

164
24

U N A M
FACULTAD DE CIENCIAS

RELACIONES HIDRICAS INTERNAS EN Senecio praecox D.C. y Buddleia cordata H.B.K. DE LA RESERVA DEL PEDREGAL DE SAN ANGEL.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE BIOLOGO PRESENTA

BENJAMIN ALBERTO POZOS HERNANDEZ

MEXICO, D.F.

1991.

FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE

Indice.....	1
Agradecimientos.....	3
Presentación.....	4
1. Introducción.....	5
2. Objetivos y Metas.....	7
3. Antecedentes.....	8
3.1 Importancia del Agua.....	8
3.1.1. Algunas Propiedades Fisicoquímicas del Agua.....	8
3.2 El Flujo de Agua en el Continuo Suelo-Planta-Atmósfera..	9
3.2.1. La Energia Libre de Gibbs.....	10
3.2.2. Potencial de Succión.....	12
3.3. Relaciones Hídricas de las Células Vegetales.....	13
3.3.1. Algunas Características de las Células Vegetales...13	
3.3.2. Simplasto y Apoplasto.....	15
3.3.3. Procesos Osmóticos a Nivel Celular.....	16
3.3.4. Potencial Hídrico.....	17
3.4. Influencia del Déficit Hídrico en las Plantas.....	18
3.5. Mecanismos de Resistencia a la Sequía.....	20
3.6. Significado Ecológico de la Hidratación del Citoplasma.24	
4. Materiales y Métodos.....	26
4.1. Teoría.....	26
4.2. El Sitio de Estudio.....	28
4.2.1. Ubicación Geográfica.....	28
4.2.2. Fisiografía y Vegetación.....	30
4.2.3. Clima.....	31
4.2.4.1. Características Fenológicas de <i>S. praecox</i> y <i>B.</i>	
<u><i>cordata</i></u>	34
4.2.4. Material Vegetal.....	33
4.3. Mediciones del Estado Hídrico.....	35
4.3.1. Potencial Hídrico.....	35
4.3.2. Curvas volumen-presión.....	37
4.3.3. Contenido de Agua Simplástica y Agua Apoplastica...39	
4.3.4. Potencial Osmótico.....	39
4.3.5. Potencial de Turgencia.....	40
4.3.6. Módulo de Elasticidad.....	40
5. Resultados y Discusión.....	41
5.1. Variables Climatológicas.....	41
5.2. Contenido de Agua Simplástica y Apoplastica.....	43
5.3. Potenciales Hídricos Diurnos y Estacionales.....	45
5.3.1. Comparación de Potenciales Hídricos con Otras	
Especies.....	49
5.4. Potenciales de Turgencia Diurnos y Estacionales.....	53

5.4.1. Comparación con Potenciales de Turgencia de Otras Especies.....	56
5.5. Variación Estacional de Potenciales Osmóticos.....	62
5.5.1. Comparación de Potenciales Osmóticos con Otras Especies.....	64
5.6. Módulos de Elasticidad.....	64
5.6.1 Comparación con Módulos de Elasticidad de Otras Especies.....	68
5.7 Integración de la Discusión.....	69
6. Conclusiones.....	72
7. Referencias.....	73

PRESENTACION

En este trabajo se estudiaron las relaciones hídricas internas de Senecio. praecox D.C. y Buddleia cordata H.K.B. de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Angel. Con la bomba de presión (Scholander et al, 1964), se midieron los potenciales hídricos en hojas de las especies citadas. Se realizaron marchas diurnas en septiembre y octubre de 1989 para ambas especies, así como en enero y febrero de 1990 para B. cordata. Los potenciales hídricos estacionales se midieron en los meses de julio, septiembre, octubre y noviembre de 1989 para las dos especies, mientras que en enero y marzo de 1990 en B. cordata. A partir de los datos obtenidos, se graficaron curvas volumen-presión y de ahí se calcularon los contenidos de agua simplástica y apoplástica, los potenciales de turgencia, los potenciales osmóticos y los módulos de elasticidad (Tyree y Jarvis, 1982). Los resultados se compararon con los datos encontrados en especies con forma de vida parecida a S. praecox y B. cordata.

Se concluye que S. praecox es una planta que escapa a la sequía. Presentó, tanto ajustes osmóticos, como módulos de elasticidad moderados. Emplea un ajuste fenológico para poder sobrevivir a la sequía. Y presentó valores de potencial hídrico, potencial osmótico y módulos de elasticidad más próximos, a los reportados para especies que se establecen en ambientes húmedos, especialmente a Dubautia scabra, que crece en un sustrato volcánico similar al de S. praecox.

B. cordata, es un árbol perennifolio, que enfrenta la sequía recurriendo a dos mecanismos; fisiológicamente emplea principalmente la elasticidad de sus paredes celulares y fenológicamente presenta dos tipos de hojas, una para la época húmeda y otra para la de secas. Tomando en cuenta los resultados de las marchas diurnas en la época seca, B. cordata alcanza potenciales de turgencia cero, a las horas de máxima temperatura durante el día, 3 a 4 horas después, alcanzan de nuevo la turgencia total, esto indica probablemente, que en el Pedregal hay más agua disponible que la esperada en un típico matorral xerófito.

De especial atención son los eucaliptos, los cuales son verdaderos invasores del Pedregal. Ahora, ya se tienen argumentos demográficos y de relaciones hídricas internas, como para afirmarlo. Por lo que se recomienda un programa de control contra esta plaga, de no ser así, se perturbará la sucesión natural de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Angel.

Agradecimientos

Quiero expresar mi más profundo agradecimiento, a las siguientes personas que contribuyeron de alguna forma, en la elaboración de este trabajo:

A mi maestro, M en C. Victor L. Barradas, por su extraordinaria paciencia, por su apoyo constante y su disponibilidad para dirigir esta tesis. Por la sólida amistad que se ha forjado. Y muy especialmente, por todo lo que ha aportado en mi formación profesional.

