

Efectos hidrológicos de la conversión del bosque de niebla en el centro de Veracruz, México

Hydrological effects of cloud forest conversion in central Veracruz, Mexico

Lyssette Elena Muñoz-Villers ^{a*}, Friso Holwerda ^a, María Susana Alvarado-Barrientos ^{a,b}, Daniel Geissert ^c, Beatriz Marín-Castro ^d, Alberto Gómez-Tagle ^e, Jeffrey McDonnell ^f, Heidi Asbjornsen ^b, Todd Dawson ^g, Leendert Adrian Bruijnzeel ^h

* Autor de correspondencia: ^a Universidad Nacional Autónoma de México, Centro de Ciencias de la Atmósfera, Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, Distrito Federal, 04510 México, tel.: 55-56-224089, lyssette.munoz@atmosfera.unam.mx

^b University of New Hampshire, Department of Natural Resources and the Environment, Durham, EE.UU.

^c Instituto de Ecología, A.C., Red de Ecología Funcional, Xalapa, Veracruz, México.

^d Instituto de Ecología, A.C., Posgrado en Ciencias, Xalapa, Veracruz, México.

^e Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales, Michoacán, México.

^f University of Saskatchewan, Global Institute for Water Security, Saskatoon, Canada.

^g University of California Berkeley, Department of Integrative Biology, California, EE.UU.

^h King's College London, Department of Geography, London, Reino Unido.

SUMMARY

The provision and regulation of water flows in catchments is probably the most important ecosystem service of cloud forests; however, its hydrological behavior and impacts associated with forest conversion remain very poorly understood. The present study aimed at evaluating the hydrological effects of land use change for a cloud forest region on volcanic soils in Veracruz, Mexico. For this, micrometeorological, ecophysiological and hydrological measurements combined with stable isotope data were used. The findings showed higher annual water yields in pasture, as well as young and mature *Pinus patula* pine plantations due to lower evapotranspiration rates as compared to mature and secondary cloud forests. Total annual and seasonal flows were found very similar in both cloud forests, suggesting catchment hydrological functioning can be restored within 20 years of natural regeneration. Conversely, the pasture catchment showed higher annual streamflow (10 %), however 50 % on average lower baseflow at the end of the dry season, associated probably with more gentle slopes in combination with lower soil infiltration capacity. Further, it was shown that the conversion of cloud forest to pasture can promote major increases in overland flow in response to maximum rainfall events, despite the high permeability of the volcanic soils characterizing this environment. The ultimate effect of *P. patula* reforestation at catchment scale is still unknown, though higher rainfall infiltration rates, compared to pasture, suggest a soil hydrological recovery in the short to medium term.

Key words: land use change, evapotranspiration, streamflow, hydrograph separation, stable isotopes.

RESUMEN

La provisión y regulación de flujos de agua en cuencas es probablemente el servicio ecosistémico más importante de los bosques de niebla, sin embargo, su funcionamiento hidrológico y cómo éste es alterado por el cambio en el uso de suelo es aún muy poco entendido. Este estudio evaluó los efectos hidrológicos causados por la conversión del bosque mesófilo de montaña sobre suelo volcánico a otros tipos de vegetación en Veracruz, México. Para ello, se realizaron mediciones micrometeorológicas, ecofisiológicas e hidrológicas combinadas con información isotópica. Los resultados mostraron mayores rendimientos hídricos anuales en el pastizal y plantaciones de *Pinus patula* joven y maduro debido a menores tasas de evapotranspiración comparados con el bosque maduro y secundario. El caudal total anual y estacional fue similar en los bosques, sugiriendo que con 20 años de regeneración natural es posible restaurar la funcionalidad hidrológica de microcuencas. En contraste, la microcuenca de pastizal reportó un mayor caudal anual (10 %), pero flujos 50 % en promedio más bajos al final de la época de estiaje, asociado probablemente a una topografía más suave y una menor capacidad de infiltración. Aún en sustratos volcánicos altamente permeables, se observó que la conversión de bosque a pastizal puede conducir a incrementos importantes en los flujos superficiales en respuesta a eventos máximos de precipitación. El efecto de la reforestación con *P. patula* a escala de cuenca se desconoce, pero tasas de infiltración más altas que el pastizal sugieren una probable recuperación hídrica del suelo en el corto a mediano plazo.

Palabras clave: cambio de uso del suelo, evapotranspiración, caudal, separación hidrográfica, isótopos estables.

INTRODUCCIÓN

El paisaje de montaña en las regiones neotropicales se conforma por una gran variedad de ecosistemas dentro de los cuales se encuentra el bosque de niebla, conocido en México como bosque mesófilo de montaña (Rzedowski 1978).

Desde el punto de vista hidrológico, los bosques de niebla son importantes por sus rendimientos hídricos generalmente altos, producto de la combinación de altas entradas de precipitación, aportes de agua adicionales por la interceptación de niebla y bajas pérdidas por evapotranspiración (Bruijnzeel 2004). Estos bosques se encuentran distribuidos en un amplio rango de altitudes (600-3.200 m s.n.m.). De acuerdo a la clasificación propuesta por Bruijnzeel *et al.* (2011), el bosque en el centro de Veracruz es representativo de un bosque de niebla de montaña baja.

A pesar de su gran valor hidrológico el bosque mesófilo es uno de los ecosistemas más deforestados en México. Su disturbio, fragmentación, deforestación y reemplazo por tierras agrícolas y ganaderas han sido las causas principales de su destrucción (Muñoz-Villers y López-Blanco 2008). En consecuencia, cerca del 50 % de su cobertura original ha sido sustituida por otros tipos de vegetación y usos de suelo (Toledo-Aceves *et al.* 2011). Este ecosistema se encuentra, además, fuertemente amenazado por el calentamiento global por lo que en algunas regiones de México peligran con desaparecer en los próximos 40 años (Rojas-Soto *et al.* 2012).

A la fecha, existe suficiente evidencia científica de que la conversión de bosques no influenciados por niebla a pastizales o cultivos está asociada con aumentos en el caudal anual de los ríos debido a una menor evapotranspiración por parte de la cubierta vegetal reemplazante (ver Bruijnzeel (2004) para una revisión general). Sin embargo, al mismo tiempo, se han registrado disminuciones de caudales durante la estación seca. Esto último puede ocurrir cuando la reducción en la capacidad de infiltración debido a la compactación del suelo por pisoteo del ganado, o bien maquinaria agrícola, y la disminución de la recarga de agua en el subsuelo durante la temporada de lluvias, son de tal magnitud que contrarrestan el efecto de una menor evapotranspiración (Bruijnzeel 2004).

En el caso de los bosques de niebla, el efecto de su conversión a pastizales o cultivos sobre el rendimiento hídrico depende también de la contribución de la niebla al balance hidrológico. La interceptación de niebla en estos bosques es típicamente un orden de magnitud mayor comparado con la vegetación de baja estatura, como pastizales. Por tanto, su conversión conlleva generalmente a una disminución de la entrada total anual de agua, debido a la eliminación del componente interceptación de niebla; consecuentemente el efecto neto sobre el rendimiento hídrico está ligado a la magnitud de las afectaciones en los componentes interceptación de niebla y evapotranspiración (Bruijnzeel 2004).

Las tasas de recuperación del bosque y del suelo después del abandono de un pastizal o cultivo están fuertemente influenciadas por el uso y manejo previo del suelo (Zimmermann *et al.* 2006). En consecuencia, diferentes etapas de regeneración de bosques pueden mostrar señales distintas de recuperación hidrológica. Sin embargo, la información disponible es muy limitada (Bruijnzeel *et al.* 2011).

Frecuentemente se recurre a la plantación de árboles como medida de restauración activa de tierras en abandono o degradadas, con el propósito de acelerar procesos de recuperación de bosques y sus servicios hidrológicos. Las coníferas son los árboles más utilizados para reforestación en las regiones de montaña en México. En la región central de Veracruz, la reforestación con pino patula (*Pinus patula* Schl. *et* Cham), especie de rápido crecimiento e importancia económica, es incentivada por los actuales programas gubernamentales. Sin embargo, se desconocen los efectos de su plantación sobre los rendimientos hídricos en cuencas.

Con el propósito de generar conocimiento científico y transferir información integrada que permita a distintos actores sociales y tomadores de decisión reforzar, redirigir o desarrollar programas y políticas de protección, conservación y restauración en cuencas que contribuya a mitigar los impactos del cambio en el uso de suelo, el presente trabajo tiene por objetivo evaluar los efectos hidrológicos causados por la sustitución del bosque por otros tipos de vegetación en la región central de Veracruz, México. Las preguntas específicas de investigación son:

- 1) ¿Cuál es la evapotranspiración y el rendimiento hídrico anual de los diferentes tipos de vegetación estudiados?
- 2) ¿De qué magnitud son los impactos hidrológicos producidos por la conversión del bosque a pastizal en microcuencas?
- 3) ¿Cómo se compara la dinámica hidrológica de un bosque regenerado por 20 años con la de un bosque maduro a nivel de microcuenca?

