más lenta, aunque la recarga de tejidos puede ser diurna (Goldstein *et al.*, 1998; Dailey & Phillips, 2006; Phillips *et al.*, 2010). Una alta  $g_s$  nocturna podría causar un retardo en la recuperación del estado hídrico de los individuos, después del cierre parcial de estomas después del anochecer; lo que se reflejaría una diferencia entre el  $\Psi$  en diferentes horas de la noche. Al ser el cierre de estomas parcial durante la noche, debe de tener repercusión en la recuperación del estado hídrico de la planta (Bucci *et al.*, 2004).

Mis resultados podrían dar soporte adicional a la hipótesis de máxima asimilación en la mañana. En *Vitis* también se ha encontrado mayor asimilación en las primeras horas del día (Escalona *et al.*, 2013). Futuros estudios deberían establecer el incremento de la concentración de formas todavía no asimiladas de carbono, tales como  $\text{HCO}_3^-$  u otras especies químicas en el mesófilo, para establecer la validez de esta hipótesis. Más aún, se debería probar que este mecanismo opera en varios ambientes donde la transpiración a mediodía y tarde sea demasiado estresante para poder predecir una ventaja en este comportamiento fisiológico. Resulta sorprendente que para *Vitis* la  $g_s$  nocturna fue cinco veces mayor a lo reportado para esta variedad, o del doble de otras variedades en otras regiones (Rogiers *et al.*, 2009; Escalona *et al.*, 2013). Aunque en otras especies del género *Vitis* se han registrado valores de hasta  $205 \text{ mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  (Caird *et al.*, 2007), los valores encontrados en el Valle de Guadalupe pueden deberse a la incidencia nocturna de neblina que puede amortiguar el VPD y soportar así la transpiración nocturna.

Una posible conjetura de los resultados de esta tesis es que la transpiración nocturna responda a la luz roja, influyendo en el comportamiento de apertura y cierre de las células guarda de los estomas (Serrano *et al.* 1998; Olsen *et al.* 2002; Shimazaki *et al.* 2007). Si esto fuera así, se podría esperar que, durante noches despejadas con luna llena, la apertura estomática fuera mayor que durante noches claras, pero no durante la luna nueva. Hasta donde conocemos, no se han realizado evaluaciones de este tipo en el ambiente mediterráneo, ni en ningún otro ambiente.

## 4.2 Ciclos circadianos y regulación del potencial hídrico ( $\Psi$ )

En cuanto al  $\Psi$ , la variación diaria se mantiene estable a través de las temporadas con un periodo cercano a las 24 horas (Tablas 7 a 9), como se esperaría de un ritmo biológico bajo la influencia de factores externos como la luz y la temperatura que presentan una variación muy cercana a las 24 horas (Tablas 1 y 2). Se observa una disminución en la diferencia entre los valores máximos y mínimos entre verano e invierno para *Xylococcus* y *Malosma*, reflejado en la obtención de amplitudes menores mediante los tres métodos para estas especies.

Por lo que se refiere al  $\Psi$  nocturno, hay una tendencia de recuperación a través de la noche en cuatro de los nueve casos; dos en *Xylococcus*, una en *Malosma* y una en *Vitis* (Fig.15, tab 11). Sin embargo, las diferencias entre  $\Psi$  diurno y nocturno siempre fueron significativamente más altas que la recuperación nocturna del  $\Psi$ . Más aún, encontramos que los ciclos circadianos ajustaban sus fases máximas a diferentes horas de la noche. Esto implica que no necesariamente se registran los valores máximos de  $\Psi$  antes del amanecer de acuerdo a las predicciones del modelo de potenciómetro-reóstato, pues bajo este modelo se hubieran encontrado asociaciones con el contenido de agua en suelo, sobre todo si las plantas hubieran respondido a deposición de neblina. Dos de los cuatro casos suceden en verano, la temporada con mayor intensidad lumínica y mayores temperaturas, sin embargo, no se observa una tendencia para *Malosma* aún con las condiciones estresantes de verano, pudiendo deberse a el sistema de raíces profundas que tienen acceso a suelos con mayor humedad; y la tendencia durante primavera podría ser causada por la poca lluvia registrada que probablemente no permeo en el suelo profundo.

La falta de ajuste respecto al modelo de reóstato, así como los ajustes de ciclos circadianos diferentes al preamanecer sugieren que en realidad hay dos grupos diferentes de comportamiento de  $\Psi$ : durante el día se observa una progresiva reducción en  $\Psi$  hasta alcanzar mediodía, lo cual es concordante con lo establecido previamente. Sin embargo, el  $\Psi$  máximo no se alcanza consistentemente durante el preamanecer, sino que puede ocurrir durante toda la noche. Más aún, no hay indicación que el  $\Psi$  preamanecer sea un indicador de la cantidad de agua contenida en el suelo. Esto implica que futuros trabajos deben considerar:

- 1) El  $\Psi$  preamanecer no es un indicador confiable del  $\Psi$  del suelo.
- 2) El  $\Psi$  depende de señales ambientales diferentes y posiblemente también de factores de control endógeno.

- 3) Metodológicamente, sería mejor considerar el  $\Psi$  a mediodía, como indicación del  $\Psi$  mínimo y al  $\Psi$  nocturno como indicador del  $\Psi$  máximo. No se recomienda con base en estos resultados seguir realizando mediciones del  $\Psi$  preamanecer, puesto que la respuesta de  $\Psi$  y  $g_s$  a la luz es más fuerte que al contenido de agua del suelo y de alcanzar las horas de luz durante las mediciones nocturnas se podría generar artefactos mayores en la medición del  $\Psi$  mínimo que al realizar mediciones nocturnas pocas horas después del completo anochecer.

Hasta donde conocemos, este es el primer trabajo que explora los factores que determinan el comportamiento de  $\Psi$  durante la noche. Sin embargo, solamente dos de los casos en los cuales hay una asociación entre  $\Psi$  nocturno con variables ambientales, sin un factor ambiental en común entre estos dos casos, ni con  $g_s$  nocturna. Dada la alta humedad relativa en verano y primavera podría esperarse un aumento en  $\Psi$  debido a la absorción foliar de agua de neblina, sin embargo, no hay resultados concluyentes de que la absorción foliar sea ubicua en especies mediterráneas (Munné-Bosh *et al.*, 1999; Govra & Grammatikopoulos, 2003; Limm *et al.*, 2009), y tal vez la deposición de neblina amortigua y/o compensa los efectos de la transpiración nocturna disminuyendo el VPD (Escalona *et al.*, 2013) e incluso la temperatura de la hoja.

Los ciclos de  $\Psi$  y  $g_s$  tuvieron mayor amplitud durante el verano, lo cual pueden ser resultado de un mayor tiempo de apertura de estomas en respuesta a la mayor intensidad de PPFD, que implica mayor pérdida de agua y valores más bajos de potencial hídrico. En *Vitis* se observó una diferencia de amplitud de 0.3 MPa entre veranos sin causa detectable. La TA tuvo un mayor rango en verano 2018, con valores más bajos de hasta 9°C. Es posible que las bajas temperaturas sean las causantes de disminuir la amplitud en  $\Psi$  y  $g_s$ , como ha sido observado en otras especies, donde una reducción en temperatura se asocia con menor  $g_s$  y conductancia de raíz (Kramer, 1940; Bolger *et al.*, 1992; Fennell y Markhart, 1998; Wan *et al.*, 2001), aun cuando las temperaturas menores ocurran en la noche (Drew y Bazzaz, 1982). Según lo observado en los datos meteorológicos, los muestreos en los que se obtuvieron amplitudes menores, coinciden con menor PPFD o temperaturas más bajas.

El mecanismo que podría llevar a la variación circadiana de  $\Psi$  podría ser el comportamiento diario radicular. Se ha documentado que la conductancia hidráulica de raíz presenta variación circadiana, modificándose en respuesta a escenarios de alta o baja disponibilidad de agua en el suelo o de altas y bajas temperaturas (Caldeira *et al.*, 2014; Gambetta *et al.*, 2017). Esta modulación de la conductancia hidráulica en raíces puede modificar la absorción radicular y, en consecuencia, la fotosíntesis y el crecimiento (Caldeira *et al.*, 2014). Estas variaciones de la conductancia radicular se deben a la actividad de

acuaporinas que controlan el flujo de agua en la raíz. En *Arabidopsis* el contenido de agua en raíces es controlado por la actividad de las acuaporinas (Takase *et al.*, 2011). Del mismo modo, en otras especies incluida la vid, las acuaporinas presentan variación diaria, alterando la magnitud de la conductividad hidráulica en la raíz en razón de 2 a 5 veces durante el transcurso del día (Perrone *et al.*, 2012; Chaumont & Tyerman, 2014). Esta regulación por acuaporinas podría ser responsable de los patrones diurnos y nocturnos de  $\Psi$ . La regulación circadiana y endógena de la entrada de agua en raíces por medio de acuaporinas podría permitir a la planta controlar de manera más precisa el estado hídrico con relación a modelos físicos que asumen a la planta como un reóstato hidráulico (Kleppen 1968, Hsiao 1973).

En efecto, no necesariamente se alcanzan los valores máximos de  $\Psi$  en las últimas horas de la noche. Por todo lo comentado en esta sección, no es necesariamente cierto que las plantas tienen sus valores máximos de recuperación antes del amanecer, esto dependerá de las adaptaciones propias de la especie (por ej. isohídrica o anisohídrica), y condiciones de la temporada.

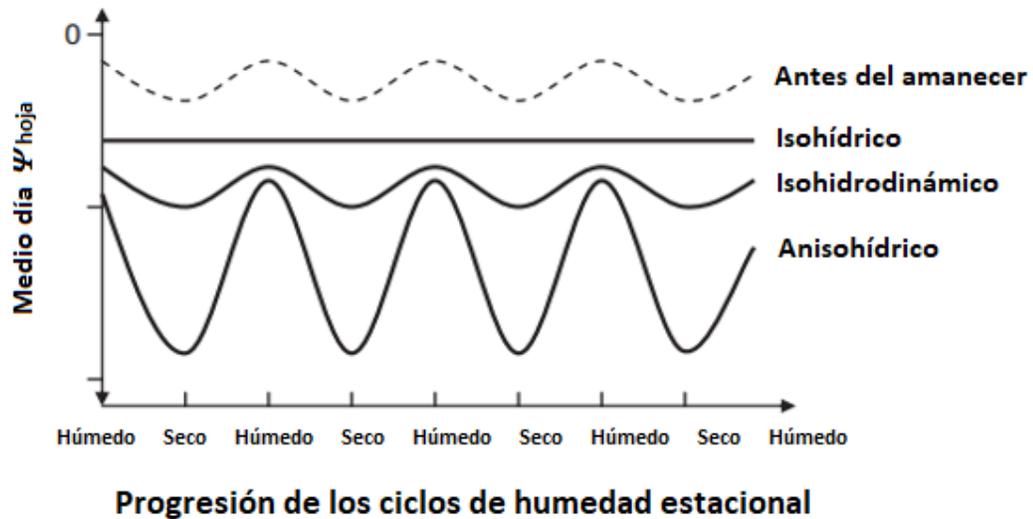
### **4.3 Diferencias interespecíficas en la regulación de la conductancia estomática ( $g_s$ ) y el potencial hídrico ( $\Psi$ )**

#### ***Vitis vinifera***

En *Vitis* no se observa diferencia en la amplitud del  $\Psi$  y  $g_s$  entre estaciones del año. Esto debido a que no tiene hojas durante el invierno; además es una especie isohídrica, con valores mínimos del  $\Psi$  y  $g_s$  constantes y porque son plantas bajo irrigación en verano. En general *Vitis vinifera* es catalogada como una especie isohídrica, que mantiene un estado de estrés relativamente bajo mediante un eficiente control estomático, aunque algunas variedades han mostrado un comportamiento del tipo anisohídrico; la variedad utilizada en el presente trabajo ha sido catalogada como isohídrica (Shultz, 2003; Pou *et al.*, 2012). Bajo condiciones de riego, la recuperación del estado hídrico fue independiente tanto de las condiciones ambientales como de la tasa de  $g_s$  nocturna.

En *Vitis* se observó que el SWC tiene una influencia fuerte sobre el comportamiento de  $g_s$ , especialmente durante verano 2017. En el mismo sentido, *Vitis* solo presentó un incremento del  $\Psi$  en las horas nocturnas del verano 2018 (Tabla 11). En general, el  $\Psi$  se asocia negativamente con PFD, TA y VPD

durante todo el año; de forma anual se encontró asociación con SWC, aunque durante verano se observó una relación negativa, para lo cual no se encontró una razón sólida, más que posiblemente se trate de un artefacto en la variación diaria. Para *Vitis* en otoño, se observa una mayor variabilidad de  $\Psi$  durante la noche, debido a la senescencia de las hojas, que puede disminuir la eficiencia del cierre estomático (Zhang *et al.*, 2012).



**Figura 19.** Representación de los tres tipos de comportamientos del estado hídrico de plantas vasculares durante las temporadas húmedas y secas. Tomado de Franks *et al.*, 2007.

### ***Xylococcus bicolor* y *Malosma laurina***

*Xylococcus bicolor* es un arbusto con el  $\Psi$  muy variable a lo largo del año. Esta especie también tiene altas  $g_s$  nocturnas, cercanas al 50% o más de la  $g_s$  diurna. Debido a la alta variabilidad del  $\Psi$  entre temporadas, se puede establecer a *Xylococcus* como una especie anisohídrica (Fig.19), donde tanto sus valores máximos como los mínimos van disminuyendo conforme el  $\Psi$  del suelo disminuye. Esto como resultado del mantenimiento de  $g_s$  cercana a  $300 \text{ mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$ , aun cuando su  $\Psi$  más alto durante el verano fue de  $-2.5$  MPa. Durante el invierno, por el alto SWC, se observaron los valores de  $\Psi$  más altos, superiores a los  $-2$  MPa al medio día.

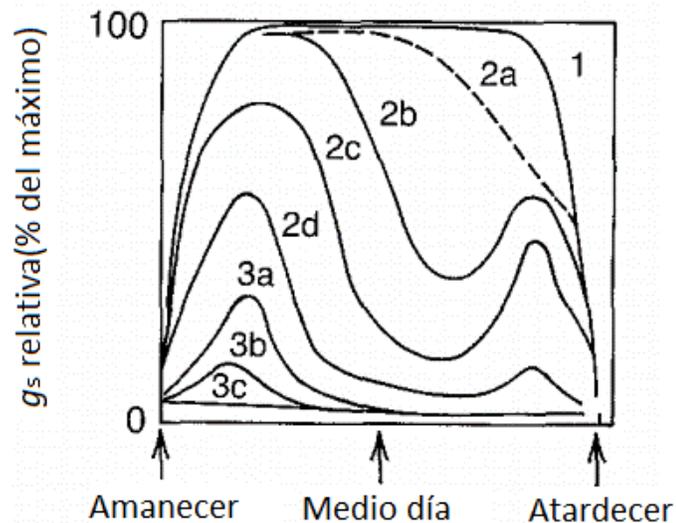
Durante el invierno, *Xylococcus* presentó picos regulares de  $g_s$  con máximos cercanos a mediodía. Sin embargo, durante verano y primavera no se presentan patrones regulares circadianos en  $g_s$ . En estas temporadas, el comportamiento de  $g_s$  es irregular, encontrándose algunos picos durante las mañanas, sin necesariamente corresponder con  $\Psi$ . La falta de patrones circadianos en  $g_s$  de *Xylococcus* también puede deberse a la presencia de una enfermedad, probablemente producida por un hongo, en los individuos utilizados para las mediciones. Esta infección puede producir cambios erráticos en la apertura y cierre de estomas (McDonald *et al.*, 1999; Oerke *et al.*, 2006); o inclusive cambios a nivel planta en el ritmo circadiano, como ha sido observado con *Arabidopsis* debido a infecciones locales, específicamente en la amplitud y periodo de los mismos (Zhang *et al.*, 2013; Li *et al.*, 2018). Aunque los bajos valores de  $\Psi$  sí parecen sugerir un comportamiento anisohídrico, la variación estomática tan variable no puede ser explicada en su totalidad ni por factores ambientales ni por control endógeno.

En *Xylococcus*,  $\Psi$  está asociado con SWC, VPD y TA en el plazo anual. Esta fue la única especie con asociación principal con SWC de forma individual, a pesar de observarse inconsistencias durante las temporadas, reflejando que la especie tendería a ajustarse ligeramente con su ambiente hídrico a través del año. Esto puede influir en la rehidratación de tejidos y en la tasa de asimilación de carbono en la mañana. El ritmo de recuperación del estado hídrico podría disminuir también por ciclos de formación y recuperación de embolismos, aumentando el tiempo para alcanzar el máximo  $\Psi$ , hasta las últimas horas de la noche. Para *Xylococcus* han sido reportados valores de  $\Psi$  a medio día de -8.66 MPa (Pivovarovoff *et al.*, 2014) con cierre estomático total a los -10 MPa (Pivovarovoff *et al.*, 2018). Sin embargo, no hay una tendencia entre los valores nocturnos de  $\Psi$  con las variables ambientales entre estaciones. En esta especie no hay una asociación ambiente- estado hídrico en la noche, ya que en dos de los casos donde hay un valor significativo la relación que se presenta es inversamente proporcional, lo cual no tiene sentido biológico, y por lo cual pone en duda esta relación con el SWC.