Al Dr. Carlos Vázquez Yanes, por sus agudos comentarios a la discusión y conclusiones de esta tesis. Por todas las facilidades, tanto en el uso de material, como en el de las instalaciones del Laboratorio de Ecofisiología a su digno cargo. Por enseñar, con hechos y actitudes, lo que significa ser un auténtico profesional.

A la Dra. Alma Orozco-Segovia, por darme el apoyo y confianza de usar los materiales del Laboratorio, aunque no estuviera el Dr. Vázquez. Por los ánimos que me brindó durante la realización de este trabajo. Por su amabilidad. Y por permitirme usar su magnífica computadora.

Al jurado integrado por; M en C. Víctor L. Barradas, Dr. Carlos Vázquez Vázquez Yanes, M en C. Minerva González Ibarra, Biól. Luz María del Carmen Calvo Iribién y M en C. Agustín de Jesús Quiroz Flores. A todos ellos, gracias por la revisión de esta tesis.

A Oscar Briones, por su buena disposición, por sus precisas observaciones y claros comentarios que me ayudaron a estructurar la discusión y conclusiones de este trabajo. A "Lumali" por la contundencia de sus críticas . Y a Esther Sánchez, por su valiosa colaboración en la parte estadística, así como en la edición de las gráficas.

A los demás compañeros del Laboratorio de Ecofisiología, quienes frecuentemente me echaban "porras" para concluir este trabajo; Mariana Rojas Aréchiga, Rosa María Gutiérrez, Marcelo Sánchez, Dirk Hol, Guadalupe González.

A mis compañeros del Museo de Historia Natural de la Ciudad de México, muy especialmente al Sr. Vicente Cruz Palacios.

A mis compañeros del Colegio de Ciencias y Humanidades, Plantel Naucalpan, especialmente al M. en C. Rafael Familiar González, por su confianza y por darme las facilidades necesarias, para dedicarle más tiempo a la elaboración del texto de este trabajo.

A mis queridos hermanos, que constantemente me exigían que terminara esta tesis. Particularmente a mi hermana María Esther.

A mi madre, por todo el apoyo que me ha brindado durante toda mi vida. Y por su impresionante calidad humana.

A Judith, por su inmenso cariño, por su incondicional apoyo. Por su amor, que generó la conclusión de esta tesis. Y por su maravillosa compañía. Mil gracias.

1. INTRODUCCION.

Las plantas terrestres, en condiciones naturales dependen en alto grado del agua, porque es la sustancia más abundante en la célula vegetal, en especial, cuando los tejidos están en su fase de crecimiento activo, en los que ésta constituye más del 80% del peso fresco total del tejido (ápices de crecimiento); interviene en numerosas reacciones metabólicas, desde la fotosíntesis hasta las reacciones hidrolíticas de macromoléculas; además es el solvente biológico universal (Medina, 1977).

El significado ecológico de las relaciones hídricas internas y sus componentes (presión de turgencia, potencial osmótico y módulo de elasticidad), está completamente demostrado (Scholander et al. 1964; Tyree y Hammel 1972; Tyree y Richter 1981, 1982; Tyree y Jarvis 1982). Sin embargo, el estudio del cambio estacional en las relaciones planta-agua, no es tan solo fundamental para entender las diferencias del desarrollo vegetal en regímenes hídricos contrastantes, sino también para elucidar la existencia de adaptación y su naturaleza. Por lo tanto, dichas relaciones determinan la distribución de las poblaciones de plantas, no sólo en escala continental y regional, sino también a nivel local. Esto tiene gran relevancia desde el punto de vista evolutivo, porque la restricción del suministro de agua, ya sea temporal o permanente, constituye una presión de selección; donde sólo las plantas que desarrollen diferentes adaptaciones morfológicas y fisiológicas

que les permita aprovechar el agua disponible, sobrevivirán a esta "fundamental cuestión ambiental".

En este trabajo, se estudiaron las relaciones hídricas internas diurnas y estacionales de dos especies Senecio praecox D.C. y Buddleia cordata H.B.K., durante el período de; julio 1989-marzo 1990. A partir de datos obtenidos con la técnica de Scholander et al (1964), se obtuvieron curvas volumen-presión y de ahí se dedujeron, contenidos de agua simplástica y apoplástica, potenciales de turgencia, potenciales osmóticos y módulos de elasticidad (Tyree y Jarvis, 1982).

Este estudio fue parte del proyecto "USO DEL AGUA POR LA VEGETACION DE UN MATORRAL XEROFILO QUE SE DESARROLLA EN UN LITOSOL DE LA SUBCUENCA DE MEXICO (RESERVA PEDREGAL DE SAN ANGEL), que se realizó en el laboratorio de Ecofisiología del Centro de Ecología de la UNAM, bajo la dirección del M en C. Víctor L. Barradas.

2. OBJETIVOS Y METAS.

2.1.1. Objetivo General.

- a) Determinar las relaciones hídricas internas diurnas y estacionales de las especies Senecio praecox D.C. y Buddleia cordata H.B.K.

2.1.2. Objetivos Particulares.

- a) Determinar el potencial hídrico de las especies antes citadas.
- b) Determinar el contenido de agua simplástica y apoplástica.
- c) Determinar la presión de turgencia.
- d) Determinar el potencial osmótico.
- c) Determinar el módulo de elasticidad.

2.2. Metas.

- a) Contribuir a entender los procesos adaptativos de las plantas que habitan el malpaís del Pedregal de San Angel.
 - b) Contribuir al estudio de la etapa sucesional por la que atraviesa este ecosistema.
-

3. ANTECEDENTES.

3.1 Importancia del Agua.

El agua es un componente esencial de las plantas; porque es el mayor constituyente de las células vegetales, promediando desde el 10% de peso (o a veces menos) en muchas semillas secas, hasta más del 95% en algunas frutas y hojas jóvenes (Jones, 1983). Además interviene en numerosas reacciones hidrolíticas de macromoléculas. Un suministro continuo de agua es indispensable para mantener la turgencia de los tejidos vegetales, por ejemplo, para sostener la relativa rigidez de las hojas para interceptar radiación solar incidente. Así, la vida de las plantas en condiciones naturales, depende en alto grado de la disponibilidad del agua (Medina, 1977).