MÉTODOS

Descripción de los sitios de estudio. El sitio de estudio se localizó en el municipio de Coatepec, Veracruz, México (figura 1), entre los 2.100 y 2.500 m s.n.m. lo que corresponde al límite superior de la franja de distribución del bosque mesófilo de montaña en la región central de Veracruz.

Se seleccionaron tres microcuencas cubiertas por bosque mesófilo maduro de aproximadamente 100 años (MAD), bosque mesófilo en regeneración por 20 años post-incendio (SEC) y pastizal (PAS), respectivamente. Se eligieron también dos parcelas reforestadas con *P. patula* de 10 y 30 años de edad aproximadamente (REFJ y REFM, respectivamente; figura 1). El cuadro 1 muestra las características de estos sitios.

Los suelos de origen volcánico se identificaron como Andosol silándico en la plantación de 30 años, y como Andosol aluándico en los demás sitios (IUSS Working Group

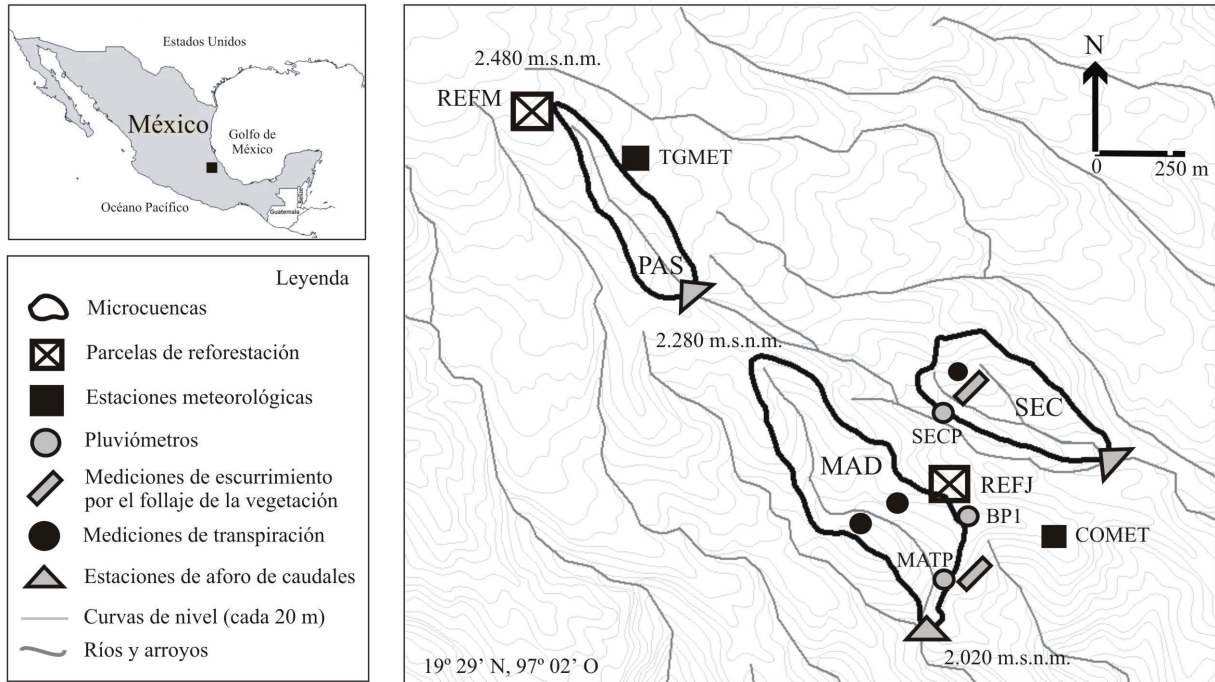


Figura 1. Localización de las microcuencas y parcelas de estudio, instrumentación y experimentos en La Reserva “La Cortadura” y áreas aledañas, municipio de Coatepec, Veracruz.

Location of the study catchments and plots, instrumentation sites in and around the “La Cortadura” Reserve, municipality of Coatepec, Veracruz.

Cuadro 1. Características topográficas y de vegetación de los sitios estudiados. Con excepción de la variable Área, los datos de las variables corresponden a valores promedio.

Topographic and vegetation characteristics of the study sites. Except for the variable catchment/plot area, all data represent average values.

	MAD	SEC	PAS	REFJ	REFM
Altitud (m s.n.m.)	2.170 ^(a)	2.170 ^(a)	2.420 ^(b)	2.180 ^(c)	2.480 ^(c)
Área (ha)	25 ^(a)	12 ^(a)	10 ^(b)	1 ^(c)	20 ^(c)
Pendiente (°)	33 ^(a)	31 ^(a)	18 ^(b)	20 ^(c)	25 ^(c)
Índice de área foliar (m ² m ⁻²)	6,3 ^(a)	5,2 ^(a)	—	5,6 ^(c)	3,7 ^(c)
Altura de la vegetación (m)	27 ^(d)	20 ^(e)	0,02 ^(b)	7 ^(c)	23 ^(c)
Densidad de árboles (troncos ha ⁻¹)	2.967 ^(a)	4.191 ^(a)	—	3.783 ^(c)	662 ^(c)
Área basal (m ² ha ⁻¹)	48 ^(d)	32 ^(a)	—	34 ^(c)	47 ^(c)
Especies dominantes	<i>Alchornea latifolia</i> Sw., <i>Clethra macrophylla</i> M. et G., <i>Hedyosmum mexicanum</i> C. Cordem., <i>Quercus ocoteifolia</i> Liebm., <i>Quercus corrugata</i> Hook., <i>Ternstroemia sylvatica</i> Cham. et Schldl. ^(d)	<i>Alnus jorullensis</i> var. <i>acuminata</i> (Kunth), <i>Alchornea latifolia</i> , <i>Clethra macrophylla</i> ^(a)	<i>Axonopus compressus</i> (Sw.) P. Beauv., <i>Alchemilla pectinata</i> (Kunth) Rothm. ^(f)	<i>Pinus patula</i> ^(c)	<i>Pinus patula</i> (estrato superior) <i>Miconia glaberrima</i> (Schlecht.) Naudin (estrato inferior) ^(c)

^a Muñoz-Villers *et al.* (2012). ^b Muñoz-Villers y McDonnell (2013). ^c Alvarado-Barrientos (2013) y Alvarado-Barrientos *et al.* (2013). ^d García-Franco *et al.* (2008). ^e F Holwerda, sin publicar. ^f L Muñoz-Villers, sin publicar.
MAD: bosque mesófilo maduro de aproximadamente 100 años. SEC: bosque mesófilo en regeneración por 20 años post-incendio. PAS: pastizal. REFJ: *P. patula* de 10 años de edad. REFM: *P. patula* de 30 de edad.

WRB 2006). En general, los suelos fueron relativamente profundos (~ 1,5 m) con un arreglo de horizontes A-Bw-C. La textura fue franca a franca limosa. El material parental estuvo conformado por brecha y andesita altamente intemperizada recubierta por capas semipermeables de cenizas volcánicas, basalto y flujos piroclásticos (Muñoz-Villers y McDonnell 2013).

El clima es templado-cálido húmedo dividido principalmente en dos periodos: 1) una época de lluvias (mayo-octubre) caracterizada por precipitaciones de fuerte intensidad de tipo orográfico-convectivo, y 2) una época relativamente seca (noviembre-abril) con influencia de frentes fríos (Norte), caracterizada por lluvias de baja intensidad de tipo advectivo-orográfico (Báez *et al.* 1997).

Registros continuos de la precipitación y de variables meteorológicas se han realizado en la Reserva “La Cortadura” (estación meteorológica COMET, figura 1) desde julio de 2005. Durante este periodo, la precipitación anual promedio fue de 3.011 ± 309 mm, la cual el 80 % se observó durante la época de lluvias. El rango de temperaturas mensuales promedio osciló entre los 12 y 16 °C.

Balance y rendimiento hídrico. La ecuación general de balance hídrico para una cuenca en un ambiente influenciado por niebla es:

$$P + IN = I + E_t + E_s + Q + \Delta(S + G) + L \quad [1]$$

Donde, P = Precipitación. IN = Interceptación de niebla. I = Interceptación de lluvia por la vegetación (conocida también como pérdida por evaporación). E_t = Transpiración. E_s = Evaporación del suelo. Q = Caudal o descarga del afluente. $\Delta(S+G)$ = Cambios en las reservorios de agua del suelo y subterráneo. L = Percolación profunda al interior o fuera de la cuenca. Todos los términos expresados en mm. Con excepción del parámetro L , el cual se obtuvo como el valor residual en la ecuación 1, los demás parámetros fueron obtenidos mediante la combinación de mediciones en campo y modelación como se describe en la siguientes secciones. No se incluye el cálculo de $\Delta(S+G)$, sin embargo, los detalles pueden consultarse en Muñoz-Villers *et al.* (2012).

Precipitación y niebla. Además de la serie de datos en “La Cortadura”, la precipitación y variables meteorológicas fueron medidas cerca de dos años (abril, 2008-junio, 2010) en una estación instalada a 2.400 m s.n.m. (TGMET; figura 1). En ambos sitios, la niebla fue cuantificada utilizando medidores de visibilidad y colectores pasivos de niebla tipo Juvik. Adicionalmente, se colocaron pluviómetros de balancín en áreas abiertas para registrar la variabilidad espacial de la precipitación en el área de estudio (figura 1). Más detalles sobre los métodos, referirse a Holwerda *et al.* (2010) y Alvarado-Barrientos *et al.* (2013).