*Malosma*, en cambio, muestra ciclos consistentes diarios de  $\Psi$  y de  $g_s$  entre temporadas. Sus valores de  $\Psi$  y  $g_s$  muestran estrés hídrico bajo durante todo el año, con pequeñas variaciones en la magnitud del  $\Psi$  entre las temporadas (Tabla 10). Esto sugiere que los individuos estudiados tienen acceso al agua durante todo el año, mediante su sistema radical profundo, que debe alcanzar capas de suelo con valores de  $\Psi$  mayores a -0.8 MPa, que son los valores obtenidos durante la noche para esta especie. Queda en duda si puede ser clasificada como isohídrica, debido a que parece no haber cambios en el  $\Psi$  del suelo. Durante el verano, *Malosma* tuvo una reducción considerable ( $\sim 0.8$  MPa) en el  $\Psi$  a media noche, que puede atribuirse al efecto de redistribución hídrica (hydraulic lift). En esta temporada el contenido de agua del

suelo en El Mogor fue el menor de todo el año ( $\sim 0.03 \text{ m}^3\text{m}^{-3}$ ), lo que equivaldría a un menor  $\Psi$  (el  $\Psi$  nocturno de *Xylococcus* para este mismo periodo tiene valores máximos de  $-2.7 \text{ MPa}$ ). Esta diferencia entre los valores de  $\Psi$  entre las raíces profundas y superficiales puede llevar al movimiento de agua de las partes profundas del suelo hacia las superficiales a través de la planta, como ha sido observado con otras especies (Caldwell y Richards, 1989; Caldwell *et al.*, 1998; Oliveira *et al.*, 2005).

Su relación de  $\Psi$  con SWC de forma individual y en conjunto con los otros factores ambientales es variable en las diferentes temporadas, siendo nula en verano y primavera de forma individual, pero presente en conjunto con PFD en verano. Con una asociación positiva baja en el plazo anual de forma individual, y significativa en conjunto con la luz y la demanda hídrica de la atmósfera. Las asociaciones de SWC con  $g_s$  varían del mismo modo, siendo negativa en verano, positiva en invierno, y negativa en primavera de forma individual, por lo que al parecer no tiene poder explicativo, y puede tratarse de un artefacto. Aunque no se puede dejar aún lado que el contenido de agua se midió a profundidades máximas de 25 cm, por lo que podría ser necesario realizar asociaciones a mayor profundidad.



**Figura 20.** Representación de los patrones hipotéticos de la conductancia estomática. Patrón 1, sin limitantes externas ni internas; patrón 2, uno o más factores limitantes; patrón 3, potencial hídrico en punto de pérdida de turgor, o debajo de él en alguna parte del día. Tomado de Hackley, 1983.

El nivel de estrés en las tres especies se puede observar en el comportamiento de la  $g_s$  (Hinckley, 1983), específicamente en las modificaciones del patrón normal de  $g_s$ , que es de forma de campana, con los máximos cercanos al medio día. El comportamiento de la  $g_s$  de *Malosma* y *Vitis* concuerda con el tipo 1 y 2a en el esquema de Hackley, que implica que tienen bajo estrés hídrico causado durante las horas centrales del día (Fig.20); mientras que *Xylococcus* muestra un comportamiento variable y por consiguiente no entendido, cercano al tipo 2d y 3a en verano, que implica que el suelo se comporta como limitante en el funcionamiento estomático, y similar al 2b y 2C en invierno y primavera que implica limitaciones atmosféricas y por alta transpiración.

## Capítulo 5. Conclusiones

---

La conductancia estomática ( $g_s$ ) y el potencial hídrico ( $\Psi$ ) de las tres especies tienen un ritmo diario cercano a las 24 horas durante todo el año, a excepción de la conductancia estomática de *Xylococcus* durante el verano y primavera.

Las variaciones diarias de  $\Psi$  y  $g_s$  se asocian durante todo el año a la luz fotosintéticamente activa y a la temperatura, a excepción del potencial hídrico de *Xylococcus*. Esto sugiere que estos parámetros fisiológicos presentan ritmos biológicos y no meramente una respuesta pasiva ante los cambios ambientales.

Las variaciones en el comportamiento y los cambios en las magnitudes de  $\Psi$  y  $g_s$  a través de las estaciones dependen de la especie y sus estrategias de control del estado hídrico. Se mantienen estables con un control estomático eficiente y características anatómicas especiales (*Malosma* y *Vitis*). Y se aumenta la amplitud en la variación ambos parámetros de invierno a verano.

La  $g_s$  nocturna es alta para las tres especies y se presenta durante todo el año. No se encontraron factores ambientales asociados al comportamiento del  $\Psi$  nocturno. La  $g_s$  nocturna de *Vitis* se presenta en las tres temporadas una tendencia de incremento conforme avanza la noche, sin estar asociada a algún factor ambiental.

Los valores máximos del  $\Psi$  no ocurren necesariamente antes del amanecer. En más de la mitad de los casos, no existe una tendencia de recuperación del  $\Psi$  en la noche. Estos valores se ven influidos por controles internos propios a cada especie y no hay factores ambientales que consistentemente se asociaran con los valores de  $\Psi$  nocturno.

## Literatura citada

---

- Acherar, M., & Rambal, S. (1992). Comparative water relations of four Mediterranean oak species. In *Quercus ilex L. ecosystems: function, dynamics and management* (pp. 177-184). Springer, Dordrecht.
- Aguilar-Roblero, R. (2015). Introduction to Circadian Rhythms, Clocks, and Its Genes. In *Mechanisms of Circadian Systems in Animals and Their Clinical Relevance* (pp. 1-12). Springer International Publishing.
- Aschoff, J. (1960, January). Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. In *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology* (Vol. 25, pp. 11-28). Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Aschoff, J. (1967). Adaptive cycles: their significance for defining environmental hazards. *International Journal of Biometeorology*, 11(3), 255-278.
- Aschoff, J. (1981). A survey on biological rhythms. In *Biological rhythms* (pp. 3-10). Springer, Boston, MA.
- Barbour, M. M., Cernusak, L. A., Whitehead, D., Griffin, K. L., Turnbull, M. H., Tissue, D. T., & Farquhar, G. D. (2005). Nocturnal stomatal conductance and implications for modelling  $\delta^{18}\text{O}$  of leaf-respired  $\text{CO}_2$  in temperate tree species. *Functional Plant Biology*, 32(12), 1107-1121.
- Barbour, M. M., & Buckley, T. N. (2007). The stomatal response to evaporative demand persists at night in *Ricinus communis* plants with high nocturnal conductance. *Plant, Cell & Environment*, 30(6), 711-721.
- Begg, J. E., & Turner, N. C. (1970). Water potential gradients in field tobacco. *Plant Physiology*, 46(2), 343-346.
- Bolger, T. P., Upchurch, D. R., & McMichael, B. L. (1992). Temperature effects on cotton root hydraulic conductance. *Environmental and Experimental Botany*, 32(1), 49-54.
- Bretzl, H. (1903). *Botanische Forschungen des Alexanderzuges*. (Leipzig, Germany: B.G. Teubner).
- Brooks, A., & Portis, A. R. (1988). Protein-bound ribulose biphosphate correlates with deactivation of ribulose biphosphate carboxylase in leaves. *Plant Physiology*, 87(1), 244-249.
- Bucci, S. J., Scholz, F. G., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Hinojosa, J. A., Hoffmann, W. A., & Franco, A. C. (2004). Processes preventing nocturnal equilibration between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species. *Tree Physiology*, 24(10), 1119-1127.

- Buckley, T. N. (2016). Stomatal responses to humidity: has the 'black box' finally been opened?. *Plant, cell & environment*, 39(3), 482-484.
- Burg J.P. (1972) The relationship between maximum entropy spectra and maximum likelihood spectra. *Geophysics* 37, 375–376.
- Caird, M. A., Richards, J. H., & Donovan, L. A. (2007). Nighttime stomatal conductance and transpiration in C3 and C4 plants. *Plant physiology*, 143(1), 4-10.
- Caldeira, C. F., Jeanguenin, L., Chaumont, F., & Tardieu, F. (2014). Circadian rhythms of hydraulic conductance and growth are enhanced by drought and improve plant performance. *Nature Communications*, 5, 5365.
- Caldwell, M. M., & Richards, J. H. (1989). Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. *Oecologia*, 79(1), 1-5.
- Caldwell, M. M., Dawson, T. E., & Richards, J. H. (1998). Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia*, 113(2), 151-161.
- Carlquist, S., & Hoekman, D. A. (1985). Ecological wood anatomy of the woody southern Californian flora. *Iawa Journal*, 6(4), 319-347.
- Chaumont, F., & Tyerman, S. D. (2014). Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations. *Plant physiology*, pp-113.
- Cline, R. G., & Campbell, G. S. (1976). Seasonal and diurnal water relations of selected forest species. *Ecology*, 57(2), 367-373.
- Cohen, S., & Cohen, Y. (1983). Field studies of leaf conductance response to environmental variables in citrus. *Journal of Applied Ecology*, 561-570.
- Coupel-Ledru, A., Lebon, É., Christophe, A., Doligez, A., Cabrera-Bosquet, L., Péchier, P., Hamard, P., This, P., & Simonneau, T. (2014). Genetic variation in a grapevine progeny (*Vitis vinifera* L. cvs Grenache× Syrah) reveals inconsistencies between maintenance of daytime leaf water potential and response of transpiration rate under drought. *Journal of Experimental Botany*, 65(21), 6205-6218.
- Cowan, I. R. (1965). Transport of water in the soil-plant-atmosphere system. *Journal of Applied Ecology*, 221-239.
- Cowan, I. R., & Farquhar, G. D. (1977). Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. In *Symposia of the Society for Experimental Biology* (Vol. 31, p. 471).

- Daley, M. J., & Phillips, N. G. (2006). Interspecific variation in nighttime transpiration and stomatal conductance in a mixed New England deciduous forest. *Tree Physiology*, 26(4), 411-419.
- Dawson, T. E., Burgess, S. S., Tu, K. P., Oliveira, R. S., Santiago, L. S., Fisher, J. B., Simonin, K., & Ambrose, A. R. (2007). Nighttime transpiration in woody plants from contrasting ecosystems. *Tree Physiology*, 27(4), 561-575.
- Darwin, C., and Darwin, F. (1880). *The Power of Movement in Plants*. (London: J. Murray).
- Darwin, F. (1898) Observations on stomata. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B*, pp. 100-143
- Devlin, P. F., & Kay, S. A. (2000). Cryptochromes are required for phytochrome signaling to the circadian clock but not for rhythmicity. *The Plant Cell*, 12(12), 2499-2509.
- De Candolle, A. *Physiologie vegetale, ou Exposition des forces et des fonctions vitals des vegetaux*, Bechet jeune. Paris: 1832.
- DeSouza, J., Silka, P. A., & Davis, S. D. (1986). Comparative physiology of burned and unburned *Rhus laurina* after chaparral wildfire. *Oecologia*, 71(1), 63-68.
- Dodd, A. N., Parkinson, K., & Webb, A. A. (2004). Independent circadian regulation of assimilation and stomatal conductance in the *ztl-1* mutant of *Arabidopsis*. *New Phytologist*, 162(1), 63-70.
- Dodd, A. N., Salathia, N., Hall, A., Kévei, E., Tóth, R., Nagy, F., Hibberd, J. M., Millar, A. J. & Webb, A. A. (2005). Plant circadian clocks increase photosynthesis, growth, survival, and competitive advantage. *Science*, 309(5734), 630-633.
- Donovan, L. A., Grise, D. J., West, J. B., Pappert, R. A., Alder, N. N., & Richards, J. H. (1999). Predawn disequilibrium between plant and soil water potentials in two cold-desert shrubs. *Oecologia*, 120(2), 209-217.
- Donovan, L., Linton, M., & Richards, J. (2001). Predawn plant water potential does not necessarily equilibrate with soil water potential under well-watered conditions. *Oecologia*, 129(3), 328-335.
- Donovan, L. A., Richards, J. H., & Linton, M. J. (2003). Magnitude and mechanisms of disequilibrium between predawn plant and soil water potentials. *Ecology*, 84(2), 463-470.
- Doughty, C. E., Goulden, M. L., Miller, S. D., & da Rocha, H. R. (2006). Circadian rhythms constrain leaf and canopy gas exchange in an Amazonian forest. *Geophysical Research Letters*, 33(15).

- Drew, A. P., & Bazzaz, F. A. (1982). Effect of night temperature on daytime stomatal conductance in early and late successional plants. *Oecologia*, *54*(1), 76-79.
- Edgar, R. S., Green, E. W., Zhao, Y., Van Ooijen, G., Olmedo, M., Qin, X., Xu, Y., Pan, M., Valekunja, U. K., Feeney, K. A., Maywood, E. S., Hastings, M. H., Baliga, N. S., Merrow, M., Millar, A., Johnson, C. H., Kyriacou, C. P., O'Neill, J. S. & Reddy, A. B. (2012). Peroxiredoxins are conserved markers of circadian rhythms. *Nature*, *485*(7399), 459–464. <https://doi.org/10.1038/nature11088>
- Edwards, K. D., Akman, O. E., Knox, K., Lumsden, P. J., Thomson, A. W., Brown, P. E., Pokhilko, A., Kozma-Bognar, L., Nagy, F., Rand, D. A., & Millar, A. J. (2010). Quantitative analysis of regulatory flexibility under changing environmental conditions. *Molecular Systems Biology*, *6*(424), 1–11. <https://doi.org/10.1038/msb.2010.81>
- Enright, J. T. (1965). The search for rhythmicity in biological time-series. *Journal of theoretical Biology*, *8*(3), 426-468.
- Fennell, A., & Markhart, A. H. (1998). Rapid acclimation of root hydraulic conductivity to low temperature. *Journal of Experimental Botany*, *49*(322), 879-884.
- Fischer, D., Vetter, C., & Roenneberg, T. (2016). A novel method to visualise and quantify circadian misalignment. *Scientific Reports*, *6*, 1–10. <https://doi.org/10.1038/srep38601>
- Franco-Vizcaíno, E., & Sosa-Ramirez, J. (1997). Soil properties and nutrient relations in burned and unburned Mediterranean-climate shrublands of Baja California, Mexico. *Acta Oecologica*, *18*(4), 503-517.
- Franks, P. J., Drake, P. L., & Froend, R. A. Y. H. (2007). Anisohydric but isohydrodynamic : seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant, Cell and Environment*, *30*, 19–30. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01600>.
- Gambetta, G. A., Knipfer, T., Fricke, W., & McElrone, A. J. (2017). Aquaporins and root water uptake. *In Plant Aquaporins* (pp. 133-153). Springer, Cham.
- Gansert, D., Burgdorf, M., & Lösch, R. (2001). A novel approach to the in situ measurement of oxygen concentrations in the sapwood of woody plants. *Plant, Cell & Environment*, *24*(10), 1055-1064.
- Garnier, E., & Berger, A. (1987). The influence of drought on stomatal conductance and water potential of peach trees growing in the field. *Scientia Horticulturae*, *32*(3-4), 249-263.

- Goldstein, G., Andrade, J. L., Meinzer, F. C., Holbrook, N. M., Cavelier, J., Jackson, P., & Celis, A. (1998). Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell & Environment*, *21*(4), 397-406.
- Gollan, T., Turner, N. C., & Schulze, E. D. (1985). The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. *Oecologia*, *65*(3), 356-362.
- Gottman, J. M. (1981). *Time-series analysis: A comprehensive introduction for social scientists* (Vol. 400). Cambridge: Cambridge University Press.
- Gouvra, E., & Grammatikopoulos, G. (2003). Beneficial effects of direct foliar water uptake on shoot water potential of five chasmophytes. *Canadian Journal of Botany*, *81*(12), 1278-1284.
- Greenham, K., Lou, P., Puzey, J. R., Kumar, G., Arnevik, C., Farid, H., Willis, J. & McClung, C. R. (2016). Geographic variation of plant circadian clock function in natural and agricultural settings. *Journal of Biological Rhythms*, *32*(1), 26–34. <https://doi.org/10.1177/0748730416679307>
- Greenham, K., Guadagno, C. R., Gehan, M. A., Mockler, T. C., Weinig, C., Ewers, B. E., & McClung, C. R. (2017). Temporal network analysis identifies early physiological and transcriptomic indicators of mild drought in *Brassica rapa*. *eLife Sciences*, *6*, 1–26. <https://doi.org/10.7554/eLife.29655>
- Griffin, J. R. (1973). Xylem sap tension in three woodland oaks of central California. *Ecology*, *54*(1), 152-159.
- Grossiord, C., Sevanto, S., Borrego, I., Chan, A. M., Collins, A. D., Dickman, L. T., Hudson, P., McBranch, N., Michaletz, S. T., Pockman, W., Ryan, M., Vilagrosa, A., & McDowell, N. G. (2017). Tree water dynamics in a drying and warming world. *Plant, cell & environment*, *40*(9), 1861-1873.
- Gruart, A., Escobar, C., & Roblero, R. A. (2002). *Los relojes que gobiernan la vida* (Vol. 188). Fondo de Cultura Económica.
- Gwinner, E. (2012). *Circannual rhythms: endogenous annual clocks in the organization of seasonal processes* (Vol. 18). Springer Science & Business Media.
- Halberg, F. (1959). Physiologic 24-hour periodicity; general and procedural considerations with reference to the adrenal cycle. *Z. Vitamin-, Hormon- u Fermentforsch*, *10*, 225.
- Harmer, S. L. (2009). The circadian system in higher plants. *Annual review of plant biology*, *60*.
- Hellmers, J. S. Horton, G. Juhren, O. (1965). Root Systems of Some Chaparral Plants in Southern California  
Author ( s ): H . Hellmers , J . S . Horton , G . Juhren and J . O . Keefe Published by : Ecological Society of America Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/1931305> . *Ecology*, *36*(4), 667–678.