3.1.1 Algunas propiedades fisicoquímicas del agua.

Debido a su naturaleza dipolar, el agua líquida a temperatura normal es un fuerte solvente para 3 grupos de solutos biológicamente importantes:

- a) Solutos orgánicos.- El agua puede formar enlaces con hidróxidos, aminas o ácidos carboxílicos. También forma dispersiones coloidales con carbohidratos y proteínas de alto peso molecular, incluyendo al mismo citoplasma (Alberts et al, 1983).

b) Iones cargados.- Tales como los mayores nutrientes en forma iónica (K^+ , Ca^{2+} , $H_2PO_4^-$, NO_3^- , etc.), las moléculas de agua llevan cargas parciales que se orientan alrededor de los iones para hacerlos más grandes, pero altamente solubles, es decir, iones hidratados. En la misma forma, las moléculas de agua sujetas a cargas fijas en las superficies de paredes y membranas en las células vegetales así como de partículas de suelo, dando capas de agua muy apretadas, con grosor de pocas moléculas (Lehninger, 1985).

c).- Pequeñas moléculas.- Tales como los gases atmosféricos (O_2 y N_2), los cuales presumiblemente se pueden adecuar dentro de los vacíos de la estructura abierta del agua líquida (Fitter y Hay, 1987).

Por lo tanto el agua es un medio apropiado para el transporte de moléculas orgánicas, tales como la sacarosa en el floema, así como para iones inorgánicos nutrientes en el xilema.

La tensión y la viscosidad son dos propiedades físicas muy importantes para entender el transporte de agua a través de la planta, en particular la fuerte tensión -cohesión- de las columnas de agua que puede ser extraída a las capas superiores de los árboles mas altos, por empuje de la transpiración (Cruiziat y Tyree, 1990).

3.2 El Flujo del Agua en el Continuo Suelo-Planta-Atmósfera.

El estado hídrico de una planta, está determinado principalmente por el intercambio de agua con su ambiente. En la vegetación terrestre, la casi totalidad del agua extraída del suelo no hace

sino atravesar la planta antes de evaporarse en la atmósfera, esto es la transpiración, que deja en las células foliares los elementos disueltos en el agua. Sin embargo, el agua se puede mover desde el suelo a través de la raíz y el tallo a una hoja, transpirando, si y solo si, hay continuidad durante ese recorrido (Fitter y Hay, 1987). El agente motor de esta circulación "abierta" es la energía solar que llega a las hojas. Esta energía permite el paso, en forma de vapor, del agua líquida que llega a las hojas, igual que el agua se evapora de la superficie de un lago o de un paño húmedo. Por otra parte, la energía solar actúa también provocando la apertura de los estomas, poros microscópicos de 5 a 30 micrómetros, que tapizan una o ambas caras de la hoja y a través de la cual escapa el vapor de agua (Cruiziat y Tyree, 1990). Así, la planta en crecimiento puede considerarse como una unidad interpuesta en el flujo de agua del suelo a la atmósfera. Un continuo que tiene la dirección suelo-planta-atmósfera, continuidad que mantiene la turgencia de las células foliares.

3.2.1 La energía libre de Gibbs.

Para entender por qué el agua se mueve del suelo a la atmósfera a través de la planta, es necesario revisar qué es la energía libre de Gibbs.

La energía libre de Gibbs, es aquella parte de la energía interna de un sistema que puede producir trabajo útil en condiciones de presión y temperatura constantes (Lehninger, 1975).

La siguiente ecuación, es una relación fundamental de la termodinámica.

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta E$$

(1)

donde:

ΔG = energía libre de Gibbs.

ΔH = Energía total.

$T\Delta E$ = cambio de energía de organización o cambio de entropía

La ecuación; $\Delta G = \Delta H - T\Delta E$, indica que los cambios de entalpía y entropía para una temperatura dada determinan la energía libre o un potencial de trabajo máximo para una reacción a presión constante y a una temperatura dada. Cabe mencionar que la combinación de la entalpía y la entropía determinan la espontaneidad de una reacción química: Si ΔG es menor que ΔH hay un cambio de entropía positivo. Esto es un sistema que no está en equilibrio (condiciones de irreversibilidad termodinámica). Si ΔG es mayor que ΔH hay un cambio de energía negativo. Esto es un sistema en equilibrio (condiciones de reversibilidad termodinámica).

Además;

si ΔG es menor que cero, hay reacción espontánea

y si ΔG es mayor que cero, no hay reacción espontánea.

Ver Choppin y Jaffe, 1971; Slabaugh y Parsons, 1968.

Con esta base se puede entender que el flujo de agua que va desde la raíz hasta la parte superior de la planta, se comporta de esa manera, debido a que existe una diferencia de energía libre entre las raíces y las hojas. Es decir, en una planta que está transpirando, el contenido de energía libre del agua disminuye progresivamente desde el suelo, vía el xilema y el apoplasto de la hoja hasta la atmósfera. De esta forma, el agua fluye desde el

suelo a través de la planta, hasta la atmósfera en respuesta a este gradiente de energía libre.

3.2.2. Potencial de Succión.

La atmósfera que envuelve a las plantas, por lo general no está saturada de agua, por lo cual, ejerce una presión de succión proporcional al logaritmo natural del cociente de la presión de vapor de agua actual del aire y la máxima posible a una cierta temperatura:

$$S = \frac{RT \ln P}{V_a P^a} \quad (2)$$

donde: S es el potencial de succión, R es la constante universal de los gases, T es la Temperatura absoluta, V_a es el volumen molar parcial del agua en cada fase (mas o menos 18 ml), P es la presión de vapor del agua de la fase considerada y P^a es la presión de vapor del agua pura bajo las mismas condiciones de temperatura y presión (Larcher, 1983).