Evapotranspiración. La evapotranspiración real anual (ETR) en los bosques mesófilos y plantaciones de pinos

patula fue calculada como la suma de los componentes interceptación de lluvia y transpiración. La interceptación fue determinada como la diferencia entre la precipitación y el escurrimiento por el follaje (EF) + el escurrimiento por los troncos (EST). Para minimizar la influencia de la variación espacial de la precipitación, esta fue medida lo más cercano posible a las parcelas experimentales de EF (cuadro 2, figura 1). La transpiración fue determinada a través de mediciones de flujo de savia en especies dominantes en las diferentes coberturas. Estimaciones de transpiración a nivel de árbol y subsecuentemente a nivel de rodal, fueron realizadas utilizando datos de estructura de la vegetación (más detalles en el cuadro 2).

La evaporación del suelo se consideró despreciable en todas las cubiertas excepto en el REFM donde el dosel fue relativamente abierto, reflejado en su bajo índice de área foliar y densidad de árboles (cuadro 1). En este caso, dicho componente fue estimado usando la razón E_s/I de 0,6 observada en una plantación de *Pinus* sp. en Fiji con estructura similar al REFM (*cf.* Alvarado-Barrientos 2013). La ETR en el PAS se asumió equivalente a la evapotranspiración potencial o de referencia del sitio (ET_0) calculada con la ecuación FAO Penman-Monteith (Allen *et al.* 1998), excepto que se utilizó la altura verdadera del pasto (2 cm) para el cálculo de la resistencia aerodinámica (cuadro 2). Las cantidades de interceptación de niebla fueron estimadas a partir del balance de agua del dosel húmedo después de utilizar el modelo de interceptación de lluvia de Liu (2001), el cual predice interceptación de lluvia (Holwerda *et al.* 2010). La interceptación de niebla no pudo ser cuantificada en el REFM debido a la falta de datos de escurrimiento del follaje durante la época seca. Dado que los aportes de interceptación de niebla para el MAD, SEC y REFJ fueron muy similares y solo contribuyeron con un pequeño porcentaje de la precipitación (ver Resultados), el promedio de las razones IN/P observadas en estas cubiertas fue utilizado para estimar la interceptación de niebla en el REFM. En el caso del pastizal, las entradas por interceptación de niebla se consideraron despreciables (*cf.* Shuttleworth 1977).

Rendimiento hídrico. El rendimiento hídrico (RH) de cada cubierta vegetal se determinó como la diferencia entre la entrada total de agua y la pérdida por evapotranspiración. Sin embargo, la precipitación, y consecuentemente la interceptación de lluvia, varían año con año mientras que los cambios interanuales de la transpiración son bastante más pequeños (Muñoz-Villers *et al.* 2012). Con el fin de minimizar el efecto de la variación interanual de la precipitación debido a mediciones realizadas en distintos periodos, RH fue calculado utilizando la precipitación promedio anual (PPA) observada en la estación COMET, mientras que la interceptación de lluvia y niebla fueron determinadas a partir del producto de PPA y las razones I/P e IN/P medidas, respectivamente. Para la transpiración, se utilizó el valor observado.

Cuadro 2. Métodos utilizados para determinar la evapotranspiración en las distintas cubiertas vegetales.

Methods used to determine evapotranspiration of the different vegetation covers.

Sitios	EF; EST	E_t	ETR	Observaciones
MAD	EF: 4 canaletas (~1,14 m ² de superficie cada una); EST no fue medido ^(a,b)	Métodos DC y PC utilizados en 37 individuos de especies dominantes del estrato arbóreo (ver cuadro 1)	$I + E_p$, donde $I = P - EF$	I modelada utilizando el modelo de Liu (2001) para periodos sin datos de EF y EST ^(a,b) E_t modelada utilizando la ecuación de Penman-Monteith (Monteith 1965) y el modelo de conductancia del dosel propuesto por Jarvis (1976), para periodos sin datos de flujo de savia ^(b)
SEC	EF: 3 canaletas (~1,14 m ² cada una); EST: 10 árboles ^(a,b)	Métodos DC y PC utilizados en 13 individuos de especies dominantes del estrato arbóreo. En ambos bosques, los datos fueron escalados a nivel de rodal utilizando el área de albura de cada especie por hectárea ^(b)	$I + E_p$, donde $I = P - (EF + EST)$	
REFJ	EF: 3 canaletas (~0,59 m ² cada una); EST: 12 árboles ^(c)	Método HR en 8 individuos de <i>P. patula</i> ; datos escalados a rodal utilizando la densidad de árboles ^(d,e)	$I + E_p$, donde $I = P - (EF + EST)$	I modelada utilizando el modelo de Liu (2001) para periodos sin datos de EF y EST ^(c)
REFM	EF: 1 canaleta (~0,59 m ²); EST no fue medido ^(c)	Método HR en 10 individuos de <i>P. patula</i> ; datos escalados a rodal utilizando la distribución de la densidad de árboles por clases diamétricas ^(d,e) E_t del sotobosque utilizando el método HB en 5 individuos de <i>M. glaberrima</i> . Datos escalados a rodal utilizando el área foliar por hectárea ^(d)	$I + E_t + E_s$, donde $I = P - EF$ y $E_s = 0,6I$	Relaciones entre la E_t y la ET_0 para calcular la E_t para periodos sin datos de flujo de savia ^(d,f)
PAS	–	–	ET_0 a partir de la ecuación FAO Penman-Monteith, utilizando datos meteorológicos de “TGMET”, y una altura de pasto de 2 cm ^(c) .	El pastizal no mostró estrés hídrico por más de dos semanas en 1,5 años de observaciones, lo cual apoya el supuesto que $ETR \approx ET_0$ ^(d)

Técnicas de medición de flujo de savia: método de disipación de calor (DC); método de pulso de calor (PC); método “Heat Ratio” (HR) y método “Heat Balance” (HB). Referencias a los métodos contenidas en Muñoz-Villers *et al.* (2012), Alvarado-Barrientos (2013), Alvarado-Barrientos *et al.* (2013).
^a Holwerda *et al.* (2010). ^b Muñoz-Villers *et al.* (2012). ^c Este estudio. ^d Alvarado-Barrientos (2013). ^e Alvarado-Barrientos *et al.* (2013). ^f Alvarado-Barrientos *et al.* (2014).

Caudal e índices de variabilidad hidrológica en microcuencas. La medición de caudal en los afluentes se realizó utilizando un aforador construido a la salida de cada microcuenca, un hidrógrafo y un barómetro de presión (Schlumberger LT; ± 1,5 mm de precisión). Los niveles de agua observados fueron convertidos a valores de caudal (L s⁻¹) usando la relación desarrollada por Muñoz-Villers y McDonnell (2013).

Para la comparación de los regímenes hidrológicos anuales y estacionales en las microcuencas de bosque y pastizal, se utilizaron datos diarios de caudal y precipitación (en unidades de mm) colectados durante el periodo 1 junio 2008 y 31 mayo 2010 (Muñoz-Villers y McDonnell,

2013). A partir de ello, se calculó el coeficiente de escurrimiento promedio (CEP) para cada microcuenca (Olden y Poff 2003):

$$CEP = \frac{\sum Q_d}{\sum P_d} \quad [2]$$

Donde, Q_d = Caudal total diario. P_d = Precipitación total diaria.

Como medida de variabilidad de los caudales, el caudal promedio anual más alto (CPAA; mm) y el caudal promedio anual más bajo (CPAB; mm) fueron calculados toman-

do el promedio del percentil 1 y 99 de la curva de duración de flujo, respectivamente. Datos de caudal por hora fueron utilizados para separar los flujos rápidos (Q_r) de los flujos antecedentes o base (Q_b), empleando el método de Hewlett y Hibbert (1967). Para ello, un evento de precipitación fue definido como el periodo de lluvia $\geq 0,2$ mm separado por un periodo previo sin lluvia ≥ 3 h.

Muestreo de caudales durante eventos de precipitación. Para cuantificar los aportes al caudal por flujos superficiales y subsuperficiales generados durante eventos de precipitación, muestras de agua de lluvia, suelo (utilizando lisímetros de succión) y del afluente fueron colectadas en las microcuencas de bosque y pastizal del 1 agosto al 14 septiembre de 2009 (estación de lluvias) (Muñoz-Villers y McDonnell 2013). La conductividad eléctrica (CE; $\mu\text{S cm}^{-1}$) y la composición isotópica ($\delta^{18}\text{O}$; ‰) de estas muestras (trazadores) fueron determinadas *in situ* y en laboratorio (espectrómetro láser Los Gatos Research, Inc.), respectivamente, para ser utilizadas posteriormente en la ecuación propuesta por Ogunkoya y Jenkins (1993):

$$Q_t C_t = Q_p C_p + Q_s C_s + Q_g C_g \quad [3]$$

Donde, Q_t = Caudal del afluente. Q_p = Flujo por agua de lluvia. Q_s = Flujo por agua en el suelo. Q_g = Flujo por agua subterránea. C_t = Concentración del afluente. C_p = Concentración en el agua de lluvia. C_s = Concentración de agua en el suelo. C_g = Concentración de agua subterránea.