- Hennessey, T. L., & Field, C. B. (1992). Evidence of multiple circadian oscillators in bean plants. *Journal of biological rhythms*, 7(2), 105-113.
- Hennessey, T. L., & Field, C. B. (1991). Circadian rhythms in photosynthesis: oscillations in carbon assimilation and stomatal conductance under constant conditions. *Plant Physiology*, 96(3), 831-836.
- Hennessey, T. L., Freeden, A. L., & Field, C. B. (1993). Environmental effects on circadian rhythms in photosynthesis and stomatal opening. *Planta*, 189(3), 369-376.
- Hinckley, T. M., Duhme, F., Hinckley, A. R., & Richter, H. (1983). Drought relations of shrub species: assessment of the mechanisms of drought resistance. *Oecologia*, 59(2-3), 344-350.
- Hochberg, U., Degu, A., Fait, A., & Rachmilevitch, S. (2013). Near isohydric grapevine cultivar displays higher photosynthetic efficiency and photorespiration rates under drought stress as compared with near anisohydric grapevine cultivar. *Physiologia Plantarum*, 147(4), 443-452.
- Hogg, E. H., & Hurdle, P. A. (1997). Sap flow in trembling aspen: implications for stomatal responses to vapor pressure deficit. *Tree Physiology*, 17(8-9), 501-509.
- Hugalde, I. P., & Vila, H. F. (2014). Comportamiento isohídrico o anisohídrico en vides...: ¿Una controversia sin fin?. *RIA. Revista de investigaciones agropecuarias*, 40(1), 75-82.
- Hsiao, T. C. (1973). Plant responses to water stress. *Annual review of plant physiology*, 24(1), 519-570.
- Jarbeau, J. A., Ewers, F. W., & Davis, S. D. (1995). The mechanism of water-stress-induced embolism in two species of chaparral shrubs. *Plant, Cell & Environment*, 18(2), 189-196.
- Jarvis, P. G. (1976). The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 273(927), 593-610.
- Kaiser, T. S., Neumann, D., & Heckel, D. G. (2011). Timing the tides: Genetic control of diurnal and lunar emergence times is correlated in the marine midge *Clunio marinus*. *BMC Genetics*, 12, 49.
- Kavanagh, K. L., Pangle, R., & Schotzko, A. D. (2007). Nocturnal transpiration causing disequilibrium between soil and stem predawn water potential in mixed conifer forests of Idaho. *Tree Physiology*, 27(4), 621-629.
- Kim, H. (2000). *Transpiration of hybrid poplar in eastern Washington*. University of Washington, Seattle, WA.

- Kircher, S., Kozma-Bognar, L., Kim, L., Adam, E., Harter, K., Schäfer, E., & Nagy, F. (1999). Light quality-dependent nuclear import of the plant photoreceptors phytochrome A and B. *The Plant Cell*, *11*(8), 1445-1456.
- Klepper, B. (1968). Diurnal pattern of water potential in woody plants. *Plant Physiology*, *43*(12), 1931-1934.
- Kramer, P. J. (1940). Root resistance as a cause of decreased water absorption by plants at low temperatures. *Plant physiology*, *15*(1), 63.
- Kumar, K. K. (2007). Climate change studies in Indian agriculture. *Economic and political weekly*, 13-18.
- Leon, E., Vargas, R., Bullock, S., Lopez, E., Panosso, A. R., & La Scala, N. (2014). Hot spots, hot moments, and spatio-temporal controls on soil CO<sub>2</sub> efflux in a water-limited ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, *77*, 12-21. Malpas, K. R., & Jones, M. A. (2016). Natural Variation of Circadian Rhythms in Kalanchoe Species. *Haseltonia*, *22*(22), 35-42.
- Li, Z., Bonaldi, K., Uribe, F., & Pruneda-Paz, J. L. (2018). A localized *Pseudomonas syringae* infection triggers systemic clock responses in Arabidopsis. *Current Biology*, *28*(4), 630-639.
- Limm, E. B., Simonin, K. A., Bothman, A. G., & Dawson, T. E. (2009). Foliar water uptake: a common water acquisition strategy for plants of the redwood forest. *Oecologia*, *161*(3), 449-459.
- Ludwig, F., Jewitt, R. A., & Donovan, L. A. (2006). Nutrient and water addition effects on day-and night-time conductance and transpiration in a C<sub>3</sub> desert annual. *Oecologia*, *148*(2), 219-225.
- Martin, E. S., & Meidner, H. (1971). Endogenous stomatal movements in *Tradescantia virginiana*. *New Phytologist*, *70*(5), 923-928.
- McClung, C. R. (2006). Plant circadian rhythms. *The Plant Cell*, *18*(4), 792-803.
- McDONALD, K. L., & Cahill, D. M. (1999). Evidence for a transmissible factor that causes rapid stomatal closure in soybean at sites adjacent to and remote from hypersensitive cell death induced by *Phytophthora sojae*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, *55*(3), 197-203.
- Melcher, P. J., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Yount, D. E., Jones, T. J., Holbrook, N. M., & Huang, C. X. (2001). Water relations of coastal and estuarine *Rhizophora mangle*: xylem pressure potential and dynamics of embolism formation and repair. *Oecologia*, *126*(2), 182-192.
- Mencuccini, M., Mambelli, S., & Comstock, J. (2000). Stomatal responsiveness to leaf water status in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is a function of time of day. *Plant, cell & environment*, *23*(10), 1109-1118.

- Millar, A. J. (2003). A suite of photoreceptors entrains the plant circadian clock. *Journal of biological rhythms*, 18(3), 217-226.
- Millar, A. J. (2004). Input signals to the plant circadian clock. *Journal of Experimental Botany*, 55(395), 277-283.
- Miller, P. C., & Poole, D. K. (1979). Patterns of water use by shrubs in southern California. *Forest Science*, 25(1), 84-98.
- Moriyama, T., Enomoto, K., Kawai, H., & Watanabe, S. (2017). Circatidal activity rhythms in the soldier crab *Mictyris guinotae*. *Biological Rhythm Research*, 48(1), 129-139.
- Moore, A., Zielinski, T., Miller, A. (2014) R Online Period Estimation and Determination of Rhythmicity in Circadian Data, Using the BioDare Data Infrastructure In: Staiger D (ed) Plant circadian networks methods and protocols. Springer, New York, pp 93–106
- Müller, N. A., Wijnen, C. L., Srinivasan, A., Ryngajllo, M., Ofner, I., Lin, T., Ranjan, A., West, D., Maloof, J. N., Sinha, N. R., Huang, S., Zamir, D. & Jiménez-Gómez, J. M. (2016). Domestication selected for deceleration of the circadian clock in cultivated tomato. *Nature Genetics*, 48(1), 89–93. <https://doi.org/10.1038/ng.3447>
- MUNNÉ-BOSCH, S. E. R. G. I., Nogues, S., & Alegre, L. (1999). Diurnal variations of photosynthesis and dew absorption by leaves in two evergreen shrubs growing in Mediterranean field conditions. *New Phytologist*, 144(1), 109-119.
- Nilsen, E. T., Sharifi, M. R., Rundel, P. W., Jarrell, W. M., & Virginia, R. A. (1983). Diurnal and seasonal water relations of the desert phreatophyte *Prosopis glandulosa* (honey mesquite) in the Sonoran Desert of California. *Ecology*, 64(6), 1381-1393.
- Nilsen, E. T., Sharifi, M. R., & Rundel, P. W. (1984). Comparative water relations of phreatophytes in the Sonoran Desert of California. *Ecology*, 65(3), 767-778.
- Normann, J., Vervliet-Scheebaum, M., Albrechtová, J., & Wagner, E. (2007). Rhythms in plants: phenomenology, mechanisms, and adaptive significance. *Springer*.
- Novick, K. A., Ficklin, D. L., Stoy, P. C., Williams, C. A., Bohrer, G., Oishi, A. C., Papuga, S. A., Blanken, P. D., Noormets, A., Sulman, B. N., Scott, R. L., Wang, L., & Phillips, R. (2016). The increasing importance of atmospheric demand for ecosystem water and carbon fluxes. *Nature Climate Change*, 6(11), 1023.

- Oerke, E. C., Steiner, U., Dehne, H. W., & Lindenthal, M. (2006). Thermal imaging of cucumber leaves affected by downy mildew and environmental conditions. *Journal of experimental botany*, *57*(9), 2121-2132.
- Ogle, K., Lucas, R. W., Bentley, L. P., Cable, J. M., Barron-Gafford, G. A., Griffith, A., Ignace, D., Jenerette, G. D., Tyler, A., Huxman, T., Loik, M. E., Smith, S. D., & Tissue, D. (2012). Differential daytime and night-time stomatal behavior in plants from North American deserts. *New Phytologist*, *194*(2), 464-476.
- Olsen, R. L., Pratt, R. B., Gump, P., Kemper, A., & Tallman, G. (2002). Red light activates a chloroplast-dependent ion uptake mechanism for stomatal opening under reduced CO<sub>2</sub> concentrations in *Vicia* spp. *New Phytologist*, *153*(3), 497-508.
- Oren, R., Sperry, J. S., Ewers, B. E., Pataki, D. E., Phillips, N., & Megonigal, J. P. (2001). Sensitivity of mean canopy stomatal conductance to vapor pressure deficit in a flooded *Taxodium distichum* L. forest: hydraulic and non-hydraulic effects. *Oecologia*, *126*(1), 21-29.
- Ouyang, Y., Andersson, C. R., Kondo, T., Golden, S. S., & Johnson, C. H. (1998). Resonating circadian clocks enhance fitness in cyanobacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *95*(15), 8660-8664.
- Pangle, R. E., Limousin, J. M., Plaut, J. A., Yepez, E. A., Hudson, P. J., Boutz, A. L., Gehres, N., Pockman, W. T., & McDowell, N. G. (2015). Prolonged experimental drought reduces plant hydraulic conductance and transpiration and increases mortality in a piñon–juniper woodland. *Ecology and evolution*, *5*(8), 1618-1638.
- Parks S. Nobel. (2009). *Physicochemical and Environmental Plant Physiology* (Fourth). ELSEVIER.
- Perchorowicz, J. T., Raynes, D. A., & Jensen, R. G. (1981). Light limitation of photosynthesis and activation of ribulose biphosphate carboxylase in wheat seedlings. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *78*(5), 2985-2989.
- Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray., P., Enrico, L., Pausas, J. G., de Vos, A. C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J. G., Thompson, K., Mrgan, H. D., ter Steege, H., van der Heijden, M. G. A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M. V., Conti, G., Staver, A. C., Aquino, S., & Cornelissen, H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany*, *61*(3), 167-234.

- Perrone, I., Gambino, G., Chitarra, W., Vitali, M., Pagliarani, C., Riccomagno, N., Balestrini, R., Kaldenhoff, R., Uehlein, N., Gribaudo, I., Schubert, A. & Lovisolo, C. (2012). The grapevine root-specific aquaporin VvPIP2; 4N controls root hydraulic conductance and leaf gas exchange under well-watered conditions but not under water stress. *Plant physiology*, pp-112.
- Phillips, N. G., Lewis, J. D., Logan, B. A., & Tissue, D. T. (2010). Inter-and intra-specific variation in nocturnal water transport in *Eucalyptus*. *Tree Physiology*, 30(5), 586-596.
- Pittendrigh, C. S. (1960). Circadian rhythms and the circadian organization of living systems. In: Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. Volume 25. Biological Clocks. pp. 159–184.
- Pivovarovoff, A. L., Sack, L., & Santiago, L. S. (2014). Coordination of stem and leaf hydraulic conductance in southern California shrubs: a test of the hydraulic segmentation hypothesis. *New Phytologist*, 203(3), 842-850.
- Pivovarovoff, A. L., Cook, V. M., & Santiago, L. S. (2018). Stomatal behavior and stem xylem traits are coordinated for woody plant species under exceptional drought conditions. *Plant, cell & environment*.
- Plautz, J. D., Straume, M., Stanewsky, R., Jamison, C. F., Brandes, C., Dowse, H. B., Hall, H., Kay, S. A. (1997). Quantitative Analysis of *Drosophila* period Transcription in Living Animals. *Journal of Biological Rhythms*, 12(3), 204–217.
- Poole, D. K., & Miller, P. C. (1975). Water Relations of Selected Species of Chaparral and Coastal Sage Communities Author ( s ): Dennis K . Poole and Philip C . Miller Published by : *Wiley on behalf of the Ecological Society of America* Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/1936151> REFEREN, 56(5), 1118–1128.
- Pou, A., Medrano, H., Tomàs, M., Martorell, S., Ribas-Carbó, M., & Flexas, J. (2012). Anisohydric behaviour in grapevines results in better performance under moderate water stress and recovery than isohydric behaviour. *Plant and Soil*, 359(1-2), 335-349.
- Pratt, A. R. B., Ewers, F. W., Lawson, M. C., Jacobsen, A. L., Brediger, M. M., Brediger, M. M., & Davis, S. D. (2005). Mechanisms for Tolerating Freeze-Thaw Stress of Two Evergreen Chaparral Species: *Rhus ovata* and *Malosma laurina* ( Anacardiaceae ) Published by : *Botanical Society of America , Inc .* Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/4126153> REFERENCES Linked refer, 92(7), 1102–1113.
- Pruneda-Paz, J. L., & Kay, S. A. (2010). An expanding universe of circadian networks in higher plants. *Trends in plant science*, 15(5), 259-265.
- Raven, P. H., & Axelrod, D. I. (1978). *Origin and relationships of the California flora* (Vol. 72). Univ of California Press.

- Rebman, J., Roberts, N., & Ezcurra, E. (2012). Baja California. *Plant field guide. San Diego Natural History Museum, San Diego.*
- Roberto, R. (1993). Laboratory Instrumentation and Computing : Comparison of Six Methods for the Determination of the Period of Circadian Rhythms. *Physiology & Behavior*, *54*, 869–875.
- Refinetti, R. (1993). Laboratory instrumentation and computing: comparison of six methods for the determination of the period of circadian rhythms. *Physiology & behavior*, *54*(5), 869-875.
- Refinetti, R., Cornélissen, G., & Halberg, F. (2007). Procedures for numerical analysis of circadian rhythms. *Biological Rhythm Research*, *38*(4), 237–325. <https://doi.org/10.1080/09291010600903692>
- Dios, V. R. De, Turnbull, M. H., Barbour, M. M., Ontedhu, J., Ghannoum, O., & Tissue, D. T. (2013a). Soil phosphorous and endogenous rhythms exert a larger impact than CO<sub>2</sub> or temperature on nocturnal stomatal conductance in *Eucalyptus tereticornis*. *Tree Physiology*, *0*, 1–10. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt091>
- Resco, V., Díaz-sierra, R., Goulden, M. L., Barton, C. V. M., Boer, M. M., Gessler, A., Ferrio, J. P, Pfautsch, S., David, T. (2013b). Woody clockworks : circadian regulation of night-time water use in *Eucalyptus globulus*. *The New Phytologist*, *200*(3), 743–752.
- Reyner, A. (2013). Manual de viticultura. OMEGA. 11a edición. 593p.
- Rogiers, S. Y., Greer, D. H., Hutton, R. J., & Landsberg, J. J. (2009). Does night-time transpiration contribute to anisohydric behaviour in a *Vitis vinifera* cultivar?. *Journal of Experimental Botany*, *60*(13), 3751-3763.
- Dios, V. R. De, Loik, M. E., Smith, R., Aspinwall, M. J., & Tissue, D. T. (2016). Genetic variation in circadian regulation of nocturnal stomatal conductance enhances carbon assimilation and growth. *Plant, Cell & Environment*, *39*, 3–11. <https://doi.org/10.1111/pce.12598>
- Sadok, W. (2016). The circadian life of nocturnal water use: when late-night decisions help improve your day. *Plant, cell & environment*, *39*(1), 1-2.
- Schmid, B., Helfrich Förster, C., & Yoshii, T. (2011). A new imagej plug in “ActogramJ” for chronobiological analysis. *Journal of Biological Rhythms*, *26*(5), 464–467. <https://doi.org/10.1177/0748730411414264>
- Scholander, P. F., Bradstreet, E. D., Hemmingsen, E. A., & Hammel, H. T. (1965). Sap pressure in vascular plants. *Science*, *148*(3668), 339-346.

- Scholz, F. G., Bucci, S. J., Goldstein, G., Meinzer, F. C., & Franco, A. C. (2002). Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees. *Tree Physiology*, 22(9), 603-612.
- Schultz, H. R. (2003). Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought. *Plant, Cell & Environment*, 26(8), 1393-1405.
- Serrano, E. E., Zeiger, E., & Hagiwara, S. (1988). Red light stimulates an electrogenic proton pump in *Vicia* guard cell protoplasts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 85(2), 436-440.
- Shimazaki, K. I., Doi, M., Assmann, S. M., & Kinoshita, T. (2007). Light regulation of stomatal movement. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 58, 219-247.
- Snyder, K. A., Richards, J. H., & Donovan, L. A. (2003). Night-time conductance in C3 and C4 species: do plants lose water at night?. *Journal of Experimental Botany*, 54(383), 861-865.
- Sokolove, P. G., & Bushell, W. N. (1978). The chi square periodogram: its utility for analysis of circadian rhythms. *Journal of theoretical biology*, 72(1), 131-160.
- Taiz, L., Taiz, E., Zeiger, E., Grove, A. R., Hill, J., Lee, O. P., ... & Portillo, A. W. (2006). *Fisiología vegetal/Plant physiology* (No. 581.1). Universitat Jaume I.
- Tardieu, F., & Simonneau, T. (1998). Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany*, 49, 419-432.
- Taylor-Laine, S. (2015). *Diurnal and seasonal variation in non-structural carbohydrates in the Chaparral shrub Malosma laurina*. California State University, Fullerton.
- Thomas, C. M., & Davis, S. D. (1989). Recovery patterns of three chaparral shrub species after wildfire. *Oecologia*, 80 (3), 309-320.
- Tobiessen, P. (1982). Dark opening of stomata in successional trees. *Oecologia*, 52(3), 356-359.
- Toledo, Y. R. (2017). *Variación de la edafología y estrés hídrico en Vitis vinifera L. con relación al relieve en un viñedo del Valle de Guadalupe, B.C., México*. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada.
- Tramontini, S., Döring, J., Vitali, M., Ferrandino, A., Stoll, M., & Lovisolo, C. (2014). Soil water-holding capacity mediates hydraulic and hormonal signals of near-isohydric and near-anisohydric *Vitis* cultivars in potted grapevines. *Functional Plant Biology*, 41(11), 1119-1128.