Tanto en el suelo como en la planta, en condiciones normales de crecimiento, hay un potencial de succión mucho menor que en la atmósfera, de modo que durante la mayor parte de la vida de la planta, hay un flujo de agua en la dirección suelo-planta-atmósfera. Este flujo sigue el gradiente termodinámico de potenciales de succión. El potencial de succión del suelo y en condiciones de suministro de agua varía entre 0.1 y 10 atm; en las hojas, los valores típicos van de 2 a 15 atm, en tanto que en la atmósfera varían entre 100 y 2, 000 atm. La diferencia de potenciales de succión entre la atmósfera y la planta explican por

si misma el ascenso de la columna de agua hasta la parte superior de los árboles mas altos, tomando en consideración que una diferencia del potencial de succión de 1 atm provoca que el agua suba hasta 10m. El ascenso del agua a lo largo de los canales xilemáticos se realiza en columnas continuas, pues la fuerza de cohesión sobrepasa las 200 atm (Medina, 1977).

Este sistema de transporte tiene dos particularidades muy sorprendentes: por una parte es capaz de extraer agua desde el suelo a alturas muy superiores a las mejores bombas de aspiración artificiales; y por otra, implica que la savia circulante en la red de finísimos capilares formada por los elementos conductores, se encuentra bajo tensión y no bajo presión, es decir, es aspirada desde arriba y no empujada desde abajo.

3.3. Relaciones Hídricas de las Células Vegetales.

Para comprender los conceptos fundamentales de la economía de agua en las plantas superiores, tan importantes para interpretar su comportamiento frente al factor hídrico, hay que analizar como son las relaciones del agua a nivel celular.

3.3.1. Algunas Características de las Células Vegetales.

Una de las primeras características es la presencia de una pared celular. Las paredes celulares están constituidas de acuerdo a un principio común; compuestas predominantemente por celulosa, hemicelulosa y pectina (tres polisacáridos), unidas por enlaces covalentes e interacciones débiles, formando una estructura muy

compleja. La pared celular es rígida y esto tiene una importancia primordial, porque es muy resistente, consigue su fuerza gracias a unas fibras largas y resistentes de celulosa, que están unidas por una matriz amorfa de proteína y polisacárido. De hecho, el principio arquitectónico es similar al que se utiliza en materiales de construcción, tales como la fibra de vidrio o el hormigón armado. La matriz de la pared celular es un gel altamente hidratado, no menos del 60%. Por ello, el agua, los gases y las pequeñas moléculas hidrosolubles penetran fácilmente (Alberts et al, 1985).

El líquido extracelular de las plantas superiores, está confinado al espacio ocupado por la fase acuosa de todas las paredes celulares y a los largos tubos formados por las paredes celulares vacías de las células del xilema. Estos espacios xilémicos transportan el agua, como corriente de transpiración, desde las raíces hasta los lugares de evaporación. Aunque este líquido extracelular contiene más soluto que la solución diluida del medio externo de la planta (como por ejemplo el suelo), es aún hipotónico en comparación con el líquido intracelular.

Las paredes celulares permiten que las células vegetales sobrevivan en un ambiente hipotónico, ya que si se quita la pared, utilizando enzimas, la célula propiamente dicha denominada protoplasto, se libera y adquiere una forma redondeada. Ahora bien, si este protoplasto esférico se expone al líquido que normalmente baña a la célula vegetal, absorbe agua por ósmosis, se hincha y finalmente se rompe. En cambio, una célula con pared se puede hinchar hasta cierto punto. La célula desarrolla una presión hidrostática interna que empuja sobre la pared celular rígida,

impidiendo así toda entrada neta posterior de agua. La presión ejercida hacia el exterior de una célula vegetal, provocada por el desequilibrio osmótico entre sus líquidos intracelular y extracelular, es vital para las plantas. Porque gracias a esta fuerza impulsora llamada turgencia, las hojas pueden mantenerse rígidas y presentar mayor exposición a la insolación. La turgencia también genera movimientos esenciales en las células de los estomas.

La segunda característica es la presencia de las vacuolas. La vacuola tiene como principal función, mantener la turgencia celular. La vacuola ocupa la mayor parte del volumen en las células vegetales maduras. Está llena de una disolución acuosa de concentración variable según la especie a la que pertenece y las condiciones fisiológicas específicas, mientras que el citoplasma y la pared celular se encuentran altamente hidratados en condiciones normales de funcionamiento.

3.3.2. Simplasto y Apoplasto.

Las células vegetales están conectadas a las células vecinas mediante unos conductos citoplasmáticos llamados plasmodesmos. Los plasmodesmos hacen que una planta pase a ser, de una colección de células individuales, a una gran comunidad interconectada de protoplastos vivos. De ellos se deduce que el cuerpo vegetal en conjunto se puede considerar en dos compartimentos; uno intracelular, el SIMPLASTO, el cual está formado por la comunidad total de protoplastos, incluidos los vasos del floema unidos por las membranas plasmáticas combinadas de todas estas células vivas.

El otro compartimento, es intercelular, el APOPLASTO; que comprende las células muertas vacías de los vasos del xilema. Estos dos compartimentos (intracelular e intercelular), tienen dos procesos de transporte interno, se pueden aislar localmente y están sujetos a modificaciones locales que regulan el flujo de líquidos y materiales a través de ellos (Steward, 1986).

3.3.3. Procesos Osmóticos a Nivel Celular.

El potencial químico de una sustancia, es la medida de la actividad de dicha sustancia, en un sistema dado. Se define termodinámicamente, como el cociente de dividir la energía libre de Gibbs de la molécula de dicha sustancia, por el número de moles de la sustancia en la fase considerada, en condiciones de temperatura y presión constantes (Spanner, 1966). De aquí se deduce, que el máximo potencial químico de una sustancia se alcanza en su estado puro.