En este caso, C_s fue calculado como el promedio de las concentraciones en suelo a diferentes profundidades (30, 60, 90 y 120 cm). C_g se asumió equivalente a la concentración del flujo base del afluente medida antes del inicio del evento (Muñoz-Villers y McDonnell 2012, 2013). Finalmente, los siguientes parámetros fueron calculados para cada evento: cantidad total de lluvia (P_{ev} ; mm), intensidad máxima de la lluvia por hora (I_{60max} ; mm h^{-1}), razón entre el caudal total y la precipitación total (Q_t/P_{ev}) y pico máximo de descarga del afluente (Q_{pico} ; mm h^{-1}).

Determinación de las propiedades físicas e hidráulicas del suelo. En cada sitio se realizaron experimentos y se colectaron muestras para determinar las características físicas e hidráulicas en la capa superficial del suelo (0-15 cm). Determinaciones de densidad aparente (método del cilindro; g cm^{-3}) y de densidad real (método del picnómetro; g cm^{-3}) del suelo, fueron utilizadas para el cálculo de la porosidad total (%). Se realizaron 6 ensayos de infiltración en el pastizal y 17 en cada bosque utilizando infiltrómetros portátiles de carga constante y anillo sencillo (Gómez-Tagle *et al.* 2008), para calcular posteriormente la conductividad hidráulica saturada de campo (K_{sat} ; mm h^{-1}). Por razones logísticas, el valor de K_{sat} en las plantaciones de pino patula fue obtenido en laboratorio utilizando el método de carga hidráulica constante sobre núcleos de suelos no perturbados.

RESULTADOS

Interceptación de lluvia y niebla. La interceptación de lluvia más alta fue observada en el MAD (18 % de P), seguida por el SEC (9 %), el REFJ (7 %) y el REFM (5 %) (cuadro 3). Durante la lluvia, las tasas de evaporación del agua interceptada por la vegetación fueron en general muy bajas, por tanto la interceptación consistió primordialmente de lluvia retenida en el dosel y evaporada después del evento de precipitación. En consecuencia, las diferencias en interceptación de lluvia encontradas entre los tipos de vegetación reflejan en su mayoría sus distintas capacidades de almacenamiento de agua (C_m ; mm), lo cual a su vez está en función de sus índices de área foliar (figura 2).

El valor de C_m obtenido al ajustar el modelo de interceptación de Liu (2001) a las observaciones fue de 3,88 mm para el MAD, 1,92 mm para el SEC, 1,09 mm para el REFJ y 0,71 mm para el REFM (valores correspondientes a la época de lluvias).

Las cantidades medidas de interceptación de niebla en los bosques fueron en general muy bajas (~ 1 % de la precipitación anual; cuadro 3) asociado principalmente a la baja ocurrencia de niebla y a las bajas velocidades de viento registradas en esta región ($1,4 \text{ m s}^{-1}$ en promedio).

Transpiración. Las estimaciones de transpiración en los bosques fueron prácticamente iguales (787 vs. 788 mm año^{-1} , respectivamente). Es interesante observar que la transpiración del REFJ (645 mm) fue 18 % más baja comparada con el SEC, mientras que el índice de área foliar (5,6 vs. 5,2, respectivamente), la densidad de árboles (3.783 vs. 4.191 troncos ha^{-1}) y el área basal (34 vs. 32 $\text{m}^2 \text{ ha}^{-1}$) fueron similares (cuadros 1 y 3). El REFM mostró la transpiración más baja (273 mm año^{-1}) lo cual

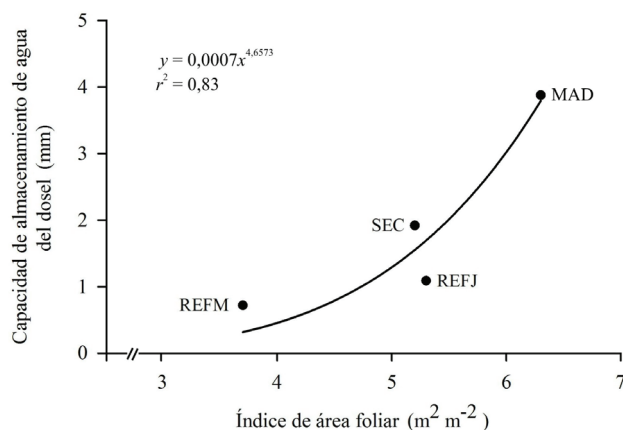


Figura 2. Relaciones entre la capacidad de almacenamiento de agua del dosel y el índice de área foliar de los bosques y plantaciones de pino patula.

Relationship between canopy water storage capacity and leaf area index of the forests and pine plantations under study.

Cuadro 3. Totales anuales de los componentes del balance hídrico determinados para cada tipo de vegetación medidos en el periodo indicado.

Annual totals of water balance components as determined for the different vegetation covers in the indicated periods.

	MAD	SEC	PAS	REFJ	REFM
P (mm)	3.427 ^(a)	3.506 ^(a)	3.159 ^(b)	2.975 ^(c)	2.702 ^(c)
IN (mm)/(% de P)	50 ^(a) /1	38 ^(a) /1	–	35 ^(c) /1	33 ^(c) /1
I (mm)/(% de P)	613 ^(a) /18	315 ^(a) /9	–	205 ^(c) /7	131 ^(c) /5
E_t (mm)/(E_t/ET_0)	787 ^(a) /0,92	788 ^(a) /0,92	–	645 ^(d) /0,75	273 ^(d) /0,31
E_s (mm)	–	–	–	–	79 ^(d)
Q (mm)/(% de P)	1.268 ^(b) /38	1.414 ^(b) /43	1.554 ^(b) /49	–	–
Q_b (mm)/(Q_b/Q)	1.154/0,91	1.230/0,87	1.445/0,93	–	–
Q_r (mm)/(Q_r/Q)	114/0,09	184/0,13	109/0,07	–	–
ET_0 (mm)	855 ^(a)	855 ^(a)	867 ^(c)	855 ^(a)	867 ^(c)
PPA ^(f) (mm)	3.011	3.011	3.011	3.011	3.011
ETR (mm)/(ETR/ ET_0)	1.326/1,55	1.059/1,24	824/0,95	852/1,00	507/0,58
RH = PPA + IN – ETR (mm)	1.729	1.985	2.187	2.194	2.541

Se reporta también Q separado en Q_b y Q_r ; ET_0 = evapotranspiración potencial; ETR = producto de I como porcentaje de P y $PPA + E_t + E_s$; PPA = precipitación promedio anual ($n = 8$ años de medición en la estación COMET).

^a Noviembre 2006–Octubre 2008; Muñoz-Villers *et al.* (2012). ^b Junio 2008–Mayo 2010; Muñoz-Villers y McDonnell (2013). ^c Noviembre 2008–2009; este estudio. ^d Noviembre 2008–Abril 2010; Alvarado-Barrientos (2013). ^e Mayo 2008–Abril 2010; este estudio. ^f Noviembre 2005–Octubre 2013; este estudio. MAD: bosque mesófilo maduro de aproximadamente 100 años. SEC: bosque mesófilo en regeneración por 20 años post-incendio. PAS: pastizal. REFJ: *P. patula* de 10 años de edad. REFM: *P. patula* de 30 de edad.

puede explicarse en parte por su menor área foliar. Sin embargo, aun expresado en unidades de superficie de área foliar, el valor de transpiración del REFM (74 L m⁻²) representó aproximadamente el 60 % en promedio de lo observado en otras cubiertas (125, 152 y 115 L m⁻² para el MAD, SEC y REFJ, respectivamente).

Evapotranspiración y rendimiento hídrico. Al calcularse la evapotranspiración anual de los bosques y plantaciones de pino patula, se observó que el MAD presentó el valor más alto (1.326 mm), seguido por el SEC (1.059 mm), el REFJ (852 mm) y el REFM (507 mm) (cuadro 3). La evapotranspiración en el PAS fue 22 y 38 % menor que la observada en el SEC y MAD, respectivamente. Sin embargo, la evapotranspiración del PAS y REFJ fue muy similar, siendo ésta 1,6 veces mayor que la del REFM.

Consecuentemente, el rendimiento hídrico anual fue mayor en el PAS (2.187 mm) comparado con el SEC (1.985 mm) y el MAD (1.729 mm). El REFJ reportó un rendimiento hídrico (2.194 mm) muy similar al del PAS. En concordancia con su menor evapotranspiración, el REFM reportó el rendimiento hídrico más alto de los sitios estudiados (cuadro 3).

Caudal anual, flujos estacionales y respuesta a eventos de precipitación. Como se reporta en Muñoz-Villers y Mc-

Donnell (2013), el caudal anual fue mayor en el pastizal (1.554 mm; valor promedio) comparado con los bosques (1.268 y 1.414 mm para el MAD y SEC) (cuadro 3, figura 3). Por consiguiente, el coeficiente de escurrimiento promedio fue 0,49, 0,43 y 0,38 para el PAS, SEC y MAD, respectivamente. En las tres microcuencas, el flujo base aportó el mayor volumen de Q (91, 87 y 93 % en el MAD, SEC y PAS, respectivamente) (cuadro 3). Los aportes por flujos rápidos fueron muy bajos contribuyendo solo con el 4, 6 y 4 % de la precipitación en el MAD, SEC y PAS, respectivamente.