- Turner, R. M., Bowers, J. E., Burgess, T. L. (1995) *Sonoran desert plants: an ecological atlas*. The University of Arizona Press.
- Wan, X., Zwiazek, J. J., Lieffers, V. J., & Landhäusser, S. M. (2001). Hydraulic conductance in aspen (*Populus tremuloides*) seedlings exposed to low root temperatures. *Tree Physiology*, 21(10), 691-696.
- Waring, R. H., & Cleary, B. D. (1967). Plant moisture stress: evaluation by pressure bomb. *Science*, 155(3767), 1248-1254.
- Williams, L. E., & Araujo, F. J. (2002). Correlations among predawn leaf, midday leaf, and midday stem water potential and their correlations with other measures of soil and plant water status in *Vitis vinifera*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 127(3), 448-454.
- Young, D. A. (1974). Comparative wood anatomy of *Malosma* and related genera (Anacardiaceae). *Aliso*, 8(2), 133-146.
- Zantke, J., Ishikawa-Fujiwara, T., Arboleda, E., Lohs, C., Schipany, K., Hallay, N., Straw, A. D., Todo, T., & Tessmar-Raible, K. (2013). Circadian and circalunar clock interactions in a marine annelid. *Cell reports*, 5(1), 99-113.
- Zeppel, M. J., Lewis, J. D., Chaszar, B., Smith, R. A., Medlyn, B. E., Huxman, T. E., & Tissue, D. T. (2012). Nocturnal stomatal conductance responses to rising [CO<sub>2</sub>], temperature and drought. *New Phytologist*, 193(4), 929-938.
- Zhang, K., Xia, X., Zhang, Y., & Gan, S. S. (2012). An ABA-regulated and Golgi-localized protein phosphatase controls water loss during leaf senescence in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 69(4), 667-678.
- Zhang, C., Xie, Q., Anderson, R. G., Ng, G., Seitz, N. C., Peterson, T., McClung, R., McDowel, J. M., Kong, D., Kwak, J. M., & Lu, H. (2013). Crosstalk between the circadian clock and innate immunity in *Arabidopsis*. *PLoS pathogens*, 9(6), e1003370.
- Zielinski T, Moore AM, Troup E, Halliday KJ, Millar AJ (2014) Strengths and Limitations of Period Estimation Methods for Circadian Data (2014) *PLoS ONE* 9(5): e96462. doi: 10.1371/journal.pone.0096462.

## Anexos

### Anexo A. Correlaciones lineales entre factores fisiológicos y ambientales.

**Tabla 23.** Factor de correlación bayesiana entre variables fisiológicas y ambientales en agosto 2017 y \*junio 2018. \*BF>5, \*\*BF>50, \*\*\*BF>100.

|                   | TA        | PPFD      | VPD       | SWC1      | SWC2      | SWC3    | $\Psi$    |
|-------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|---------|-----------|
| <i>Malosma</i>    |           |           |           |           |           |         |           |
| $g_s$             | 0.534*    | 0.788***  | 0.536*    | -0.331    | -0.574**  | -0.278  | -0.611*** |
| $\Psi$            | -0.812*** | -0.878*** | -0.784*** | 0.346     | 0.298     | 0.157   | -         |
| <i>Vitis</i>      |           |           |           |           |           |         |           |
| $g_s$             | 0.594***  | 0.795***  | 0.588***  | 0.689***  | 0.697***  | -0.451* | -0.814*** |
| $\Psi$            | -0.927*** | -0.940*** | -0.913*** | -0.675*** | -0.683*** | 0.331   | -         |
| <i>*Vitis</i>     |           |           |           |           |           |         |           |
| $g_s$             | 0.403     | 0.723***  | 0.365     | -         | -0.002    | -       | -0.620*** |
| $\Psi$            | -0.922*** | -0.934*** | -0.904*** | -         | 0.292     | -       | -         |
| <i>Xylococcus</i> |           |           |           |           |           |         |           |
| $g_s$             | -0.247    | 0.021     | -0.237    | -0.02     | -0.163    | -0.191  | 0.334     |
| $\Psi$            | -0.879*** | -0.709*** | -0.862*** | 0.425*    | -0.081    | -0.004  | -         |

**Tabla 24.** Factor de correlación bayesiana entre variables fisiológicas y ambientales en invierno 2018 (*Malosma* y *Xylococcus*) y otoño 2017 (*Vitis*). \*BF>5, \*\*BF>50, \*\*\*BF>100.

|                   | TA        | PPFD      | VPD       | SWC1     | SWC2     | SWC3   | $\Psi$    |
|-------------------|-----------|-----------|-----------|----------|----------|--------|-----------|
| <i>Malosma</i>    |           |           |           |          |          |        |           |
| $g_s$             | 0.670***  | 0.840***  | 0.577***  | 0.552**  | 0.150    | 0.035  | -0.664*** |
| $\Psi$            | -0.756*** | -0.847*** | -0.673*** | -0.507*  | -0.213   | -0.054 | -         |
| <i>Vitis</i>      |           |           |           |          |          |        |           |
| $g_s$             | 0.507*    | 0.783***  | 0.529*    | 0.671*** | 0.689*** | -      | -0.689*** |
| $\Psi$            | -0.583*** | -0.738*** | -0.628*** | -0.403   | -0.410   | -      | -         |
| <i>Xylococcus</i> |           |           |           |          |          |        |           |
| $g_s$             | 0.591***  | 0.739***  | 0.604***  | 0.354    | -0.170   | -0.200 | -0.703*** |
| $\Psi$            | -0.803*** | -0.897*** | -0.785*** | -0.409   | -0.052   | 0.096  | -         |

**Tabla 25.** Factor de correlación bayesiana entre variables fisiológicas y ambientales en primavera 2018. \*BF>5, \*\*BF>50, \*\*\*BF>100.

|                   | TA        | PPFD      | VPD       | SWC1   | SWC2   | SWC3    | $\Psi$    |
|-------------------|-----------|-----------|-----------|--------|--------|---------|-----------|
| <i>Malosma</i>    |           |           |           |        |        |         |           |
| $g_s$             | 0.704***  | 0.878***  | 0.680***  | -0.032 | -0.326 | -0.543* | -0.727*** |
| $\Psi$            | -0.897*** | -0.893*** | -0.857*** | -0.062 | 0.053  | 0.381   | -         |
| <i>Xylococcus</i> |           |           |           |        |        |         |           |
| $g_s$             | 0.147     | 0.275     | 0.419     | 0.173  | -0.428 | -0.374  | -0.259    |
| $\Psi$            | -0.896*** | -0.825*** | -0.865*** | -0.117 | 0.066  | 0.350   | -         |

**Tabla 26.** Factor de correlación bayesiana entre variables fisiológicas y ambientales en todos los meses muestreados. \*BF>5, \*\*BF>50, \*\*\*BF>100.

|                   | TA        | PPFD      | VPD       | SWC1     | SWC2      | SWC3      | $\Psi$    |
|-------------------|-----------|-----------|-----------|----------|-----------|-----------|-----------|
| <i>Malosma</i>    |           |           |           |          |           |           |           |
| $g_s$             | 0.603***  | 0.827***  | 0.387***  | -0.324*  | -0.385*** | -0.385*** | -0.705*** |
| $\Psi$            | -0.737*** | -0.868*** | -0.575*** | 0.282*   | 0.324*    | 0.33**    | -         |
| <i>Vitis</i>      |           |           |           |          |           |           |           |
| $g_s$             | 0.470***  | 0.751***  | 0.395***  | -        | 0.115     | -         | -0.656*** |
| $\Psi$            | -0.809*** | -0.759*** | -0.836*** | -        | 0.126     | -         | -         |
| <i>Xylococcus</i> |           |           |           |          |           |           |           |
| $g_s$             | 0.203     | 0.419***  | 0.304*    | -0.024   | -0.035    | -0.030    | -0.071    |
| $\Psi$            | -0.732*** | -0.483*** | -0.169    | 0.604*** | 0.753***  | 0.780***  | -         |

## Anexo B. Ciclicidad de variables meteorológicas

**Tabla 27.** Análisis de la periodicidad de las variables ambientales en las tres temporadas (2017-2018) en Monte Xanic por el método de Enright.

|      | Temporada | Periodo | Fase  | Amplitud | GOF  | Error |
|------|-----------|---------|-------|----------|------|-------|
| PPFD | V         | 23.90   | 13.05 | 883      | 0.30 | 0.30  |
| TA   | V         | 24.40   | 14.04 | 6.91     | 0.36 | 0.36  |
| VPD  | V         | 24.10   | 15.24 | 1.28     | 0.41 | 0.41  |
| HR   | V         | 24.5    | 5.78  | 28.14    | 0.40 | 0.40  |
| SWC1 | V         | 24.2    | 9.92  | 0.01     | 0.64 | 0.64  |
| SWC2 | V         | 24.1    | 10.06 | 0.01     | 0.63 | 0.63  |
| SWC3 | V         | 29.3    | 15.48 | 0.006    | 0.62 | 0.62  |
| PPFD | V         | 24.4    | 12.3  | 841      | 0.16 | 0.16  |
| TA   | V         | 24.2    | 14.78 | 8.57     | 0.32 | 0.32  |
| VPD  | V         | 24.4    | 15.15 | 1.24     | 0.35 | 0.35  |
| HR   | V         | 24.3    | 5.73  | 26.46    | 0.31 | 0.31  |
| SWC1 | V         | NA      | NA    | NA       | NA   | NA    |
| SWC2 | V         | NA      | NA    | NA       | NA   | NA    |
| SWC3 | V         | -       | -     | -        | -    | -     |
| PPFD | O         | 23.8    | 12.4  | 560      | 0.3  | 0.3   |
| TA   | O         | 23.9    | 13.56 | 6.59     | 0.33 | 0.33  |
| VPD  | O         | 24.2    | 12.79 | 1.28     | 0.35 | 0.35  |
| HR   | O         | 25.1    | 2.1   | 11.6     | 0.49 | 0.49  |
| SWC1 | O         | 23.8    | 12.4  | 0.01     | 0.81 | 0.81  |
| SWC2 | O         | 23.8    | 12.5  | 0.01     | 0.76 | 0.76  |
| SWC3 | O         | -       | -     | -        | -    | -     |

**Tabla 28.** Análisis de la periodicidad de las variables ambientales en las tres temporadas (2017-2018) en Monte Xanic por el método de Fourier modificado.

|      | Temporada | Periodo | Fase  | Amplitud | GOF  | Error |
|------|-----------|---------|-------|----------|------|-------|
| PPFD | V         | 24.04   | 12.88 | 930      | 0.30 | 0.30  |
| TA   | V         | 24.26   | 13.55 | 7.15     | 0.37 | 0.37  |
| VPD  | V         | 24.14   | 14.02 | 1.31     | 0.45 | 0.45  |
| HR   | V         | 24.40   | 4.72  | 27.34    | 0.44 | 0.44  |
| SWC1 | V         | 23.78   | 10.7  | 0.01     | 0.69 | 0.69  |
| SWC2 | V         | 23.72   | 10.93 | 0.01     | 0.72 | 0.72  |
| SWC3 | V         | 23.52   | 1.1   | 0.006    | 0.69 | 0.69  |
| PPFD | V         | 24.32   | 12.14 | 825      | 0.16 | 0.16  |
| TA   | V         | 24.20   | 12.89 | 8.75     | 0.34 | 0.34  |
| VPD  | V         | 24.26   | 13.95 | 1.34     | 0.39 | 0.39  |
| HR   | V         | 24.20   | 4.66  | 26.02    | 0.34 | 0.34  |
| SWC1 | V         | 18      | 14.67 | 0        | 1    | 1     |
| SWC2 | V         | 18      | 14.67 | 0        | 1    | 1     |
| SWC3 | V         | -       | -     | -        | -    | -     |
| PPFD | O         | 23.72   | 11.94 | 556      | 0.31 | 0.31  |
| TA   | O         | 23.94   | 12.83 | 6.56     | 0.6  | 0.36  |
| VPD  | O         | 24.1    | 12.25 | 1.25     | 0.4  | 0.4   |
| HR   | O         | 25.16   | 1.95  | 12.42    | 0.53 | 0.53  |
| SWC1 | O         | 23.76   | 12.02 | 0.01     | 0.85 | 0.85  |
| SWC2 | O         | 23.74   | 12.03 | 0.01     | 0.8  | 0.8   |
| SWC3 | O         | -       | -     | -        | -    | -     |

**Tabla 29.** Análisis de la periodicidad de las variables ambientales en las tres temporadas (2017-2018) en Monte Xanic por el método de NLLS.

|      | Temporada | Periodo | Fase  | Amplitud | GOF  | Error |
|------|-----------|---------|-------|----------|------|-------|
| PPFD | V         | 24.05   | 12.82 | 916      | 0.11 | 0.09  |
| TA   | V         | 24.12   | 14.55 | 7.29     | 0.26 | 0.23  |
| VPD  | V         | 23.9    | 14.73 | 1.27     | 0.3  | 0.27  |
| HR   | V         | 24.09   | 2.67  | 27.55    | 0.38 | 0.27  |
| SWC1 | V         | 24.82   | 10.21 | 0.01     | 0.26 | 0.27  |
| SWC2 | V         | 24.99   | 9.87  | 0.01     | 0.32 | 0.31  |
| SWC3 | V         | 25.13   | 20.11 | 0.005    | 0.8  | 0.75  |
| PPFD | V         | 24.05   | 12.57 | 884      | 0.17 | 0.13  |
| TA   | V         | 24.01   | 14.68 | 9.01     | 0.40 | 0.22  |
| VPD  | V         | 24.39   | 13.82 | 1.34     | 0.45 | 0.26  |
| HR   | V         | 24.11   | 2.68  | 27.51    | 0.40 | 0.23  |
| SWC1 | V         | NA      | NA    | NA       | NA   | NA    |
| SWC2 | V         | NA      | NA    | NA       | NA   | NA    |
| SWC3 | V         | -       | -     | -        | -    | -     |
| PPFD | O         | 23.76   | 11.88 | 455.3    | 0.35 | 0.31  |
| TA   | O         | 23.54   | 14.83 | 5.52     | 0.35 | 0.29  |
| VPD  | O         | 23.66   | 14.16 | 0.98     | 0.42 | 0.38  |
| HR   | O         | 25.21   | 22.43 | 7.79     | 0.6  | 0.69  |
| SWC1 | O         | 24.93   | 10.83 | 0.004    | 0.73 | 0.6   |
| SWC2 | O         | 24.77   | 11    | 0.004    | 0.72 | 0.58  |
| SWC3 | O         | -       | -     | -        | -    | -     |

**Tabla 30.** Análisis de la periodicidad de las variables ambientales en las tres temporadas (2017-2018) en El Mogor por el método de Enright.

|      | Temporada | Periodo | Fase  | Amplitud | GOF  | Error |
|------|-----------|---------|-------|----------|------|-------|
| PPFD | V         | 24.4    | 12    | 930      | 0.18 | 0.18  |
| TA   | V         | 24.6    | 12.49 | 5.91     | 0.2  | 0.2   |
| VPD  | V         | 24.9    | 11.86 | 0.98     | 0.23 | 0.23  |
| HR   | V         | 24.7    | 4.57  | 23.74    | 0.28 | 0.28  |
| SWC1 | V         | 24.3    | 3.95  | 0.001    | 0.59 | 0.59  |
| SWC2 | V         | 24.2    | 21.92 | 0.0032   | 0.41 | 0.41  |
| SWC3 | V         | 23.7    | 11.24 | 0.01     | 0.44 | 0.44  |
| PPFD | I         | 24.4    | 11.41 | 592      | 0.21 | 0.21  |
| TA   | I         | 23.8    | 12.61 | 4.61     | 0.35 | 0.35  |
| VPD  | I         | 23.7    | 12.56 | 0.65     | 0.47 | 0.47  |
| HR   | I         | 23.4    | 20.51 | 13.44    | 0.75 | 0.75  |
| SWC1 | I         | 28.9    | 14.23 | 0.0020   | 0.45 | 0.45  |
| SWC2 | I         | 24      | 16    | 0.0015   | 0.9  | 0.9   |
| SWC3 | I         | 27.1    | 7.81  | 0.0028   | 0.7  | 0.7   |
| PPFD | P         | 24      | 13    | 865      | 0.21 | 0.21  |
| TA   | P         | 23.7    | 13.27 | 5.54     | 0.34 | 0.34  |
| VPD  | P         | 23.9    | 12.35 | 0.65     | 0.48 | 0.48  |
| HR   | P         | 24.2    | 22.51 | 22.48    | 0.53 | 0.53  |
| SWC1 | P         | 24.4    | 20.16 | 0.0020   | 0.5  | 0.5   |
| SWC2 | P         | 31.8    | 6.42  | 0.0023   | 0.68 | 0.68  |
| SWC3 | P         | 20.9    | 18.95 | 0.0021   | 0.92 | 0.92  |

**Tabla 31.** Análisis de la periodicidad de las variables ambientales en las tres temporadas (2017-2018) en El Mogor por el método de Fourier modificado.