No se puede medir el potencial químico absoluto de una sustancia, pero es suficiente saber la diferencia de potenciales químicos entre dos fases en contacto para conocer la interacción entre ellos. Esto es el principio para entender la ósmosis, la cual se define según Morris (1976), como el proceso por el cual el disolvente se mueve espontáneamente desde la región de una disolución donde su actividad es alta, a otra donde su actividad es baja.

Una célula vegetal adulta se puede comparar con un sistema osmótico sencillo constituido por 3 compartimentos; la pared celular, el citoplasma y la vacuola. El citoplasma y la vacuola

están rodeados por membranas de naturaleza lipoproteica, la membrana exterior del citoplasma (plasmalema) y la membrana interior que limita la vacuola (tonoplasto) presentan diferentes características de permeabilidad. Por ejemplo, los electrolitos penetran rápidamente al citoplasma y elevan su hidratación mientras que su paso a la vacuola es más lento. La sacarosa puede atravesar el plasmalema, en tanto que el tonoplasto es prácticamente impermeable a ella. Además, el tonoplasto presenta una gran resistencia a la salida de las sustancias en el jugo vacuolar, lo que permite mantener la turgencia celular (Morris, 1976).

Cuando no hay flujo neto de agua hacia el interior o exterior de la célula, es porque está en condiciones de equilibrio. La condición básica del equilibrio es que el potencial químico del agua (pQa) en las distintas fases sea idéntico;

pQa vacuola = pQa disolución exterior = pQa citoplasma (Larcher, 1983).

3.3.4. Potencial Hídrico.

Si bien, no se puede medir el potencial químico absoluto de una sustancia, en termodinámica sólo interesa la diferencia entre dos fases de contacto para conocer la interacción entre ellas. En el caso del agua, la dirección del flujo neto entre dos fases A y B en contacto está dado por el signo de la diferencia.

$$(pQa A) - (pQa B); \quad (3)$$

Si éste es positivo, significa que el potencial A es mayor que en B y el agua fluye en la dirección A---B, si es negativo, el flujo

tendrá la dirección B---A. En sistemas encerrados por una membrana, tal como sucede en las células, hay una presión añadida a la presión atmosférica bajo la cual se encuentra el conjunto. Esta presión es conocida como presión de turgencia y tiende a aumentar el potencial químico del agua en la fase interna. Si se trata de una disolución acuosa, el potencial químico del agua en una de las fases es siempre menor que el potencial químico del agua pura p_{Qa0} , luego:

$$p_{Qa} = p_{Qa_0} - p_o V_a + p_t V_a \quad (4)$$

donde p_{Qa} es el potencial químico del agua en la fase considerada; p_o es el presión osmótica potencial de la disolución de la misma fase y p_t = representa la presión de turgencia; V_a = es el volumen parcial del agua en cada fase. p_o y P_t son magnitudes medibles en sistemas biológicos, de manera que esta expresión puede transformarse así;

$$\frac{p_{Qa} - p_{Qa_0}}{V_a} = P_t - p_o = -S = \Psi_i \quad (5)$$

por lo que esta expresión, permite calcular el potencial hídrico (Ψ_i) o el potencial de succión (S) del agua de una célula, o de un tejido (Tyree y Hammel, 1972).

3.4. Influencia del Déficit Hídrico en las plantas.

La colonización de los ambientes terrestres, ha significado que las plantas estén expuestas a la desecación, provocada por estar inmersas en un ambiente aéreo. Por lo que el éxito de una planta

terrestre, es mantener un estado hídrico favorable en medio de un constante balance entre la pérdida y ganancia de agua (Davies, 1986; Jones, 1980).

El conocimiento que se tiene de los efectos del déficit hídrico en plantas en ambientes naturales es muy reducido, ya que principalmente se han evaluado en condiciones experimentales de ambientes controlados (Turner y Kramer, 1980; Bradford y Hsiao, 1982; Kramer, 1983; Kozlowski, 1984; Davies, 1986).

Los efectos conocidos del déficit hídrico varían de acuerdo a la severidad y duración del déficit, el estado de desarrollo de la planta y la historia previa de las relaciones hídricas de ésta (Hsiao, 1973). La pérdida de agua en los tejidos vegetales, tiene varios efectos que alteran el metabolismo, de los cuales se resaltan; 1) la reducción en el potencial químico o actividad del agua; 2) el aumento en la concentración de macromoléculas y solutos; 3) los cambios en la relación espacial de organelos y membranas; y 4) la reducción, en la presión de turgencia dentro de la célula. La clásica figura de Hsiao (1973) (Tab. 1), nos muestra la sensibilidad al estrés hídrico, él concluyó; que los efectos 1 y 3 no son significativamente afectados a déficits hídricos tenues. El efecto 2, quizás, sólo sea importante si las reacciones bioquímicas son catalizadas por enzimas alostéricas, las cuales son sensibles a pequeños cambios en la concentración de factores específicos.

El efecto 4 es el más profundo, ya que está directamente influenciado por pequeños déficits hídricos y se puede ver que es crucial en procesos fisiológicos de las plantas. Esto quiere decir, que los cambios en la turgencia, son más pronunciados

cuando una planta está completamente turgente y pierde agua. Por lo que convencionalmente, el potencial hídrico (aún sin ser por sí mismo crucial para determinar el comportamiento de la planta), es el indicador más recomendable para determinar el déficit hídrico de la planta, particularmente, cuando se quiere saber cómo es afectado el crecimiento de las plantas ante la sequía (Davies, 1986).

3.5. Mecanismos de Resistencia a la Sequía.

Larcher (1983), dice que el término de "sequía" denota un período sin precipitación. Durante el cual, el contenido de agua del suelo se reduce de tal manera que la planta no dispone de este recurso en dicho período.

En los distintos hábitats terrestres del planeta se presenta una gama de tipos de sequía, tanto en frecuencia como en duración, que definen diferentes balances hídricos, por lo que las plantas han desarrollado una diversidad de mecanismos de resistencia a esta presión ambiental (Mooney, 1980). Los mecanismos de resistencia a la sequía, pueden ser de naturaleza fenológica, morfológica, bioquímica y/o fisiológica, que permiten a las plantas sobrevivir al déficit de lluvia, ya sea manteniendo potenciales hídricos altos o tolerando la disminución de estos.