De acuerdo con la curva de duración de flujo, la mayor variabilidad en caudales fue observada en el pastizal (figura 4). En consecuencia, los índices CPAA y CPAB identificaron al pastizal como la microcuenca con la mayor descarga durante la época de lluvias y la menor descarga (en su mayoría flujo base) al final de la época de secas; curiosamente el bosque secundario mostró el flujo base promedio más alto durante el periodo de estiaje.

El análisis durante el periodo de lluvias mostró que para los mismos eventos de precipitación la respuesta hidrológica del pastizal fue mayor comparada con la de los bosques. En contraste, los bosques produjeron respuestas muy similares entre sí (figura 5). En este caso, el rango de variación de Q_t/P_{ev} fue de 0,07 - 0,57 en el MAD, de 0,06 - 0,54 en el SEC y de 0,01 - 0,57 en el PAS. Finalmente,

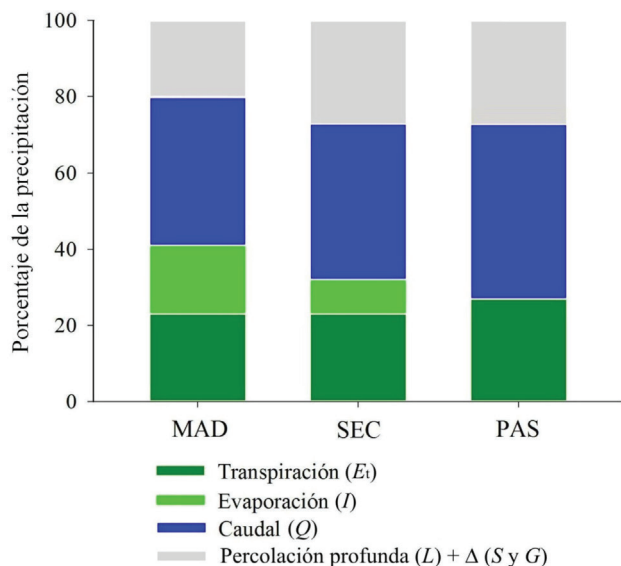


Figura 3. Balance hídrico por componentes y sus porcentajes con respecto a la precipitación total de las microcuencas de bosque maduro, secundario y pastizal. En los tres sitios, la suma de ΔS y ΔG equivalieron al 1% de la precipitación.

Water balance components as a percentage of total rainfall for the mature and regenerating cloud forests and pasture catchments. At all sites, the sum of ΔS and ΔG were equivalent to 1 % of precipitation.

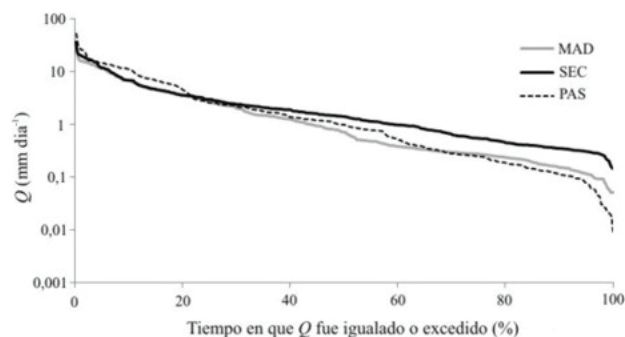


Figura 4. Curvas de duración de flujo de los afluentes en las tres microcuencas estudiadas. Datos graficados en escala semilogarítmica (figura adaptada de Muñoz-Villers y McDonnell 2013).

Flow duration curves for each of the three study catchments. Note that data are plotted on a semi-logarithmic scale (figure adapted from Muñoz-Villers and McDonnell 2013).

el pastizal mostró los picos de descarga (Q_{pico}) más altos (0,03 - 11,8 mm h⁻¹) los cuales casi doblaron los máximos observados en los bosques (0,04 - 6,4 mm h⁻¹ para el MAD; 0,04 - 6,9 mm h⁻¹ para el SEC).

Fuentes de generación de caudales. De un total de 13 eventos de lluvia muestreados, seis eventos en los bosques y cinco en el pastizal mostraron una clara diferencia en la composición de trazadores para aplicar el método de separación

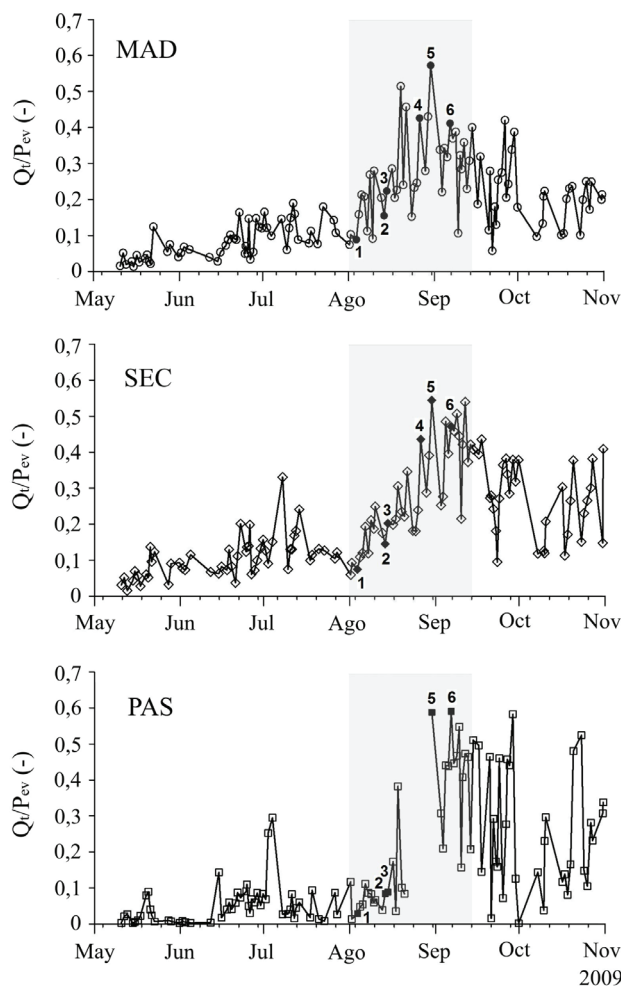


Figura 5. Razón entre caudal total y precipitación total (Q/P_{ev}) por evento de las microcuencas estudiadas durante el periodo mayo - octubre, 2009. El área sombreada muestra el ciclo de seis semanas (1 agosto - 14 septiembre, 2009) correspondiente al muestreo intensivo de eventos de precipitación realizado. Los números indican los eventos que fueron analizados mediante el método de separación de hidrogramas.

Storm runoff event ratios (Q/P_{ev}) as observed in the catchments studied during May – October, 2009. The grey shaded area indicates the 6-week period (Ago. 1-Sept. 14, 2009) under which the rainfall-runoff event intensive sampling was performed. Numbers denote the six rain storms analyzed using hydrographical separation methods.

de hidrogramas. El rango de parámetros abarcado por estos eventos fue: P_{ev} (21 - 111 mm) e I_{60max} (15 - 68 mm h⁻¹).

De acuerdo con Muñoz-Villers y McDonnell (2013), el análisis de hidrogramas reveló un progresivo aumento de las contribuciones de los flujos subsuperficiales al caudal de los afluentes (27 a 98 % en el MAD, 3 a 90 % en el SEC y 60 a 99 % en el PAS) conforme los antecedentes de precipitación aumentaban. De los aportes por flujos subsuperficiales, el agua subterránea fue el componente que contribuyó con el mayor volumen en casi todos los eventos estudiados (figura 6).