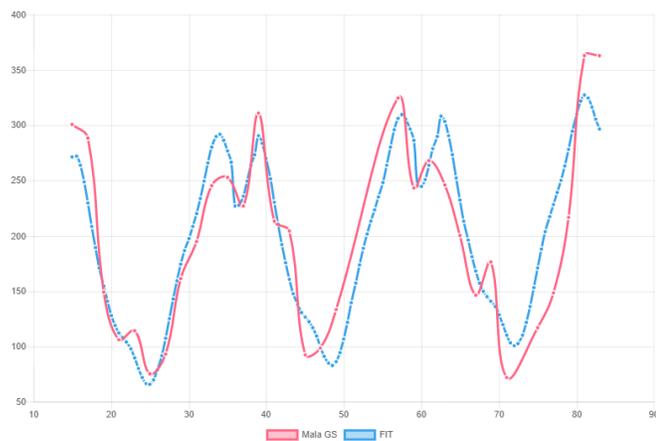
|      | Temporada | Periodo | Fase  | Amplitud | GOF  | Error |
|------|-----------|---------|-------|----------|------|-------|
| PPFD | V         | 23.82   | 13.58 | 936      | 0.17 | 0.17  |
| TA   | V         | 24.36   | 12.65 | 5.92     | 0.19 | 0.19  |
| VPD  | V         | 24.5    | 12.83 | 0.97     | 0.23 | 0.23  |
| HR   | V         | 24.44   | 4.77  | 23.5     | 0.3  | 0.3   |
| SWC1 | V         | 23.8    | 4.64  | 0.001    | 0.66 | 0.66  |
| SWC2 | V         | 24.38   | 21.76 | 0.0030   | 0.47 | 0.47  |
| SWC3 | V         | 23.32   | 21.92 | 0.01     | 0.48 | 0.48  |
| PPFD | I         | 24.02   | 12.19 | 611      | 0.2  | 0.2   |
| TA   | I         | 23.96   | 12.62 | 4.85     | 0.39 | 0.39  |
| VPD  | I         | 24.1    | 12.05 | 0.59     | 0.52 | 0.52  |
| HR   | I         | 22.72   | 21.87 | 9.8      | 0.83 | 0.83  |
| SWC1 | I         | 29.3    | 13.68 | 0.0019   | 0.51 | 0.51  |
| SWC2 | I         | 23.5    | 17.97 | 0.0012   | 0.96 | 0.96  |
| SWC3 | I         | 24.26   | 12.5  | 0.0021   | 0.65 | 0.65  |
| PPFD | P         | 23.8    | 13.01 | 887      | 0.21 | 0.21  |
| TA   | P         | 24.06   | 14.46 | 5.86     | 0.37 | 0.37  |
| VPD  | P         | 23.84   | 14.7  | 0.68     | 0.54 | 0.54  |
| HR   | P         | 24.16   | 22.75 | 23.09    | 0.57 | 0.57  |
| SWC1 | P         | 24.5    | 19.89 | 0.0020   | 0.54 | 0.54  |
| SWC2 | P         | 26.32   | 18.05 | 0.0017   | 0.73 | 0.73  |
| SWC3 | P         | 21.26   | 17.95 | 0.0018   | 0.98 | 0.98  |

**Tabla 32.** Análisis de la periodicidad de las variables ambientales en las tres temporadas (2017-2018) en El Mogor por el método de NLLS.

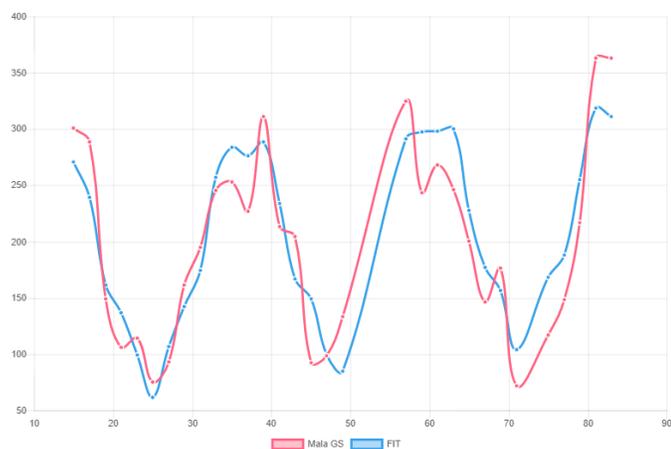
|      | Temporada | Periodo | Fase  | Amplitud | GOF  | Error |
|------|-----------|---------|-------|----------|------|-------|
| PPFD | V         | 23.97   | 13.24 | 943      | 0.18 | 0.13  |
| TA   | V         | 24.39   | 13.84 | 5.77     | 0.26 | 0.19  |
| VPD  | V         | 24.52   | 13.73 | 0.97     | 0.27 | 0.20  |
| HR   | V         | 24.56   | 1.82  | 23.61    | 0.39 | 0.22  |
| SWC1 | V         | NA      | NA    | NA       | NA   | NA    |
| SWC2 | V         | 24.41   | 19.99 | 0.0024   | 0.60 | 0.39  |
| SWC3 | V         | 22.98   | 5.09  | 0.0036   | 0.59 | 0.77  |
| PPFD | I         | 24.07   | 11.79 | 495      | 0.2  | 0.22  |
| TA   | I         | 23.75   | 14.44 | 3.62     | 0.32 | 0.32  |
| VPD  | I         | 23.02   | 14.34 | 0.4      | 0.56 | 0.55  |
| HR   | I         | 21.64   | 2.22  | 7.69     | 0.91 | 0.7   |
| SWC1 | I         | 26.23   | 18.32 | 0.0009   | 0.56 | 0.73  |
| SWC2 | I         | 54.62   | 0.54  | 0.0010   | 1    | 0.85  |
| SWC3 | I         | 23.9    | 13.19 | 0.0019   | 0.61 | 0.53  |
| PPFD | P         | 23.84   | 13.08 | 842      | 0.21 | 0.17  |
| TA   | P         | 24.03   | 14.58 | 5.66     | 0.48 | 0.28  |
| VPD  | P         | 23.91   | 14.9  | 0.64     | 0.48 | 0.36  |
| HR   | P         | 23.63   | 2.35  | 21.36    | 0.43 | 0.33  |
| SWC1 | P         | 24.99   | 20.99 | 0.0012   | 0.76 | 0.64  |
| SWC2 | P         | 25.12   | 18.16 | 0.0012   | 0.81 | 0.81  |
| SWC3 | P         | 20.82   | 19.59 |          | 0.97 | 0.93  |

## Anexo C. Graficas análisis ritmo circadiano

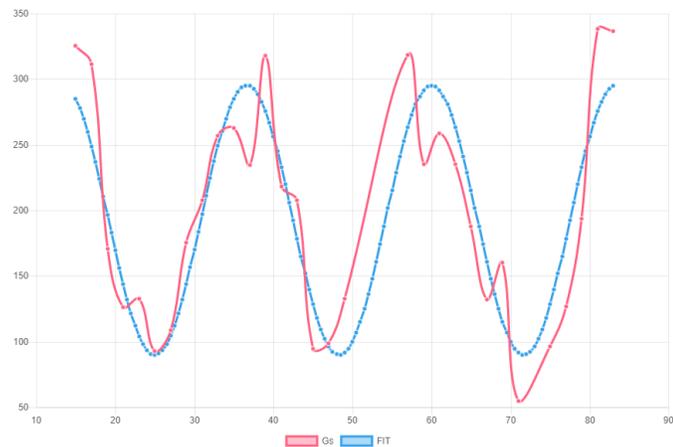
Rosa: representación datos  $g_s$ , Azul: Modelo creado mediante el método de elección.



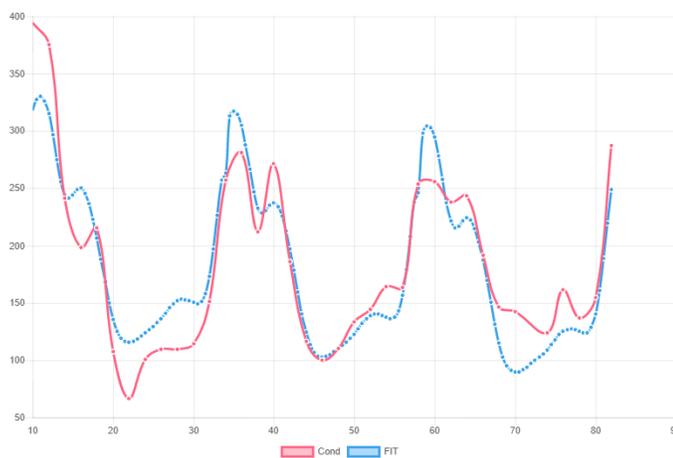
**Figura 21.** Modelo construido por medio del método de Enright para la conductancia estomática de *Malosma* en el mes de agosto del 2017.



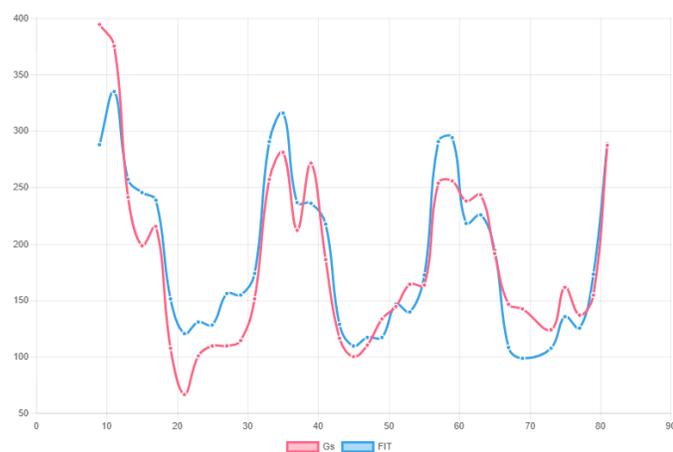
**Figura 22.** Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para la conductancia estomática de *Malosma* en el mes de agosto del 2017.



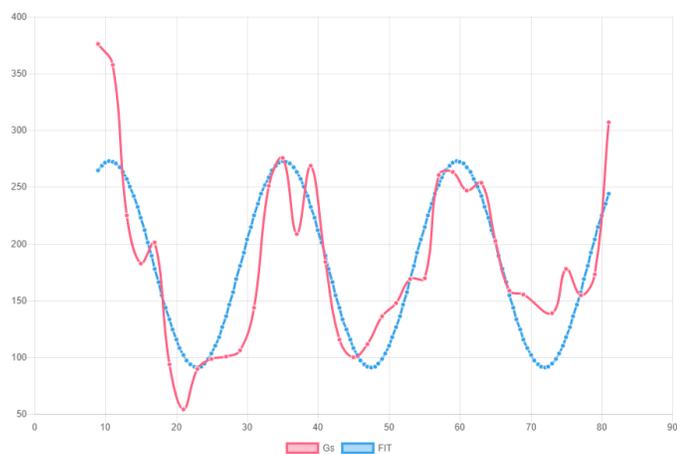
**Figura 23.** Modelo construido por medio del método de Non Linear Least Squares para la conductancia estomática de *Malosma* en el mes de agosto del 2017.



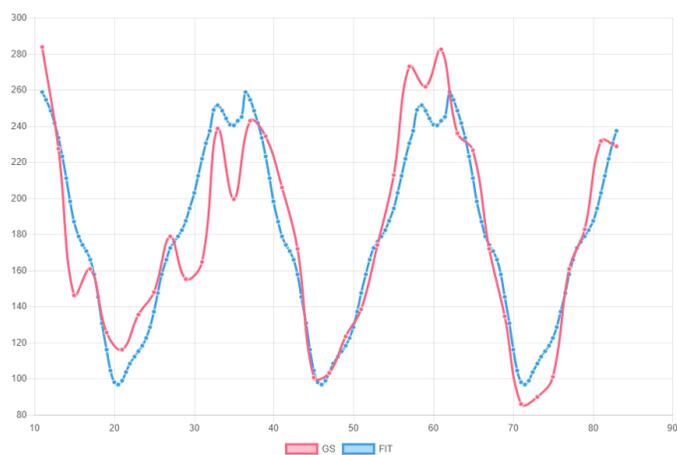
**Figura 24.** Modelo construido por medio del método de Enright para la conductancia estomática de *Vitis* en el mes de agosto del 2017.



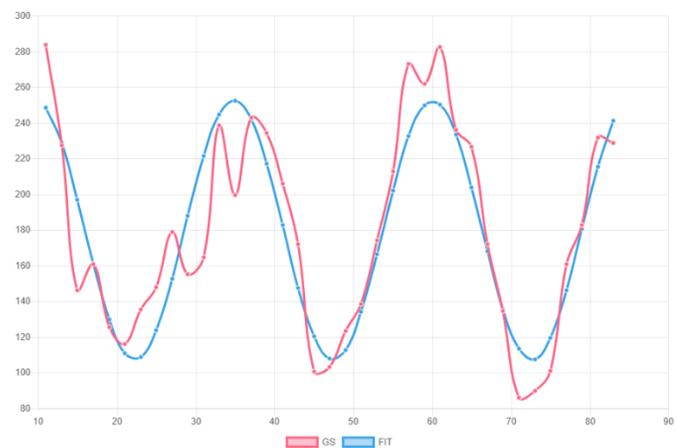
**Figura 25.** Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para la conductancia estomática de *Vitis* en el mes de agosto del 2017.



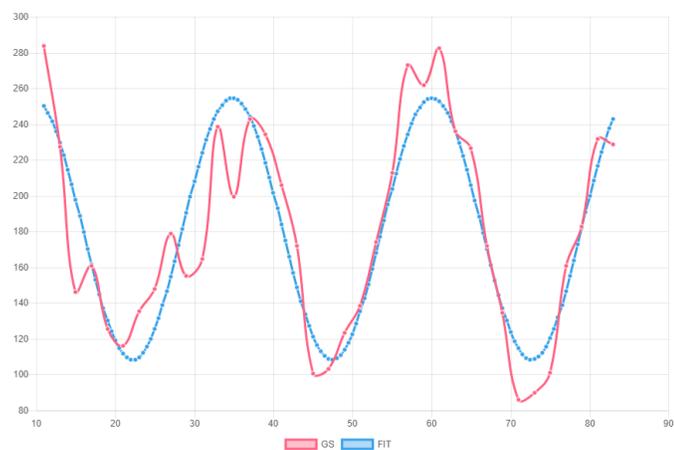
**Figura 26.** Modelo construido por medio del método de Non Lineal Least Squares para la conductancia estomática de *Vitis* en el mes de agosto del 2017.



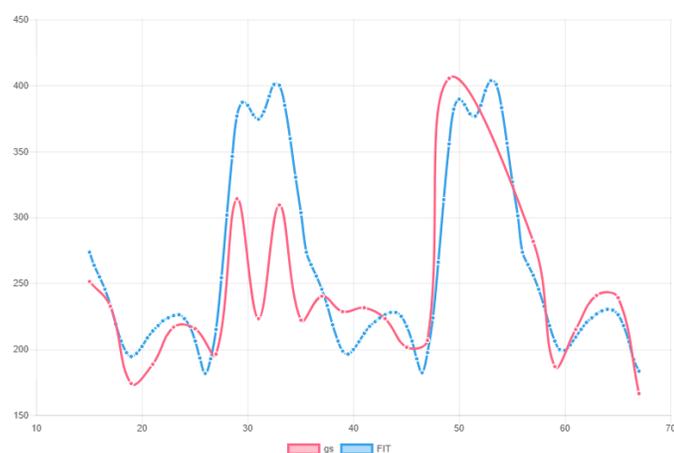
**Figura 27.** Modelo construido por medio del método de Enright para la conductancia estomática de *Vitis* en el mes de junio del 2018.



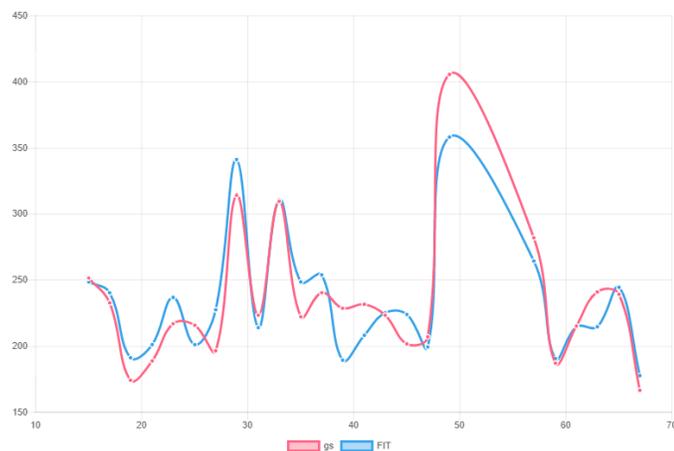
**Figura 28.** Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para la conductancia estomática de *Vitis* en el mes de junio del 2018.



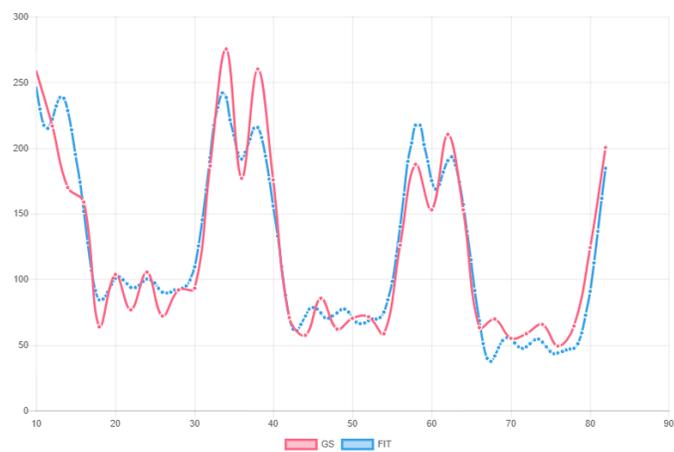
**Figura 29.** Modelo construido por medio del método Non Linear Least Squares para la conductancia estomática de *Vitis* en el mes de junio del 2018.