Levitt (1980) da la siguiente clasificación de los mecanismos de respuesta a la sequía:

- 1) Escape a la sequía.- Implica una respuesta a nivel de la longevidad de las plantas, por ello hay plantas anuales o efímeras que pasan el período de sequía en forma de semilla. Inician su

ciclo de vida con el comienzo del período de lluvias del año y lo completan antes de que el suministro de agua sea limitante. Este mecanismo de resistencia al déficit hídrico es cuestionable, pues

Sensibilidad al estrés			
	----- muy sensible		----- insensible
	reducción en Psi (MPa) del tejido para afectar los procesos		
Proceso o parámetro afectado	0	1.0	2.0
(-)			
crecim. celular	-----	-----	-----
síntesis pared	-----	-----	-----
síntesis protein.	-----	-----	-----
formac. protocloroplas.	-----	-----	-----
niveles nitrato reductasa	-----	-----	-----
apert. estomática			
a) mesófitas	-----	-----	-----
b) alg. xerófitas	-----	-----	-----
asimilación CO ₂			
a) mesófitas	-----	-----	-----
b) xerófitas	-----	-----	-----
respiración			
cond. xilemática	-----	-----	-----
(+) -----			
síntesis ABA	-----	-----	-----
acumulación de prolina	-----	-----	-----
nivel de azúcar	-----	-----	-----

Tab. 1. Sensibilidad al estrés hídrico de los procesos o parámetros afectados de la planta. la longitud de las líneas horizontales representa el rango de niveles de estrés dentro de los cuales, un proceso primero llega a ser afectado según Hsiao (1973). Las líneas discontinuas significan deducciones basadas en datos no confirmados. El signo (+) indica que el estrés hídrico causa un

incremento en el proceso o en el parámetro y el signo (-) significa una disminución.

=====

la planta más que resistencia escapa a la sequía. Este tipo de mecanismos se ha encontrado en plantas anuales de hábitats en los que la regularidad de la lluvia no es muy constante y/o en hábitats impredecibles (Ehleringer y Forseth, 1983).

2) Resistencia a la sequía.- Las plantas perenes o de ciclo de vida largo están expuestas a déficits hídricos diurnos y/o temporales. En estas plantas se han encontrado dos tipos principales de mecanismos de respuesta a la sequía; a) los de evasión y b) los de tolerancia a la sequía.

a) Evasión a la sequía.- Estos mecanismos permiten a las plantas mantener potenciales hídricos altos, aunque estén expuestas a déficits de agua externos. Dentro de estos hay dos tipos; i) reducción de la pérdida de agua y ii) mantenimiento de tasas altas de toma de agua, que permiten reponer la pérdida de agua por transpiración.

i) Esta evasión se logra a través de adaptaciones morfológicas y anatómicas, tales como las que se presentan en las xerófitas. Esto es, barreras cuticulares, disminución de la proporción superficie/volumen, caducifoleidad, pubescencia, espinas y movimientos foliares (Begg, 1980). Estas adaptaciones permiten disminuir la pérdida de agua por transpiración, además de las

adaptaciones fisiológicas y bioquímicas, el grado de sensibilidad estomática y tipo de metabolismo fotosintético (Ting, 1985).

ii) Mediante este mecanismo las tasas altas de pérdida de agua se logran a través de adaptaciones morfológicas y bioquímicas tales como; proporción alta de tejido conductor/no conductor y de la relación raíz/tallo; potencial grande de absorción de agua, mayor conductancia hidráulica en la raíz y/o variación en el potencial osmótico radical que permite cambios en el punto de marchitamiento permanente (Nielsen y Sharafi, 1984).

Cuando las plantas toleran la sequía, el potencial hídrico presenta valores bajos. Las adaptaciones que permiten esta tolerancia de potenciales hídricos bajos son: el mantenimiento de valores positivos de presión de turgencia y la resistencia protoplasmática (Turner y Jones, 1980). La capacidad de las plantas para mantener potenciales de turgencia positivos aún a bajos potenciales de agua, se considera como una ventaja adaptativa en hábitats donde existe déficit hídrico. Haciendo énfasis, en que la magnitud del potencial de turgencia, depende de los valores del potencial osmótico y el grado de elasticidad de las paredes celulares (Jones, 1980; Tyree y Jarvis 1982). Por lo tanto, la presión de turgencia (P_t) resulta de la diferencia entre el potencial hídrico (Ψ) y el potencial osmótico (p_o):

$$P_t = \Psi - p_o \quad (6)$$

como Ψ y p_o son valores negativos, p_o debe mantenerse a un valor mas bajo que Ψ , para que la célula permanezca turgente. La disminución del potencial osmótico celular, en respuesta al déficit hídrico, puede ser resultado de un incremento en solutos y

se logra, por disminución en el volumen de agua celular. Esto es, por pérdida de agua de la hoja, o una redistribución de agua entre el simplasto y apoplasto, o bien, un incremento neto de solutos o ajuste osmótico (Tyree y Jarvis, 1982; Morgan, 1984).

Como se mencionó anteriormente la magnitud del potencial de turgencia depende también del grado de elasticidad del tejido a nivel de paredes celulares. Así, para un valor particular de potencial hídrico, un tejido elástico tiene una turgencia mayor que uno más rígido (Tyree y Jarvis, 1982).

3.6. Significado Ecológico de la Hidratación del Citoplasma.

La distribución de la vegetación sobre los ecosistemas terrestres, está más influenciado por el aprovechamiento de agua que por cualquier otro factor ambiental, excepto quizá por la temperatura (Davies, 1986). Esto se debe probablemente, a que el buen funcionamiento de la planta depende de su estado hídrico.