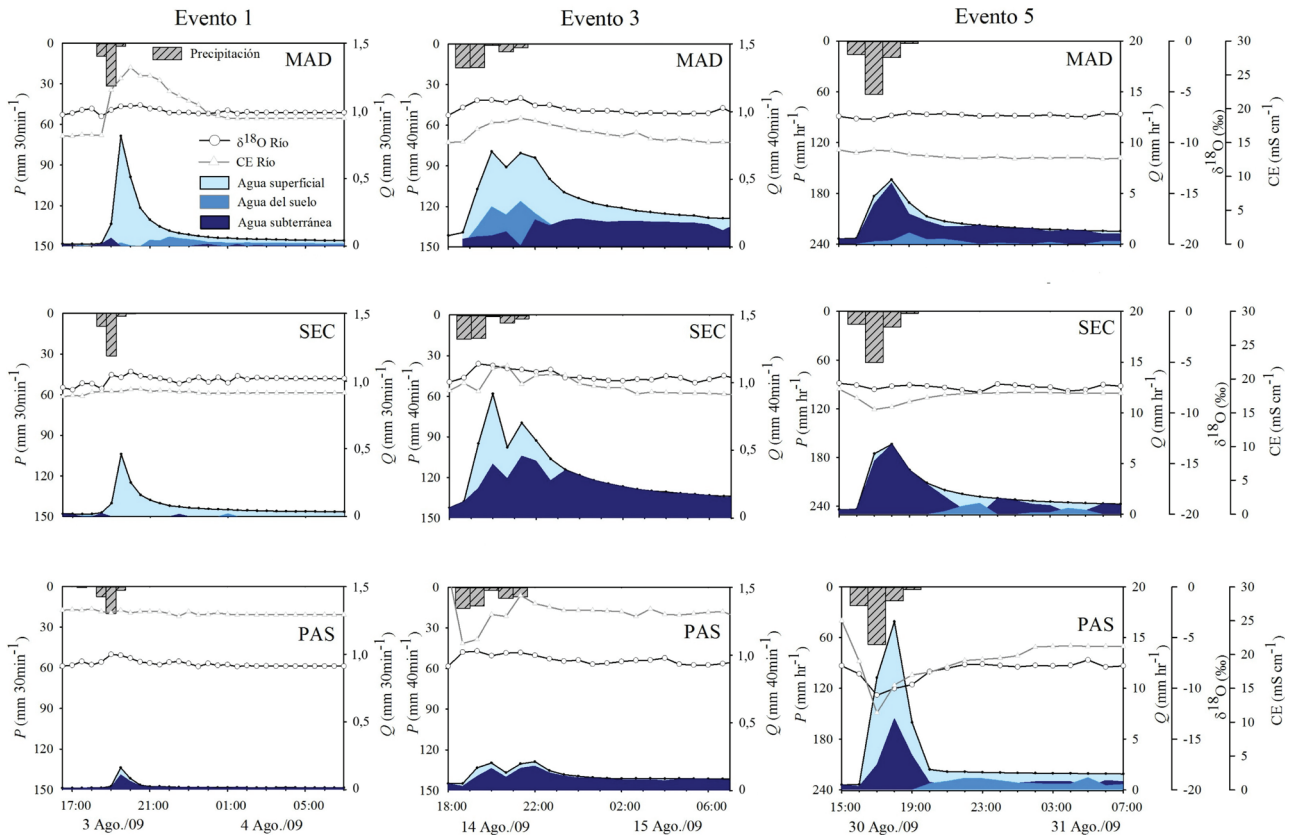


Figura 6. Contribuciones de flujos superficiales y subsuperficiales al caudal generado durante los eventos 1 (3 ago.), 3 (14 ago.) y 5 (30 ago.) de 2009 para cada microcuenca. *P*: Precipitación, *Q*: Caudal, CE: Conductividad eléctrica. Para una mejor representación, *P* y *Q* del evento 5 están graficados en diferentes escalas con respecto a los eventos 1 y 3 (figura adaptada de Muñoz-Villers y McDonnell 2013).

Storm runoff contributing sources for Storms 1 (Ago. 3), 3 (Ago. 14) and 5 (Ago. 30) of 2009 for each study catchment. *P*: Precipitation, *Q*: Runoff, CE: Electrical conductivity. Note that for Storm 5, *P* and *Q* data are plotted on different scales according to Storm 1 and 3 for a better representation (figure adapted from Muñoz-Villers and McDonnell 2013).

Dichos autores también observaron que las mayores diferencias en las respuestas hidrológicas de las microcuencas de bosques y pastizal, ocurrieron bajo condiciones contrastantes de humedad antecedente: evento 1 y evento 5 (figura 6). En este último, el evento de precipitación más grande y de mayor intensidad registrado en la temporada de lluvias de 2009 ($P_{ev} = 106 \text{ mm}$; $I_{60max} = 66 \text{ mm h}^{-1}$), fue interesante observar que los mayores aportes por agua subterránea tuvieron lugar en los bosques (98 y 90 % del caudal total en el SEC y MAD, respectivamente). Contrariamente, el caudal generado en el pastizal estuvo compuesto por un 40 % de flujos superficiales y el volumen restante por flujos subsuperficiales (20 y 40 % por agua en suelo y subterránea, respectivamente).

Propiedades físicas e hidráulicas del suelo. En todos los sitios, el horizonte superficial del suelo presentó altos porcentajes de porosidad (rango: 76 - 98 %) y muy bajas densidades aparentes (0,08 - 0,56 g cm^{-3}) (cuadro 4), propiedades características de los Andosoles. La conductividad hidráulica saturada (K_{sat}) fue muy alta en los bosques

(696 mm h^{-1} en promedio). En contraste, los valores de K_{sat} en el pastizal fueron menores (uno a dos órdenes de magnitud) comparados con los bosques. Las plantaciones de pino patula mostraron valores intermedios, sin embargo el REFJ presentó valores de K_{sat} que doblaron (561 mm h^{-1}) los del REFJ (212 mm h^{-1}), debido probablemente a diferencias en la historia de uso del suelo de estos sitios.

DISCUSIÓN

Evapotranspiración y rendimiento hídrico de las distintas cubiertas vegetales. La evapotranspiración total anual del bosque maduro fue más alta comparada con el bosque en regeneración. Sin embargo, la transpiración de ambos bosques fue muy similar. De acuerdo con Muñoz-Villers *et al.* (2012), esto se debe a que ambos bosques presentan áreas de alburas comparables (15 y 14 $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$, MAD y SEC, respectivamente). Por otra parte, el bosque secundario presenta un área basal, una altura de árboles y un índice de área foliar más bajo en promedio que el bosque maduro, pero una densidad de árboles más alta (cuadro 1).

Cuadro 4. Promedio (\pm desviación estándar) de las propiedades físicas e hidráulicas en la capa superficial del suelo de los sitios estudiados.

Mean (\pm standard deviation) values of physical and hydraulic properties of the topsoil layer at the study sites.

Propiedad del suelo	MAD	SEC	PAS	REFJ	REFM
Densidad aparente del suelo (g cm^{-3})	0,25 \pm 0,17 ^(a)	0,45 \pm 0,11 ^(a)	0,49 \pm 0,06 ^(b)	0,33 \pm 0,01 ^(c)	0,51 \pm 0,1 ^(c)
Porosidad total del suelo (%)	89 \pm 9 ^(d)	89 \pm 2 ^(d)	83 \pm 2 ^(b)	85 \pm 2 ^(c)	78 \pm 2 ^(c)
Conductividad hidráulica saturada del suelo (mm h^{-1})	777 \pm 931 ^(a)	615 \pm 690 ^(a)	30 \pm 14 ^(b)	561 \pm 132 ^(c)	212 \pm 110 ^(c)

^a Muñoz-Villers *et al.* (2012); a 5 cm de profundidad. ^b Van Osch (2010); a 20 cm de profundidad. ^c Este estudio; a 20 cm de profundidad. ^d Este estudio; a 5 cm de profundidad.

MAD: bosque mesófilo maduro de aproximadamente 100 años. SEC: bosque mesófilo en regeneración por 20 años post-incendio. PAS: pastizal. REFJ: *P. patula* de 10 años de edad. REFM: *P. patula* de 30 de edad.

Esto es consistente con resultados obtenidos por Rüger *et al.* (2010), donde muestran que la regeneración del bosque mesófilo en esta región de Veracruz conlleva a un aumento significativo en la densidad de árboles durante las primeras décadas de desarrollo, requiriéndose cerca de 90 años para alcanzar condiciones similares a las de un bosque maduro.

Consecuentemente, la alta evapotranspiración en el bosque maduro se debe principalmente a su mayor capacidad de interceptación de lluvia. Como lo mostraron Holwerda *et al.* (2010) y Muñoz-Villers *et al.* (2012), la doble cantidad de interceptación de agua de este bosque comparada con la del bosque en regeneración es resultado de su más alta capacidad de almacenamiento del dosel ($C_m = 3,88$ vs 1,92 mm, MAD y SEC, respectivamente). El presente trabajo mostró que la diferencia en C_m de estos bosques se explica parcialmente por sus diferencias en índices de área foliar (figura 2; *cf.* Fleischbein *et al.* 2005). En el bosque maduro, el alto valor de C_m está muy probablemente relacionado con su riqueza en epífitas y musgos, formas de vida prácticamente ausentes en el bosque secundario, con gran potencial de almacenamiento de agua de lluvia (*cf.* Stanton *et al.* 2014).

Debido a las bajas cantidades de interceptación de niebla observadas, estos bosques se ubican en el extremo más bajo del rango en cuanto a incidencia de niebla (Bruijnzeel *et al.* 2011). Consecuentemente, la evapotranspiración del bosque maduro comparado con la de otros bosques de niebla maduros de montaña baja, lo ubica en el extremo más alto dentro del rango reportado (1.188 ± 239 mm año⁻¹ en promedio; Bruijnzeel *et al.* 2011). Esto se debe a la mínima ocurrencia y duración de los eventos de niebla en la región, por tanto su efecto neto vía interceptación de niebla y supresión de transpiración sobre el balance hídrico es bastante pequeño (*cf.* Alvarado-Barrientos *et al.* 2014). Información similar comparativa reportada para bosques de niebla secundarios es prácticamente nula.