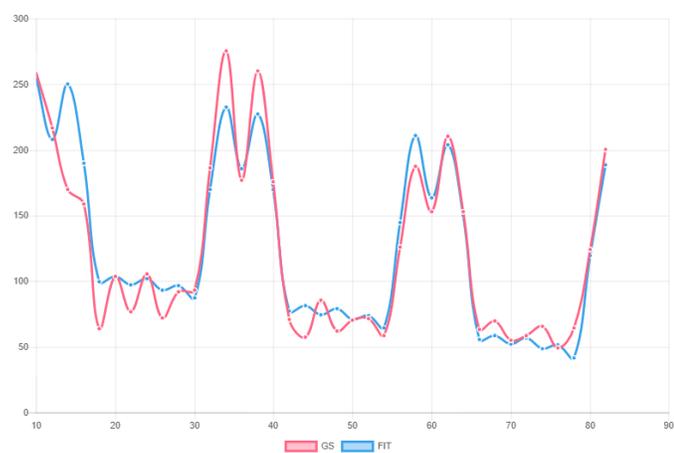
**Figura 30.** Modelo construido por medio del método de Enright para la conductancia estomática de *Xylococcus* en el mes de agosto del 2017.



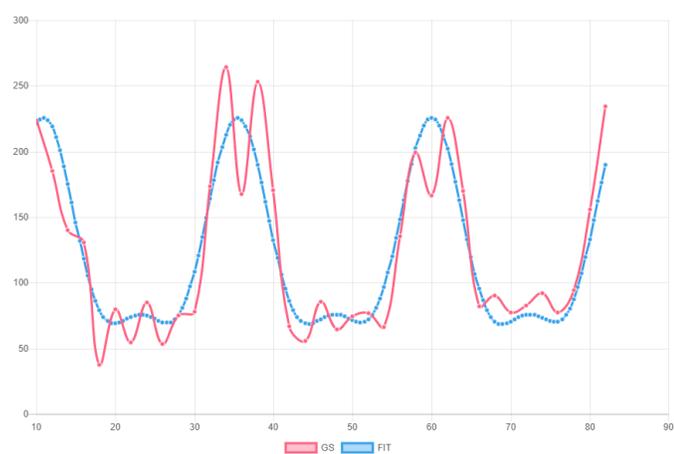
**Figura 31.** Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para la conductancia estomática de *Xylococcus* en el mes de agosto del 2017.



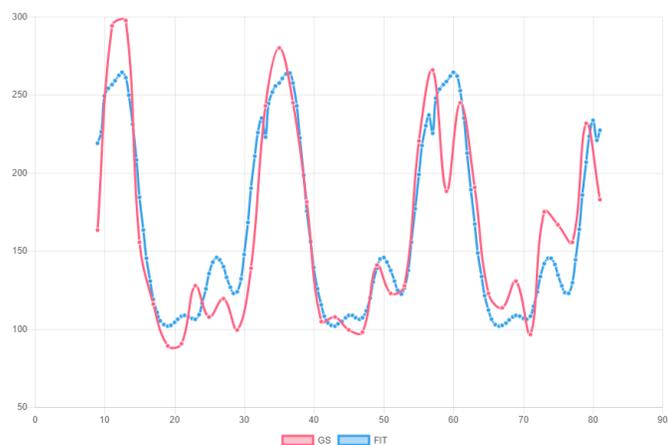
**Figura 32.** Modelo construido por medio del método de Enright para la conductancia estomáca de *Malosma* en el mes de enero del 2018.



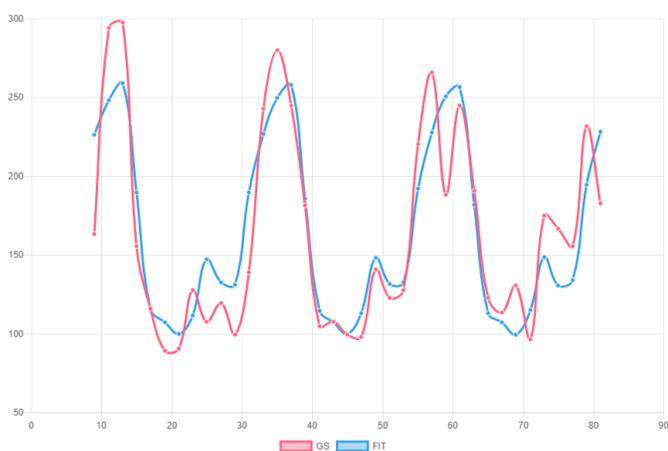
**Figura 33.** Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para la conductancia estomáca de *Malosma* en el mes de enero del 2018.



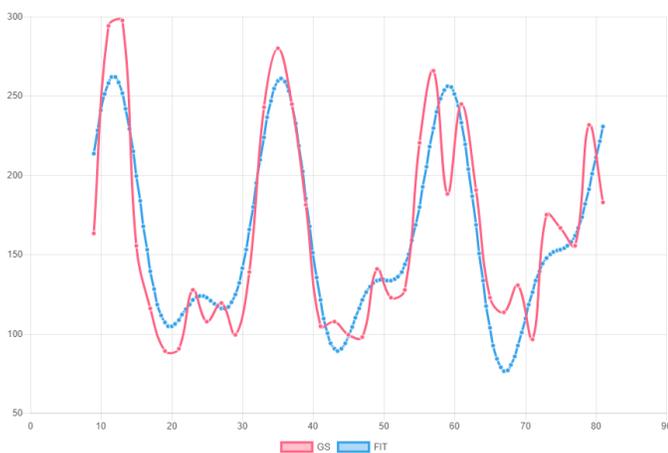
**Figura 34.** Modelo construido por medio del método de Non Lineal Least Squares para la conductancia estomáca de *Malosma* en el mes de enero del 2017.



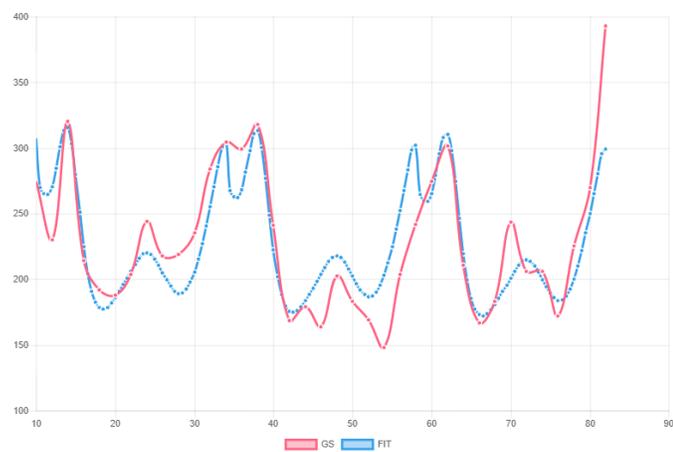
**Figura 35.** Modelo construido por medio del método de Enright para la conductancia estomática de *Vitis* en el mes de noviembre del 2017.



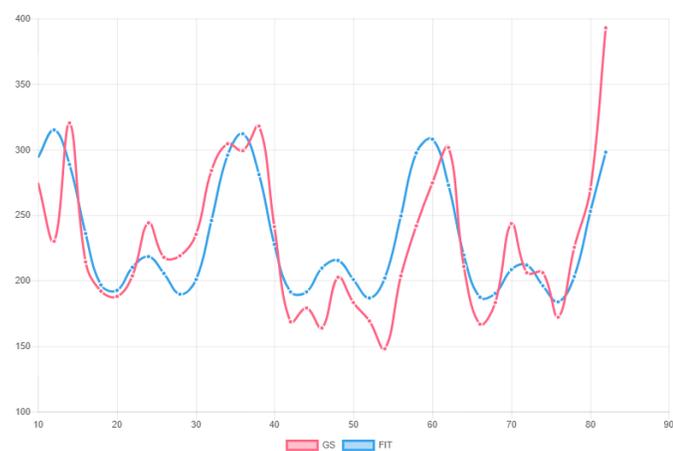
**Figura 36.** Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para la conductancia estomática de *Vitis* en el mes de noviembre del 2017.



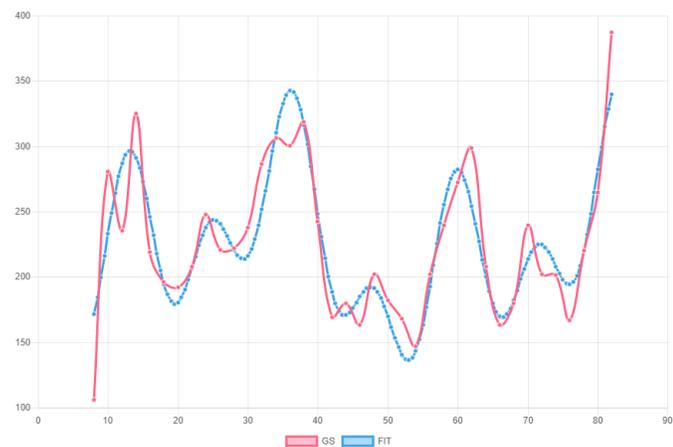
**Figura 37.** Modelo construido por medio del método de Non Lineal Least Squares para la conductancia estomática de *Vitis* en el mes de noviembre del 2017.



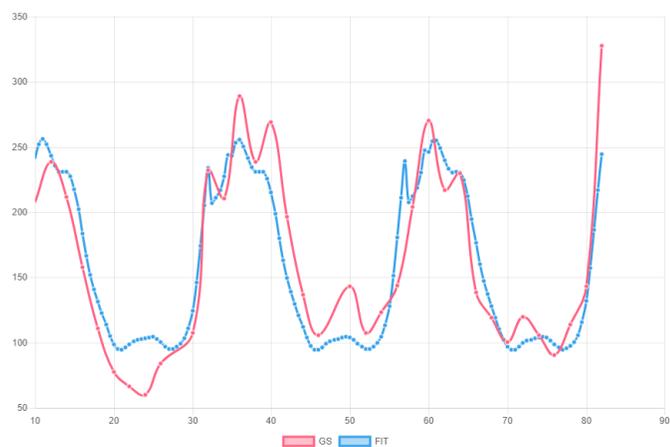
**Figura 38.** Modelo construido por medio del método de Enright para la conductancia estomáca de *Xylococcus* en el mes de enero del 2018.



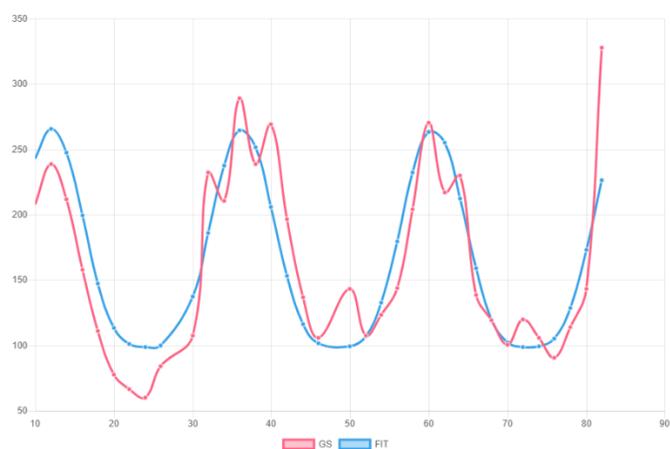
**Figura 39.** Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para la conductancia estomáca de *Xylococcus* en el mes de enero del 2018.



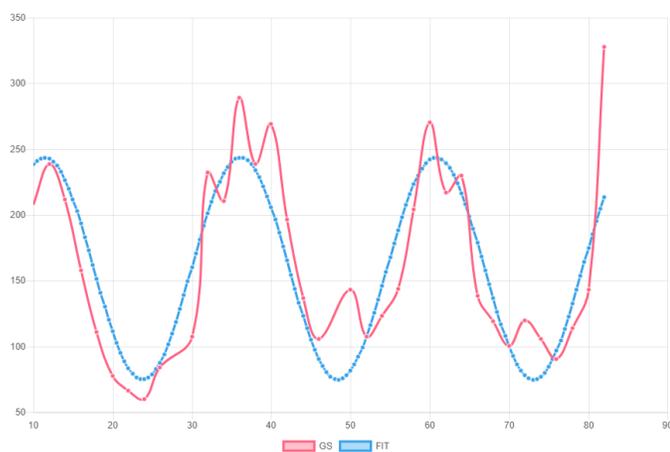
**Figura 40.** Modelo construido por medio del método Non Lineal Squares para la conductancia estomáca de *Xylococcus* en el mes de enero del 2018.



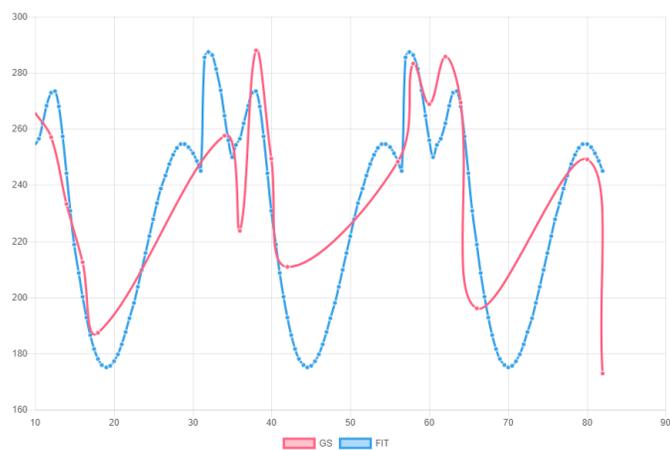
**Figura 41.** Modelo construido por medio del método de Enright para la conductancia estomática de *Malosma* en el mes de abril del 2017.



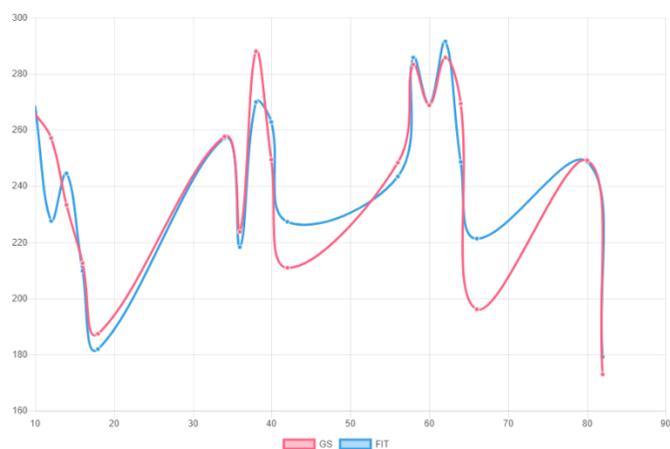
**Figura 42.** Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para la conductancia estomática de *Malosma* en el mes de abril del 2018.



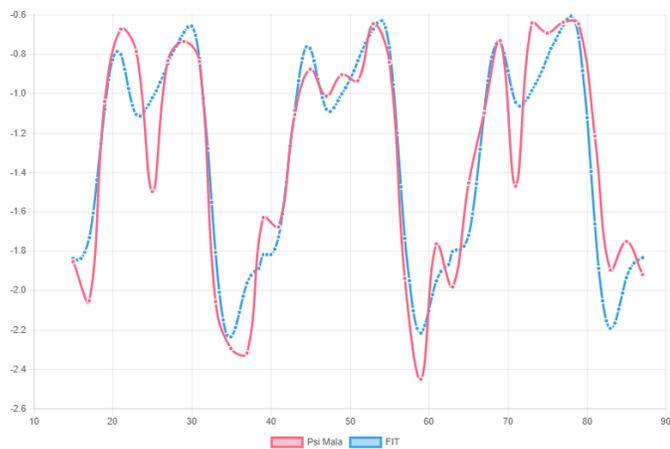
**Figura 43.** Modelo construido por medio del método Non Lineal Squares para la conductancia estomática de *Malosma* en el mes de abril del 2018.



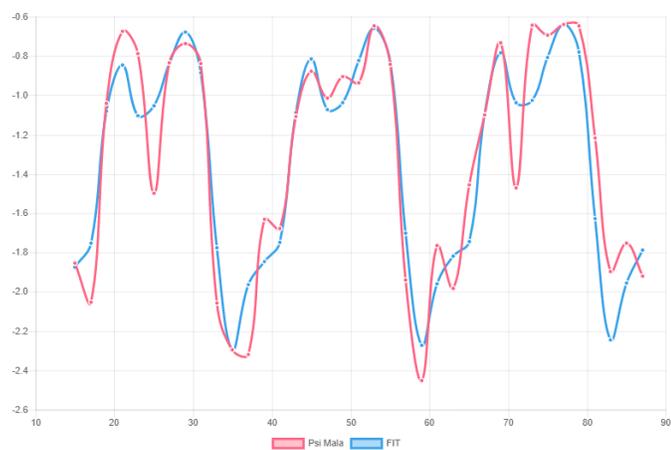
**Figura 44.** Modelo construido por medio del método de Enright para la conductancia estomática de *Xylococcus* en el mes de abril del 2018.



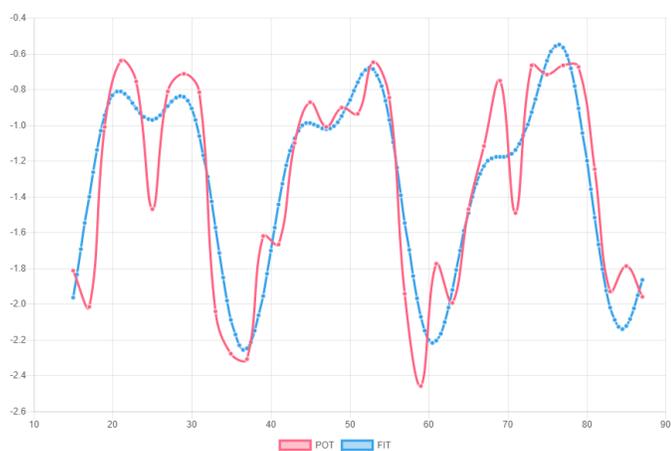
**Figura 45.** Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para la conductancia estomática de *Xylococcus* en el mes de abril del 2018.