Para estudiar la evolución de las formas terrestres de las plantas, es necesario considerar los aspectos ecofisiológicos del equilibrio hídrico (Larcher, 1983). La ocupación de los hábitats terrestres fue realizada por dos tipos de plantas siguiendo estrategias evolutivas contrapuestas:

a) Plantas poikilohidas.- Por lo general son plantas inferiores, caracterizadas porque el grado de hidratación del plasma depende exclusivamente de la humedad relativa ambiental (Larcher, 1983). Las plantas poikilohidas se encuentran en todos los grupos taxonómicos con excepción de las gimnospermas. La forma

de vida poikilohidra en musgos, helechos y plantas superiores debe considerarse como una adaptación secundaria (Medina, 1977).

b) Plantas homohidas.- En esta denominación se encuentran únicamente plantas superiores, que sí pueden regular el grado de hidratación del plasma y por ello son menos dependientes de la humedad relativa ambiental (Larcher, 1983).

Las plantas talofitas terrestres superiores, han logrado adaptaciones celulares en el curso de la evolución, donde destacan: a) la formación de vacuolas, las cuales, proveen a la célula de un medio acuoso interno separado del citoplasma por una membrana (el tonoplasto).

b) El desplazamiento del protoplasma con cloroplastos a una capa parietal, hace más eficiente la productividad, ya que permite incrementar en medida considerable la superficie asimilatoria por unidad de protoplasma, recordando que la productividad depende de la superficie asimilatoria. Para resistir la presión del jugo vacuolar se requiere de una pared celular rígida formada por carbohidratos provenientes de la fotosíntesis.

c) También, la disminución relativa del protoplasma, reduce las necesidades de nitrógeno para la formación de proteínas, uno de los elementos más frecuentes en la nutrición de las plantas.

d) Con la aparición del mecanismo de turgencia, las células vacuolizadas alcanzan gran rigidez y pierden la capacidad de desecarse.

e) La constitución de una cutícula impermeable, un sistema de absorción y transporte de agua capaz de compensar la que se pierde por los órganos asimiladores (que están necesariamente expuestos

al gradiente de humedad relativa de la atmósfera para la respiración y la fijación del CO₂) (Medina, 1977, 1983).

4. MATERIALES Y METODOS.

4.1 Teoría.

El potencial hídrico del agua simplástica del tejido foliar (Ψ_i) en equilibrio se puede expresar como la suma de los valores promedio ponderado (sum) (es decir, el promedio sobre cada una de las fases heterogéneas en el tejido: vacuola, citoplasma o pared celular), de la presión de turgencia (P_t) y del potencial osmótico (p_o) del tejido (Tyree and Hammel, 1972; Dainty, 1976):

$$\Psi_i = P_t + p_o \quad (7)$$

donde

$$P_t = \sum_{i=1}^n \frac{W_{si}}{W_s} P_{ti} \quad (8) \quad \text{y} \quad p_o = \sum_{i=1}^n \frac{W_{si}}{W_s} p_{oi} \quad (9)$$

donde P_{ti} , p_{oi} y W_{si} son la presión de turgencia, el potencial osmótico y el peso del agua simplástica, respectivamente, en la i -

ésima célula del tejido, y W_s es el peso total del agua simplástica del tejido (Tyree y Jarvis, 1982).

Como las soluciones reales pueden tener potenciales osmóticos diferentes de los valores ideales, el valor de p_o para el tejido, se puede aproximar mediante la siguiente ecuación:

$$p_o = - \epsilon - RTN/W_s \quad (10)$$

donde ϵ es un coeficiente osmótico de corrección para cuando la solución en el simplasma no es ideal, y ρ es la densidad del agua en el simplasto, R , T , y N son: la constante universal de los gases, la temperatura en grados Kelvin y el número de moles de solutos en el simplasma respectivamente, W_s el peso del agua simplástica (Tyree y Jarvis, 1982).

Si se pierde agua del tejido, P_t disminuye y eventualmente alcanza el valor de cero y si no existen presiones de turgencia en el tejido vegetal implica que $P_{si} = p_o$ en todos los potenciales. Por lo tanto:

$$\frac{1}{P_{si}} = \frac{1}{p_o} = - \frac{W_s}{RTN} = - \frac{W_a}{\epsilon - RTN} - R_w \frac{(W_{s1} + W_{a1})}{\epsilon - RTN} \quad (11)$$

donde W_a es el peso del agua apoplástica en el tejido foliar, W_{s1} W_{a1} son los pesos del agua simplástica y apoplástica respectivamente, en el tejido foliar cuando está completamente hidratado y R_w es el contenido relativo de agua del tejido, que se define como:

$$R_w = (W_s + W_a)/(W_{s1} + W_{a1}). \quad (12)$$

Si se asume que W_{al} y W_a permanecen constantes durante la deshidratación (es decir, que toda la pérdida de agua sea del simplasto) entonces la ecuación describe una relación lineal entre $1/Psi$ (o $1/p_o$) y R_w en la región donde $P_t = 0$, entonces es posible obtener el recíproco del potencial osmótico del tejido a turgencia total ($p_{o_{100}}$) y a turgencia cero (p_{o_0}) extrapolando de la línea cuando $R_w = 1$ y del límite inferior (cuando $P_t = 0$), respectivamente. También es posible obtener (p_o) para cualquier valor de R_w o Psi interpolando en la línea entre turgencia total y cero, y por ello calcular la relación entre p_o y R_w o p_o y Psi .