La evapotranspiración total anual del pastizal fue calculada con la ecuación de referencia FAO Penman-Monteith, por tanto no se dispone de estimaciones individuales

de los componentes transpiración e interceptación. Sin embargo, es muy probable que la interceptación en el pastizal sea bastante menor que la de los bosques debido al pequeño tamaño del pasto (cuadro 1), y por tanto debió presentar una alta resistencia aerodinámica y una muy baja capacidad de almacenamiento de agua (*cf.* Muñoz-Villers y McDonnell 2013). Además, dado los mínimos aportes de interceptación de niebla en estos bosques, las diferencias en los rendimientos hídricos entre los bosques mesófilos y pastizal se explican principalmente por sus distintas capacidades de interceptación de lluvia, y en menor medida por diferencias en transpiración.

En contraste, la evapotranspiración total anual de las plantaciones de *P. patula* fue muy similar (852 mm, REFJ) o incluso menor (507 mm, REFM) que la del pastizal (824 mm, PAS). Esto podría sugerir que prácticas de reforestación con este tipo de pino pueden eventualmente conducir a rendimientos hídricos similares o incluso mayores a los del pastizal, lo cual fue un resultado no esperado.

Diferencias fisiológicas (*i.e.* control estomatal, conductividad hidráulica) y estructurales (densidad, área foliar, fisonomía) del *P. patula* comparadas con especies del bosque mesófilo, pueden explicar en gran medida su menor evapotranspiración. Al respecto, se ha observado que las coníferas son árboles que tienden a presentar un mejor control estomático en respuesta a las condiciones climáticas ambientales. Esto conduce a una menor transpiración cuando la demanda atmosférica (evaporativa) es mayor, comparada con especies latifoliadas (Smith y Hinckley 1995) y gramíneas (sin estrés hídrico) en climas húmedos tropicales (Kelliher *et al.* 1993).

Por otra parte, las diferencias en transpiración encontradas entre el pino patula joven y el maduro pueden deberse a diferencias en edad y estructura. Se ha observado que conforme la edad (y tamaño) de las coníferas aumenta, se incrementan también las limitaciones hidráulicas resultando en una disminución en su transpiración (Delzon y Loustau 2005). Cabe también mencionar que el sitio de *P. patula* maduro se encuentra bajo prácticas de manejo

(i.e. corte selectivo y poda de ramas), manteniendo una densidad de árboles y área foliar relativamente baja, lo que a su vez podría explicar su reducido consumo anual de agua.

Impactos hidrológicos por la conversión del bosque a pastizal en cuencas. La contribución del caudal a la precipitación anual en la microcuenca de pastizal fue mayor en un 12 % (286 mm) y 9 % (145 mm) comparado con las microcuencas de bosque maduro y secundario, respectivamente. Este incremento en caudales en el pastizal, observado en forma de flujo base, está muy probablemente asociado con su menor evapotranspiración (principalmente menor interceptación de lluvia; ver discusión arriba).

El análisis de caudales mostró que el pastizal presenta una mayor variabilidad en sus regímenes hidrológicos. Además, reveló ser un sistema bastante más responsivo a la precipitación comparado con los bosques. Su más baja tasa de infiltración debido a la compactación del suelo por el pastoreo y su menor interceptación de lluvia, son factores que en conjunto pueden explicar este comportamiento.

Se observaron caudales 35 y 70 % más bajos al final de la época de secas en el pastizal comparado con el bosque maduro y secundario, respectivamente. Esto debido posiblemente a una menor recarga de reservorios subsuperficiales de agua durante la época de lluvias en el pastizal debido a su reducida capacidad de infiltración. Sin embargo, no se descarta un posible efecto topográfico en estas diferencias. Al respecto, Sayama *et al.* (2011) mostraron que cuencas en California, EE.UU., con relieve más suave sobre substratos geológicos permeables, tienden a almacenar menos agua en el subsuelo que aquellas con pendientes pronunciadas. El que la microcuenca de pastizal presente tasas de infiltración del suelo más bajas y una topografía más suave (cuadro 1), son factores que en conjunto podrían explicar sus más bajos caudales a fines de la época de estiaje comparados con los bosques.

Es interesante observar que pese a la reducción de uno a dos órdenes de magnitud de la K_{sat} en suelo del pastizal con respecto a los bosques (cuadro 4), los caudales producidos durante los eventos de precipitación analizados estuvieron dominados por fuentes subsuperficiales de agua subterránea. Una posible explicación es que en casi todos los eventos muestreados, el valor promedio de la tasa de infiltración de agua en el suelo fue en la mayoría de las veces más alto que el valor promedio de la intensidad de lluvia. Y una vez más, el que la cuenca de pastizal presentara una topografía más suave pudo haber sido el otro factor determinante.

Comparando los resultados obtenidos a lo largo de la secuencia de eventos de precipitación muestreados durante la época de lluvias, se destaca un evento ocurrido en condiciones de alta humedad (evento 5), donde las respuestas y mecanismos de generación de escurrimiento de las microcuencas de bosque y pastizal fueron marcadamente distintas. En este evento máximo, el pastizal mostró aproximadamente siete veces más flujos superficiales

(28 – 40 %) comparado con los bosques (1 – 10 %). El que las microcuencas de bosques mitigaran el impacto de esta gran tormenta a pesar de las altas condiciones de humedad prevalecientes, este evento excedió las capacidades de infiltración de agua en el pastizal, lo que propició en respuesta la generación de escurrimientos rápidos superficiales y picos de descarga comparativamente mayores a los observados en los bosques.

Restauración hidrológica en cuencas a partir de la regeneración natural del bosque. La contribución del caudal a la precipitación anual en la microcuenca de bosque secundario fue 5 % (145 mm) mayor comparada con la del bosque maduro. Como se mencionó, las entradas de agua por interceptación de niebla fueron muy bajas, por tanto el pequeño incremento en el caudal observado en el bosque secundario se asocia con su más baja capacidad de interceptación de lluvia.

Además de las similitudes observadas en los regímenes hidrológicos de las microcuencas de bosques, Muñoz-Villers y McDonnell (2013) observaron que sus patrones y mecanismos de generación de flujos y caudales son muy parecidos. Ambos bosques registraron contribuciones casi idénticas de aportes por flujos subterráneos al caudal total conforme los antecedentes de humedad aumentaban, de magnitud tal de dominar casi por completo la generación de caudales durante eventos de precipitación.

Investigaciones reportadas sobre generación de escurrimientos en microcuencas de bosques tropicales secundarios son prácticamente inexistentes (Bruijnzeel 2004). Sin embargo, existen algunos trabajos a escala de parcela que han investigado los efectos de la regeneración sobre la hidrología del suelo. Por ejemplo, la investigación de Zimmermann y Elsenbeer (2008) en Ecuador, mostró que la conductividad hidráulica del suelo puede ser recuperada después de 8 - 10 años en bosques regenerados naturalmente.

El presente estudio muestra que tras 20 años de regeneración natural la condición hidrológica original del bosque puede ser en gran parte restablecida. Para el bosque secundario estudiado, las condiciones del suelo previas a la regeneración no se conocen. Por lo tanto, se desconoce si se requería un lapso de 20 años o un periodo más corto para recuperarse hidrológicamente.

CONCLUSIONES

Los resultados muestran que la conversión de bosque a pastizal en el centro de Veracruz se asocia con un incremento significativo en el rendimiento hídrico anual en cuencas (~ 460 mm; ~ 15 % de la precipitación anual), explicado principalmente por diferencias en evapotranspiración entre las cubiertas vegetales. También sugieren que si se promueve la regeneración natural del bosque, se esperaría una disminución en el rendimiento hídrico anual debido a la progresiva recuperación del componente interceptación de lluvia (evaporación).

Las microcuencas de bosque estudiadas registran caudales anuales y estacionales similares. Esto sugiere que 20 años de regeneración natural es probablemente suficiente para recuperar el régimen hidrológico de este ecosistema. La microcuenca de pastizal reporta un mayor caudal anual (10 % en promedio), sin embargo, caudales 35 y 70 % más bajos al final de la época de estiaje comparado con el bosque maduro y secundario, respectivamente. Esto probablemente asociado a la combinación de una topografía más suave y una menor capacidad de infiltración de agua, consecuentemente un menor almacenamiento y recarga de agua en el subsuelo.

En las microcuencas estudiadas, los mayores aportes al caudal producido durante eventos de precipitación son por agua subterránea, excepto en el evento más grande y de mayor intensidad muestreado, donde el pastizal produce escurrimientos superficiales siete veces mayores a los observados en los bosques. Esto indica que aún sobre suelos Andosoles y sustratos volcánicos permeables, la conversión de bosque a pastizal puede conducir a cambios importantes en los procesos de generación de escurrimiento en cuencas en respuesta a eventos de lluvia de alta intensidad.

También se observa que los bosques son capaces de regular y sostener caudales en los afluentes durante la temporada de estiaje, así como modular escurrimientos generados en respuesta a eventos máximos de precipitación, con periodos de retorno de aproximadamente dos años. Esto muestra que este ecosistema es capaz de maximizar la disponibilidad de agua y de minimizar los flujos por inundaciones para las poblaciones en las partes bajas de la montaña, desconociéndose cómo estos bosques responderían a eventos de lluvia aún más torrenciales.