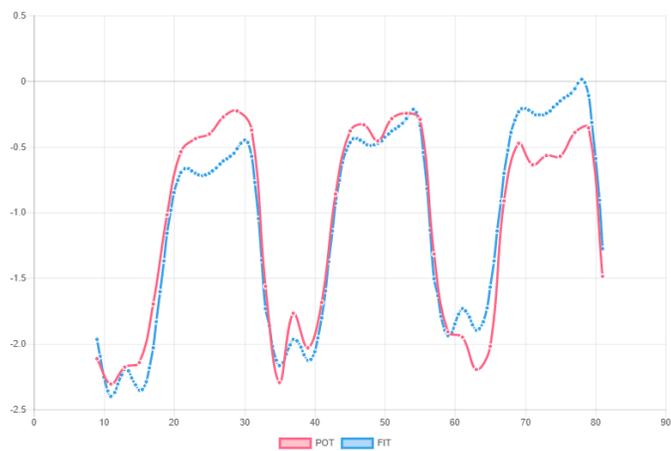
**Figura 46.** Modelo construido por medio del método de Enright para el potencial hídrico de *Malosma* en el mes de agosto del 2017.



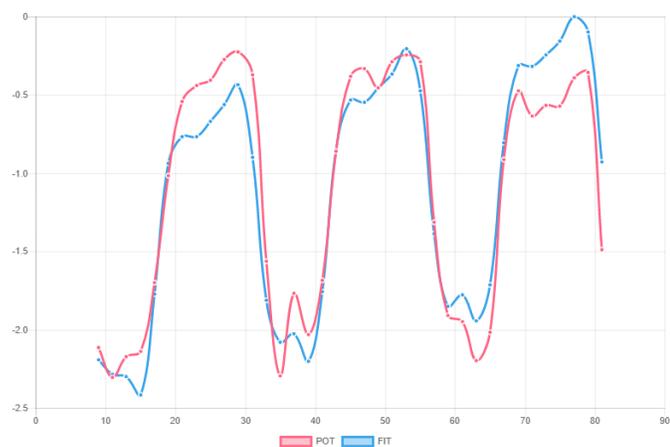
**Figura 47.** Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para el potencial hídrico de *Malosma* en el mes de agosto del 2017.



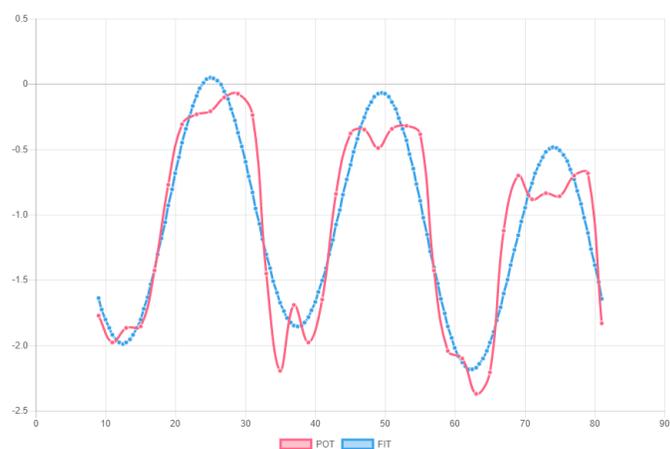
**Figura 48.** Modelo construido por medio del método Non Lineal Least Squares para el potencial hídrico de *Malosma* en el mes de agosto del 2017.



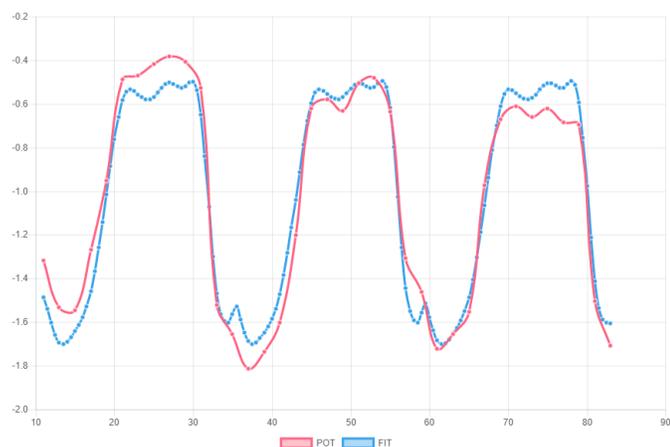
**Figura 49.** Modelo construido por medio del método de Enright para el potencial hídrico de *Vitis* en el mes de agosto del 2017.



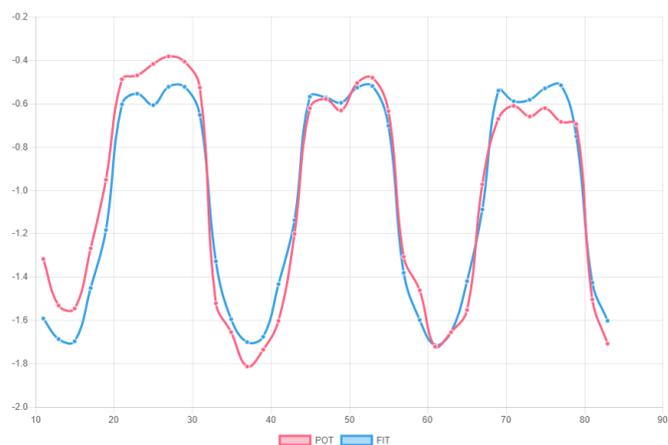
**Figura 50.** Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para el potencial hídrico de *Vitis* en el mes de agosto del 2017.



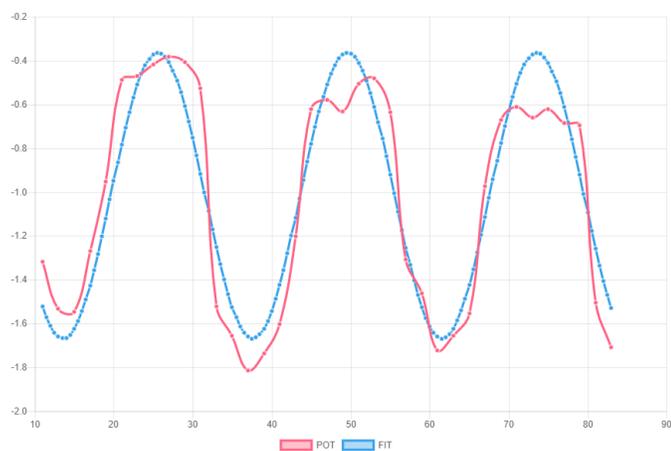
**Figura 51.** Modelo construido por medio del método Non Linear Least Squares para el potencial hídrico de *Vitis* en el mes de agosto del 2017.



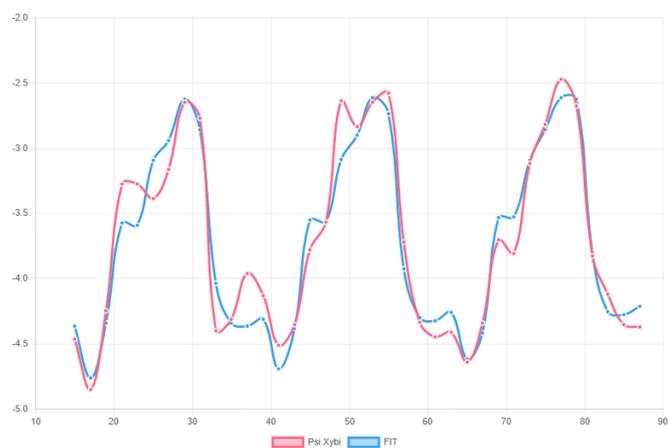
**Figura 52.** Modelo construido por medio del método de Enright para el potencial hídrico de *Vitis* en el mes de junio del 2018.



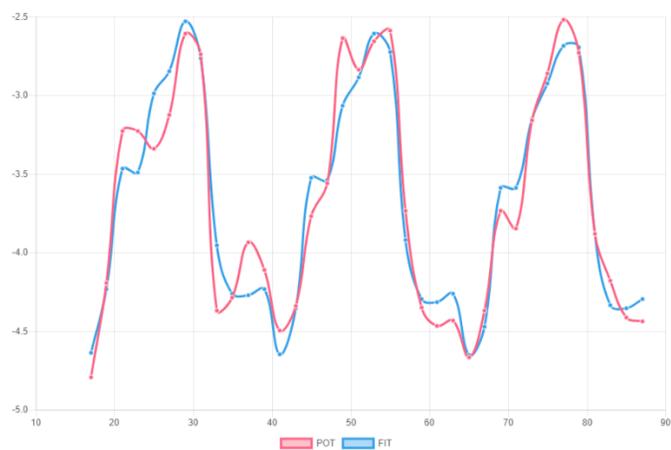
**Figura 53.** Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para el potencial hídrico de *Vitis* en el mes de junio del 2018.



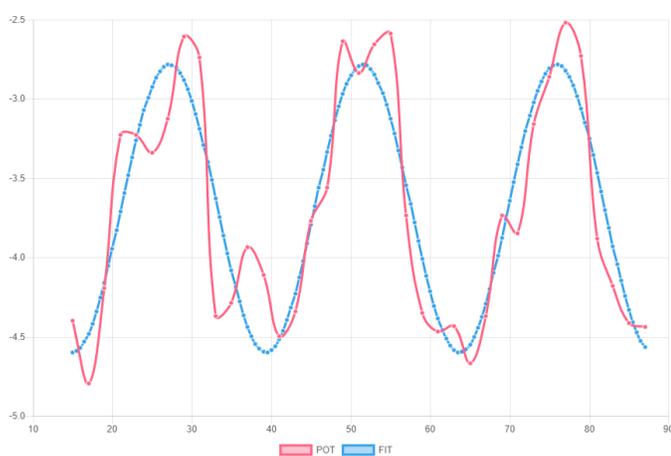
**Figura 54.** Modelo construido por medio del método Non Linear Least Squares para el potencial hídrico de *Vitis* en el mes de junio del 2018.



**Figura 55.** Modelo construido por medio del método de Enright para el potencial hídrico de *Xylococcus* en el mes de agosto del 2017.



**Figura 56.** Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para el potencial hídrico de *Xylococcus* en el mes de agosto del 2017.



**Figura 57.** Modelo construido por medio del método de Non Lineal Least Squares para el potencial hídrico de *Xylococcus* en el mes de agosto del 2017.



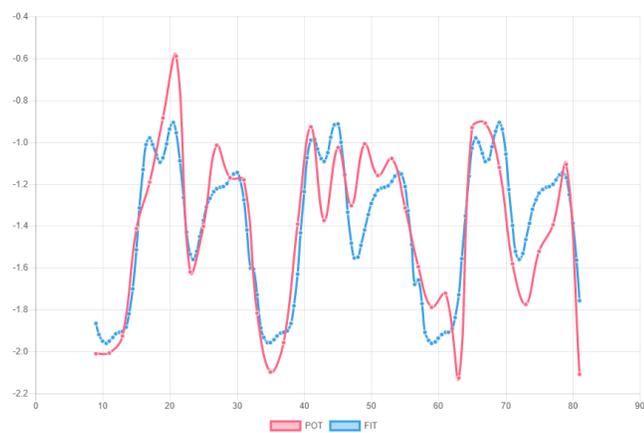
**Figura 58.** Modelo construido por medio del método de Enright para el potencial hídrico de *Malosma* en el mes de enero del 2018.



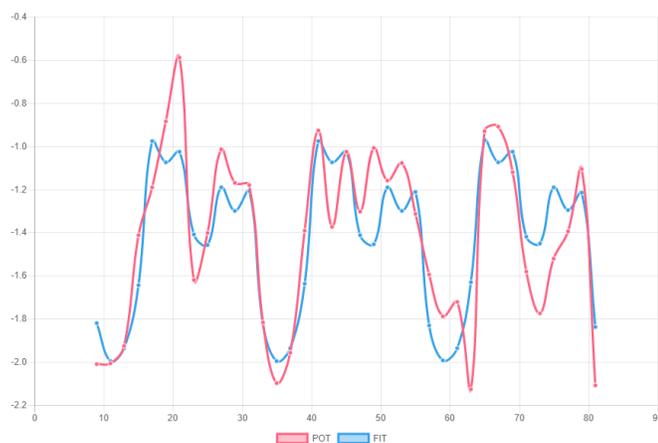
**Figura 59.** Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para el potencial hídrico de *Malosma* en el mes de enero del 2018.



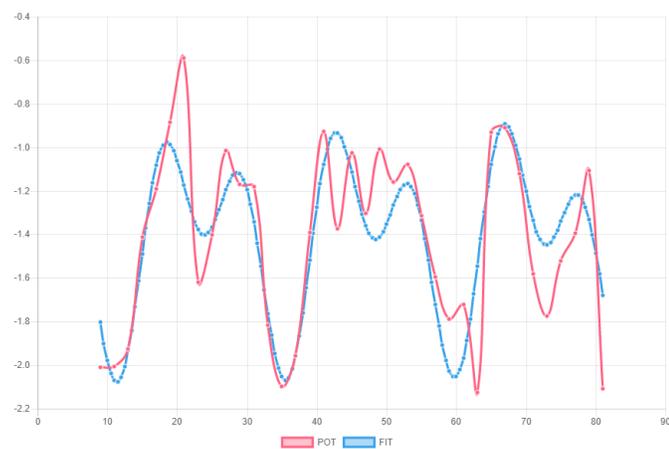
**Figura 60.** Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para el potencial hídrico de *Malosma* en el mes de enero del 2018.



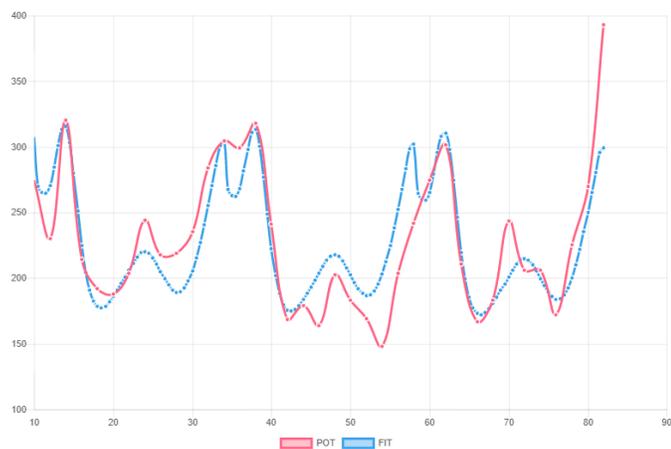
**Figura 61.** Modelo construido por medio del método de Enright para el potencial hídrico de *Vitis* en el mes de noviembre del 2017.



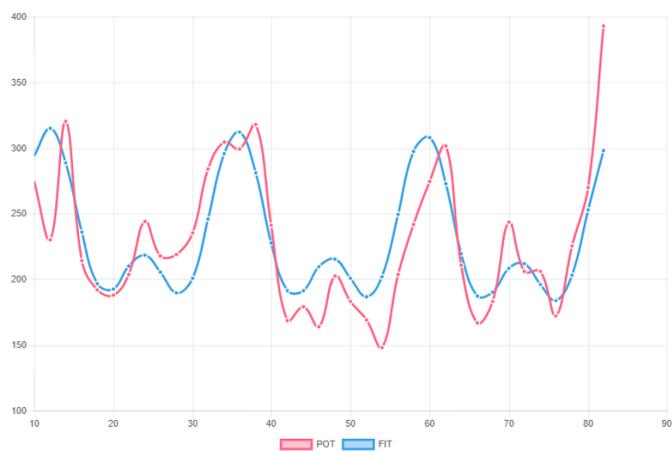
**Figura 62.** Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para el potencial hídrico de *Vitis* en el mes de noviembre del 2017



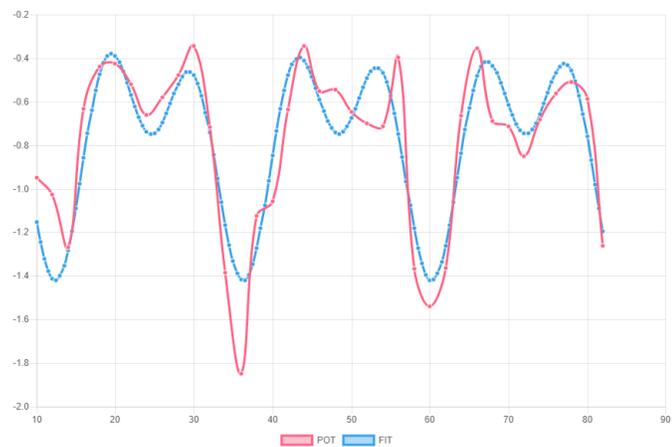
**Figura 63.** Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para el potencial hídrico de *Vitis* en el mes de noviembre del 2017



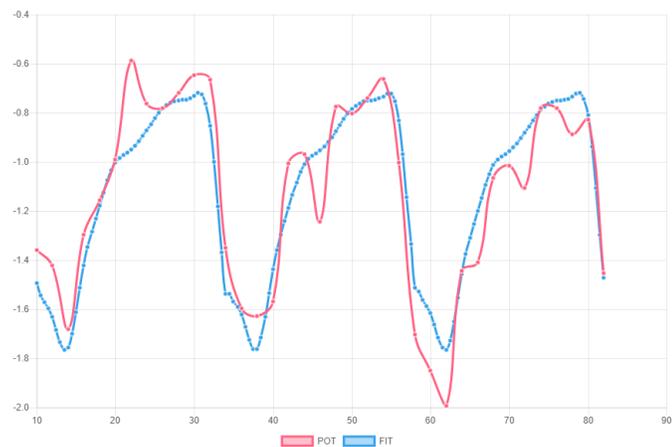
**Figura 64.** Modelo construido por medio del método de Enright para el potencial hídrico de *Xylococcus* en el mes de enero del 2018.