Finalmente, se muestra que la reforestación de áreas degradadas con *P. patula* puede conducir tanto a reducciones como aumentos en los rendimientos hídricos dependiendo de la edad y manejo de las plantaciones. Aun cuando los impactos de la reforestación con *P. patula* a escala de cuenca son desconocidos, el hecho de que ambas plantaciones reportan tasas de infiltración más altas que el pastizal, sugiere una recuperación hidrológica del suelo, lo cual podría favorecer la recarga de agua y el eventual sostenimiento de caudales en la época de estiaje. Sin embargo, la recuperación de servicios hidrológicos con plantaciones mono-específicas no debiere realizarse a costa de otros bienes y servicios ecosistémicos (ejemplo, biodiversidad). Por consiguiente, el promover y proteger áreas de bosque en regeneración no sólo aseguraría la restauración hidrológica en cuencas, sino también la funcionalidad del ecosistema terrestre en su conjunto.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al H. Ayuntamiento de Coatepec, Veracruz y a los habitantes de las localidades de Loma Alta y Tierra Grande por su permiso para trabajar en sus propiedades. Agradecimientos a Sergio Cruz, Adán Hernández,

Tina Garland, Caroline Patrick, CONAFOR-Golfo Centro y al Gobierno del Estado de Veracruz por su apoyo. Esta investigación fue financiada por la NSF-EUA (No. NSF/DEB0746179), CONACyT-México (No. 106788) y WOTRO-Países Bajos (No. W76-252).

REFERENCIAS

- Allen RG, LS Pereira, D Raes, M Smith. 1998. Crop evapotranspiration—Guidelines for computing crop water requirements. Roma, Italia. FAO. 15 p. (FAO Irrigation and drainage paper 56).
- Alvarado-Barrientos MS. 2013. Plant water use and canopy-fog interactions across a land use change trajectory of pasture to pine reforestation in a seasonally dry tropical montane cloud belt. PhD Dissertation, Natural Resources and Earth Systems Science. Durham, EE.UU. University of New Hampshire. 162 p.
- Alvarado-Barrientos MS, V Hernández-Santana, H Asbjornsen. 2013. Variability of the radial profile of sap velocity in *Pinus patula* from contrasting stands within the seasonal cloud forest zone of Veracruz, Mexico. *Agricultural and Forest Meteorology* 168: 108-119.
- Alvarado-Barrientos MS, F Holwerda, H Asbjornsen, TE Dawson, LA Bruijnzeel. 2014. Suppression of transpiration due to cloud immersion in a seasonally dry Mexican weeping pine plantation. *Agricultural and Forest Meteorology* 186: 12-25.
- Báez AP, H Padilla, J Cervantes, D Pereyra, R Belmont. 1997. Rainwater chemistry at the eastern flanks of the Sierra Madre Oriental, Veracruz, Mexico. *Journal of Geophysical Research—Atmospheres* 102 (D19): 23329-23336.
- Bruijnzeel LA. 2004. Hydrological functions of tropical forests: Not seeing the soil for the trees? *Agriculture, Ecosystems and Environment* 104(1): 185-228.
- Bruijnzeel LA, M Mulligan, FN Scatena. 2011. Hydrometeorology of tropical montane cloud forests: Emerging patterns. *Hydrological Processes* 25(3): 465-498.
- Delzon S, D Loustau. 2005. Age-related decline in stand water use: Sap flow and transpiration in a pine forest chronosequence. *Agricultural and Forest Meteorology* 129(3-4): 105-119.
- Fleischbein K, W Wilcke, J Boy, C Valarezo, W Zech, K Knoblich. 2005. Rainfall interception in a lower montane forest in Ecuador: effects of canopy properties. *Hydrological Processes* 19: 1355-1371.
- García-Franco JG, G Castillo-Campos, K Mehlreter, ML Martínez, G Vázquez. 2008. Composición florística de un bosque mesófilo del centro de Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 83: 37-52.
- Gómez-Tagle Chávez A, AF Gómez-Tagle, J Batlle-Sales, H Zepeda Castro, MA Guevara Santamaría, S Maldonado, JE Pintor. 2008. Conductividad hidráulica saturada de campo: uso de un infiltrómetro de carga constante y anillo sencillo. *Terra Latinoamericana* 26(4): 287-297.
- Hewlett JD, AR Hibbert. 1967. Factors affecting the response of small watersheds to precipitation in humid areas. In Sopper WE, HW Lull eds. *Forest Hydrology*. Oxford, UK. Pergamon Press. p. 275-290.
- Holwerda F, LA Bruijnzeel, LE Muñoz-Villers, M Equihua, H

- Asbjornsen. 2010. Rainfall and cloud water interception in mature and secondary lower montane cloud forests of central Veracruz, Mexico. *Journal of Hydrology* 384(1-2): 84-96.
- IUSS Working Group WRB (International Union of Soil Sciences, AT). 2006. World reference base for soil resources. Roma, Italia. FAO. (World Soil Resources Reports N° 103).
- Jarvis PG. 1976. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 273: 593-610.
- Kelliher FM, R Leuning, ED Schulze. 1993. Evaporation and canopy characteristics of coniferous forests and grasslands. *Oecologia* 95(2): 153-163.
- Liu SG. 2001. Evaluation of the Liu model for predicting rainfall interception in forests world-wide. *Hydrological Processes* 15(12): 2341-2360.
- Monteith JL. 1965. Evaporation and environment. Proceedings of the 19th Symposium of the Society for Experimental Biology. Cambridge, UK. Cambridge University Press. p. 205-234.
- Muñoz-Villers LE, J López-Blanco. 2008. Land use/cover changes using Landsat TM/ETM images in a tropical and biodiverse mountainous area of central eastern Mexico. *International Journal of Remote Sensing* 29(1): 71-93.
- Muñoz-Villers LE, JJ McDonnell. 2012. Runoff generation in a steep, tropical montane cloud forest catchment on permeable volcanic substrate. *Water Resources Research* 48(9): W09528.
- Muñoz-Villers LE, JJ McDonnell. 2013. Land use change effects on runoff generation in a humid tropical montane cloud forest region. *Hydrology and Earth System Sciences* 17: 3543-3560.
- Muñoz-Villers LE, F Holwerda, M Gómez-Cárdenas, M Equihua, H Asbjornsen, LA Bruijnzeel, BE Marín-Castro, C Tobón. 2012. Water balances of old-growth and regenerating montane cloud forests in central Veracruz, Mexico. *Journal of Hydrology* 462-463: 53-66.
- Olden JD, NL Poff. 2003. Redundancy and the choice of hydrologic indices for characterizing streamflow regimes. *River Research and Applications* 19(2): 101-121.
- Ogunkoya O, A Jenkins. 1993. Analysis of storm hydrograph and flow pathways using a 3-component hydrograph separation model. *Journal of Hydrology* 142: 71-88.
- Rojas-Soto OR, V Sosa, JF Ornelas. 2012. Forecasting cloud forest in eastern and southern Mexico: conservation insights under future climate change scenarios. *Biodiversity and Conservation* 21(10): 2671-2690.
- Rüger N, G Williams-Linera, A Huth. 2010. Modeling the dynamics of tropical montane cloud forest in central Veracruz, Mexico. In Bruijnzeel LA, FN Scatena, LS Hamilton eds. Tropical Montane Cloud Forests: Science for Conservation and Management. Cambridge, UK. Cambridge University Press. p. 584-594.
- Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. México, DF. Limusa. 432 pp.
- Sayama T, JJ McDonnell, A Dhakal, K Sullivan. 2011. How much water can a watershed store?. *Hydrological Processes* 25(25): 3899-3908.
- Shuttleworth WJ. 1977. The exchange of wind-driven fog and mist between vegetation and the atmosphere. *Boundary-Layer Meteorology* 12: 463-489.
- Smith WK, TM Hinckley. 1995. Resource physiology of conifers. San Diego, California. Academic Press. 396 p.
- Stanton DE, JH Chávez, L Villegas, F Villasante, J Armesto, LO Hedin, H Horn. 2014. Epiphytes improve host plant water use by microenvironment modification. *Functional Ecology*. DOI: 10.1111/1365-2435.12249.
- Toledo-Aceves T, JA Meave, M González-Espinosa, N Ramirez-Marcial. 2011. Tropical montane cloud forests: current threats and opportunities for their conservation and sustainable management in Mexico. *Journal of Environmental Management* 92(3): 974-81.
- Van Osch FP. 2010. Seasonal hydrologic response to land use change and climate change in a tropical montane cloud forest in Veracruz, Mexico. Master Thesis. Utrecht, Países Bajos. Faculty of Geosciences, Universiteit Utrecht. 90 p.
- Zimmermann B, H Elsenbeer. 2008. Spatial and temporal variability of soil saturated hydraulic conductivity in gradients of disturbance. *Journal of Hydrology* 361(1-2): 78-95.
- Zimmermann B, H Elsenbeer, JM De Moraes. 2006. The influence of land-use changes on soil hydraulic properties: implications for runoff generation. *Forest Ecology and Management* 222 (1-3): 29-38.

Recibido: 26.01.15
Aceptado: 09.07.15