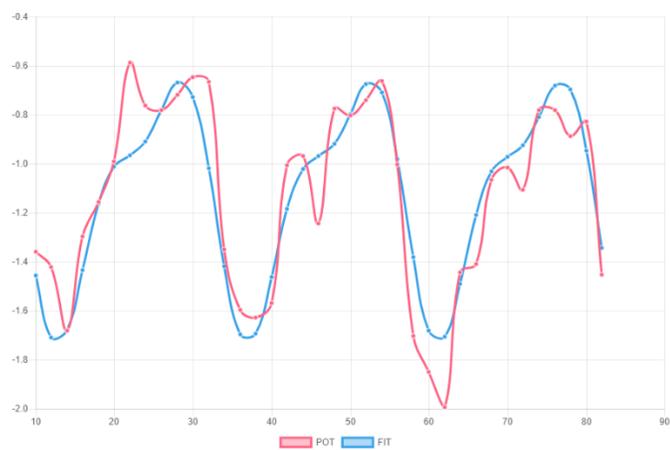
**Figura 65.** Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para el potencial hídrico de *Xylococcus* en el mes de enero del 2018.



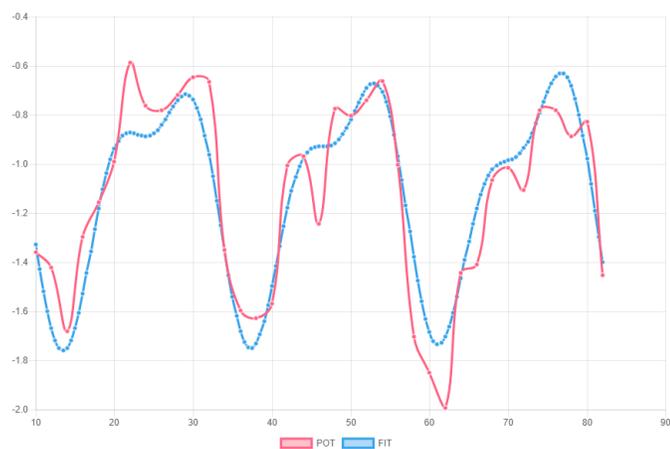
**Figura 66.** Modelo construido por medio del método Non Least Lineal Squares para el potencial hídrico de *Xylococcus* en el mes de enero del 2018.



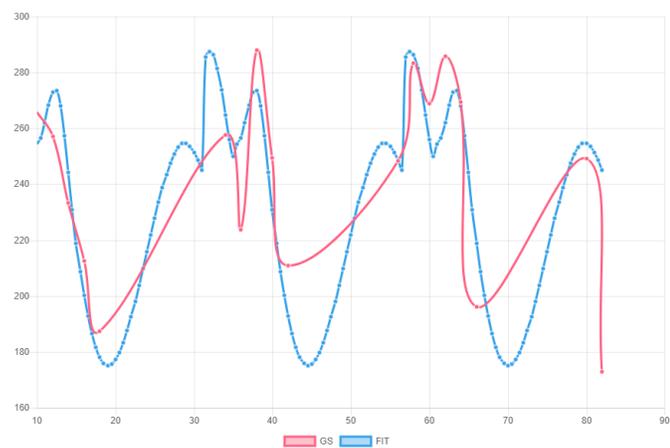
**Figura 67.** Modelo construido por medio del método de Enright para el potencial hídrico de *Malosma* en el mes de abril del 2018.



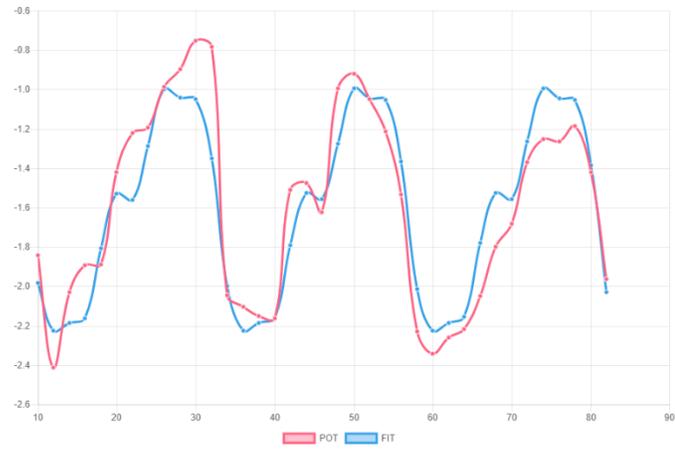
**Figura 68.** Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para el potencial hídrico de *Malosma* en el mes de abril del 2018.



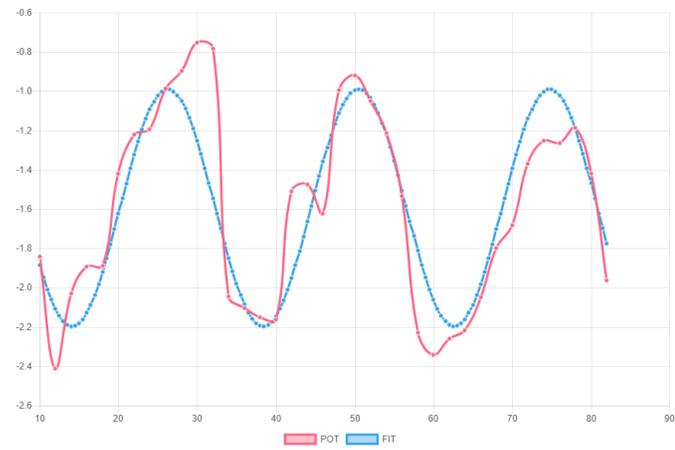
**Figura 69.** Modelo construido por medio del método Non Lineal Least Squares para el potencial hídrico de *Malosma* en el mes de abril del 2018.



**Figura 70.** Modelo construido por medio del método de Enright para el potencial hídrico de *Xylococcus* en el mes de abril del 2018.



**Figura 71.** Modelo construido por medio del método modificado de Fourier para el potencial hídrico de *Xylococcus* en el mes de abril del 2018.



**Figura 72.** Modelo construido por medio del método Non Lineal Least Squares para el potencial hídrico de *Xylococcus* en el mes de abril del 2018.

## Anexo D. Correlaciones entre variables ambientales.

**Tabla 33.** Correlaciones bayesianas entre variables ambientales en El Mogor durante muestreo del verano del 2017.

|             |                  | PPFD | TA               | VPD                | SWC1   | SWC2   | SWC3           |
|-------------|------------------|------|------------------|--------------------|--------|--------|----------------|
| <b>PPFD</b> | Pearson's r      | —    | <b>0.836</b>     | <b>0.851</b>       | -0.125 | -0.352 | -0.548         |
|             | BF <sub>10</sub> | —    | <b>8.845e +7</b> | <b>3.646e +8</b>   | 0.265  | 1.846  | 76.668         |
| <b>TA</b>   | Pearson's r      |      | —                | <b>0.974</b>       | 0.045  | -0.007 | <b>-0.5</b>    |
|             | BF <sub>10</sub> |      | —                | <b>5.381e +138</b> | 0.212  | 0.205  | <b>24.494</b>  |
| <b>VPD</b>  | Pearson's r      |      |                  | —                  | 0.071  | -0.014 | <b>-0.574</b>  |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                  | —                  | 0.223  | 0.205  | <b>157.227</b> |
| <b>SWC1</b> | Pearson's r      |      |                  |                    | —      | 0.002  | 0.044          |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                  |                    | —      | 0.205  | 0.211          |
| <b>SWC2</b> | Pearson's r      |      |                  |                    |        | —      | -0.117         |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                  |                    |        | —      | 0.257          |
| <b>SWC3</b> | Pearson's r      |      |                  |                    |        |        | —              |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                  |                    |        |        | —              |

**Tabla 34.** Correlaciones bayesianas entre variables ambientales en El Mogor durante muestreo de invierno del 2018.

|             |                  | PPFD | TA               | VPD               | SWC1   | SWC2             | SWC3             |
|-------------|------------------|------|------------------|-------------------|--------|------------------|------------------|
| <b>PPFD</b> | Pearson's r      | —    | <b>0.865</b>     | <b>0.857</b>      | -0.08  | 0.04             | 0.436            |
|             | BF <sub>10</sub> | —    | <b>1.699e +9</b> | <b>7.029e +8</b>  | 0.228  | 0.21             | 6.728            |
| <b>TA</b>   | Pearson's r      |      | —                | <b>0.915</b>      | -0.119 | 0.058            | 0.323            |
|             | BF <sub>10</sub> |      | —                | <b>4.336e +36</b> | 0.26   | 0.217            | 1.28             |
| <b>VPD</b>  | Pearson's r      |      |                  | —                 | -0.213 | -0.154           | 0.187            |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                  | —                 | 0.444  | 0.305            | 0.369            |
| <b>SWC1</b> | Pearson's r      |      |                  |                   | —      | <b>0.804</b>     | <b>0.729</b>     |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                  |                   | —      | <b>6.426e +6</b> | <b>59510.292</b> |
| <b>SWC2</b> | Pearson's r      |      |                  |                   |        | —                | <b>0.739</b>     |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                  |                   |        | —                | <b>102618.81</b> |
| <b>SWC3</b> | Pearson's r      |      |                  |                   |        |                  | —                |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                  |                   |        |                  | —                |

**Tabla 35.** Correlaciones bayesianas entre variables ambientales en El Mogor durante muestreo de primavera del 2018.

|             |                  | PPFD | TA               | VPD               | SWC1          | SWC2         | SWC3   |
|-------------|------------------|------|------------------|-------------------|---------------|--------------|--------|
| <b>PPFD</b> | Pearson's r      | —    | <b>0.839</b>     | <b>0.813</b>      | <b>-0.489</b> | -0.264       | 0.138  |
|             | BF <sub>10</sub> | —    | <b>1.189e +8</b> | <b>1.262e +7</b>  | <b>18.94</b>  | 0.677        | 0.282  |
| <b>TA</b>   | Pearson's r      |      | —                | <b>0.948</b>      | -0.343        | -0.025       | 0.147  |
|             | BF <sub>10</sub> |      | —                | <b>7.144e +64</b> | 1.643         | 0.207        | 0.294  |
| <b>VPD</b>  | Pearson's r      |      |                  | —                 | <b>-0.449</b> | -0.157       | 0.164  |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                  | —                 | <b>8.531</b>  | 0.31         | 0.321  |
| <b>SWC1</b> | Pearson's r      |      |                  |                   | —             | <b>0.439</b> | -0.078 |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                  |                   | —             | <b>7.103</b> | 0.227  |
| <b>SWC2</b> | Pearson's r      |      |                  |                   |               | —            | 0.021  |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                  |                   |               | —            | 0.206  |
| <b>SWC3</b> | Pearson's r      |      |                  |                   |               |              | —      |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                  |                   |               |              | —      |

**Tabla 36.** Correlaciones bayesianas entre variables ambientales en El Mogor durante todos los muestreos.

|             |                  | PPFD | TA                | VPD               | SWC1         | SWC2               | SWC3               |
|-------------|------------------|------|-------------------|-------------------|--------------|--------------------|--------------------|
| <b>PPFD</b> | Pearson's r      | —    | <b>0.702</b>      | <b>0.656</b>      | -0.242       | -0.244             | -0.231             |
|             | BF <sub>10</sub> | —    | <b>8.707e +22</b> | <b>2.451e +17</b> | 3.018        | 3.207              | 2.236              |
| <b>TA</b>   | Pearson's r      |      | —                 | <b>0.738</b>      | -0.247       | -0.213             | -0.072             |
|             | BF <sub>10</sub> |      | —                 | <b>5.150e +28</b> | 3.426        | 1.441              | 0.157              |
| <b>VPD</b>  | Pearson's r      |      |                   | —                 | <b>0.33</b>  | <b>0.346</b>       | <b>0.378</b>       |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                   | —                 | <b>57.29</b> | <b>107.315</b>     | <b>467.058</b>     |
| <b>SWC1</b> | Pearson's r      |      |                   |                   | —            | <b>0.997</b>       | <b>0.951</b>       |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                   |                   | —            | <b>4.532e +114</b> | <b>3.032e +259</b> |
| <b>SWC2</b> | Pearson's r      |      |                   |                   |              | —                  | <b>0.961</b>       |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                   |                   |              | —                  | $\infty$           |
| <b>SWC3</b> | Pearson's r      |      |                   |                   |              |                    | —                  |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                   |                   |              |                    | —                  |

**Tabla 37.** Correlaciones bayesianas entre variables ambientales en Monte Xanic durante muestreo del verano del 2017.

|              |                  | PPFD T | TA T             | VPD                | SWC1          | SWC2              | SWC 3  |
|--------------|------------------|--------|------------------|--------------------|---------------|-------------------|--------|
| <b>PPFD</b>  | Pearson's r      | —      | <b>0.864</b>     | <b>0.868</b>       | <b>0.608</b>  | <b>0.622</b>      | -0.402 |
|              | BF <sub>10</sub> | —      | <b>8.032e +8</b> | <b>1.183e +9</b>   | <b>345.27</b> | <b>543.82</b>     | 3.534  |
| <b>TA</b>    | Pearson's r      |        | —                | <b>0.983</b>       | <b>0.599</b>  | <b>0.603</b>      | -0.205 |
|              | BF <sub>10</sub> |        | —                | <b>1.901e +206</b> | <b>265.87</b> | <b>303.41</b>     | 0.415  |
| <b>VPD</b>   | Pearson's r      |        |                  | —                  | <b>0.534</b>  | 0.543             | -0.264 |
|              | BF <sub>10</sub> |        |                  | —                  | <b>46.64</b>  | 58                | 0.662  |
| <b>SWC1</b>  | Pearson's r      |        |                  |                    | —             | <b>0.998</b>      | -0.108 |
|              | BF <sub>10</sub> |        |                  |                    | —             | <b>1.771e +36</b> | 0.25   |
| <b>SWC2</b>  | Pearson's r      |        |                  |                    |               | —                 | -0.123 |
|              | BF <sub>10</sub> |        |                  |                    |               | —                 | 0.265  |
| <b>SWC 3</b> | Pearson's r      |        |                  |                    |               |                   | —      |
|              | BF <sub>10</sub> |        |                  |                    |               |                   | —      |

**Tabla 38.** Correlaciones bayesianas entre variables ambientales en Monte Xanic durante muestreo del otoño del 2017.

|             |                  | PPFD | TA               | VPD                | SWC1          | SWC2              |
|-------------|------------------|------|------------------|--------------------|---------------|-------------------|
| <b>PPFD</b> | Pearson's r      | —    | <b>0.78</b>      | <b>0.831</b>       | <b>0.511</b>  | <b>0.53</b>       |
|             | BF <sub>10</sub> | —    | <b>1.187e +6</b> | <b>5.780e +7</b>   | <b>31.348</b> | <b>48.265</b>     |
| <b>TA</b>   | Pearson's r      |      | —                | <b>0.966</b>       | 0.416         | 0.427             |
|             | BF <sub>10</sub> |      | —                | <b>1.994e +102</b> | 4.763         | 5.77              |
| <b>VPD</b>  | Pearson's r      |      |                  | —                  | 0.397         | 0.41              |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                  | —                  | 3.529         | 4.34              |
| <b>SWC1</b> | Pearson's r      |      |                  |                    | —             | <b>0.999</b>      |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                  |                    | —             | <b>1.292e +42</b> |
| <b>SWC2</b> | Pearson's r      |      |                  |                    |               | —                 |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                  |                    |               | —                 |

**Tabla 39.** Correlaciones bayesianas entre variables ambientales en Monte Xanic durante muestreo del verano del 2018.

|             |                  | PPFD | TA               | VPD               | SWC2   |
|-------------|------------------|------|------------------|-------------------|--------|
| <b>PPFD</b> | Pearson's r      | —    | <b>0.811</b>     | <b>0.798</b>      | -0.269 |
|             | BF <sub>10</sub> | —    | <b>1.080e +7</b> | <b>4.095e +6</b>  | 0.711  |
| <b>TA</b>   | Pearson's r      |      | —                | <b>0.983</b>      | -0.362 |
|             | BF <sub>10</sub> |      | —                | <b>2.938e +23</b> | 2.116  |
| <b>VPD</b>  | Pearson's r      |      |                  | —                 | -0.413 |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                  | —                 | 4.589  |
| <b>SWC2</b> | Pearson's r      |      |                  |                   | —      |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                  |                   | —      |

**Tabla 40.** Correlaciones bayesianas entre variables ambientales en Monte Xanic durante todos los muestreos.

|             |                  | PPFD | TA                | VPD                | SWC1           | SWC2              | SWC3   |
|-------------|------------------|------|-------------------|--------------------|----------------|-------------------|--------|
| <b>PPFD</b> | Pearson's r      | —    | <b>0.77</b>       | <b>0.631</b>       | <b>0.503</b>   | 0.181             | -0.402 |
|             | BF <sub>10</sub> | —    | <b>1.515e +35</b> | <b>7.708e +14</b>  | <b>3436.72</b> | 0.692             | 3.534  |
| <b>TA</b>   | Pearson's r      |      | —                 | <b>0.899</b>       | <b>0.51</b>    | -0.099            | -0.205 |
|             | BF <sub>10</sub> |      | —                 | <b>2.031e +110</b> | <b>4939.72</b> | 0.202             | 0.415  |
| <b>VPD</b>  | Pearson's r      |      |                   | —                  | <b>0.459</b>   | -0.118            | -0.264 |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                   | —                  | <b>525.37</b>  | 0.25              | 0.662  |
| <b>SWC1</b> | Pearson's r      |      |                   |                    | —              | <b>0.998</b>      | -0.108 |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                   |                    | —              | <b>1.348e +83</b> | 0.25   |
| <b>SWC2</b> | Pearson's r      |      |                   |                    |                | —                 | -0.123 |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                   |                    |                | —                 | 0.265  |
| <b>SWC3</b> | Pearson's r      |      |                   |                    |                |                   | —      |
|             | BF <sub>10</sub> |      |                   |                    |                |                   | —      |