Otro término útil es el módulo de elasticidad E , que describe la cantidad de un cambio en P_t por un cambio ligero en el contenido de agua simplástica (ver Tyree y Jarvis, 1982):

$$E = \frac{dP_t}{dW_s} W_s \quad (13)$$

y si W_a permanece constante y como W_s cambia, entonces:

$$E = \frac{dP_t}{dR_s} R_s \quad (14)$$

4.2 El Sitio de Estudio.

4.2.1. Ubicación geográfica.

El Pedregal de San Angel se encuentra dentro de los siguientes límites altitudinales: 2,250 - 3,100 msnm, y sus coordenadas son 19 19'N, 99 11'W (DETENAL, 1978). Está situado al sur de la Cuenca de México y es el área cubierta por basalto producto de la

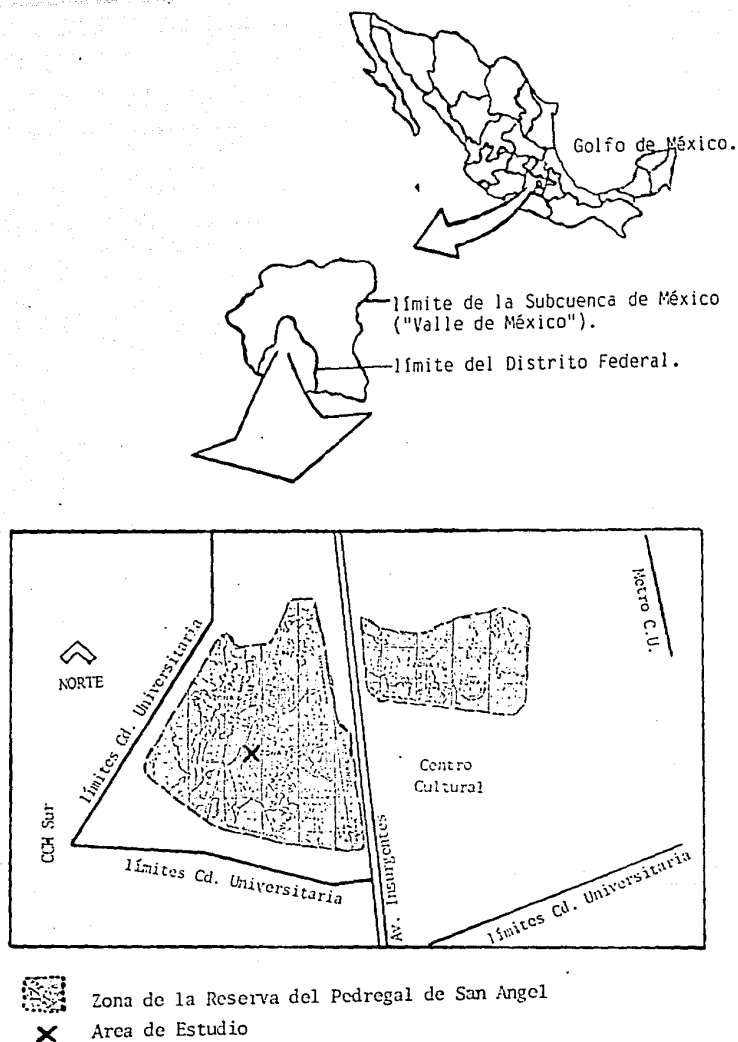


Fig. 1 Ubicación de la Reserva del Pedregal de San Angel, hasta su última modificación el 20 de agosto de 1990.

erupción del volcán Xitle y conos adyacentes con una edad aproximada de 2,500 años. Originalmente tenía una extensión de 80 km² y se extendía desde el pueblo de San Angel hasta las faldas del Ajusco. Sin embargo, en el período de 1960-1990 fue se perdió más del 90% de su extensión original, por la mancha urbana.

En 1983, 124 hectáreas de pedregal se decretaron "zona ecológica inafectable". Se encuentra dentro de la Ciudad Universitaria de la U.N.A.M.. El 20 de Agosto de 1990 se firmó un acuerdo mediante el cual se redefinió la forma y el área de la Reserva Ecológica. Con este cambio el área total de la reserva aumento a 146 ha (Rojo, 1990b). Por lo que la Reserva representa la última muestra de vegetación natural del Pedregal de San Angel. Desde que se decretó como zona ecológica, la reserva quedó a cargo de la Coordinación de la Investigación Científica. Así, la Reserva del Pedregal tiene la peculiaridad de ser un patrimonio de la humanidad enclavada en la ciudad mas grande del mundo (Alvarez et al, 1982; Rojo, 1990a) (Fig. 1).

4.2.2 Fisiografía y Vegetación.

El paisaje fisiográfico es muy pronunciado, con una alta heterogeneidad superficial en forma de hondonadas, cuevas, grietas y promontorios rocosos. Por lo que con una topografía así, se puede encontrar una gama de microambientes diferenciables, donde han florecido una gran variedad de especies vegetales. Por lo que, la variabilidad en el sustrato, el grado sucesional y los cambios altitudinales, determinan el establecimiento de distintas asociaciones vegetales; matorrales de Senecio y de Encinos, así

como bosques de pinos, encinos, oyamel y aile (Alvarez et al, 1982).

Actualmente se tienen reportadas un total de 66 familias de plantas (423 especies), de las que solamente 4 familias representan el 42% del total. De estas familias la Compositae contribuye con el mayor número de especies (19%) siguiéndole las familias Graminae (12%) y Leguminosae (6%) (Valiente-Banuet y De Luna García, 1990).

El estudio se realizó en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Angel, en la porción denominada por Rzedowski (1954) como *Senecionetum praecocis*, con un límite altitudinal superior a los 2,600 metros, y ha sido considerada como un matorral xerófilo.

4.2.3. Clima

Según el sistema de clasificación de Koeppen el clima del área es templado con régimen de lluvias en verano.

Con los datos de 21 años (1963-1983), derivados de Sánchez, 1990, se realizó un climograma ombrotérmico del sitio de estudio, de donde se destaca lo siguiente:

La parte del año más húmeda fue, de junio a septiembre (porque llovió más de 100 mm). Y la parte más seca del año, comprende de noviembre a abril (porque los valores de precipitación están por debajo de los de la temperatura media. Es en esta época seca cuando se presentó el déficit hídrico. El inicio de la época húmeda es en mayo y el fin de esta época es en octubre.

La precipitación promedio anual es de 803 mm. Durante dicho período, el valor más alto en precipitación fue el año de 1976 con

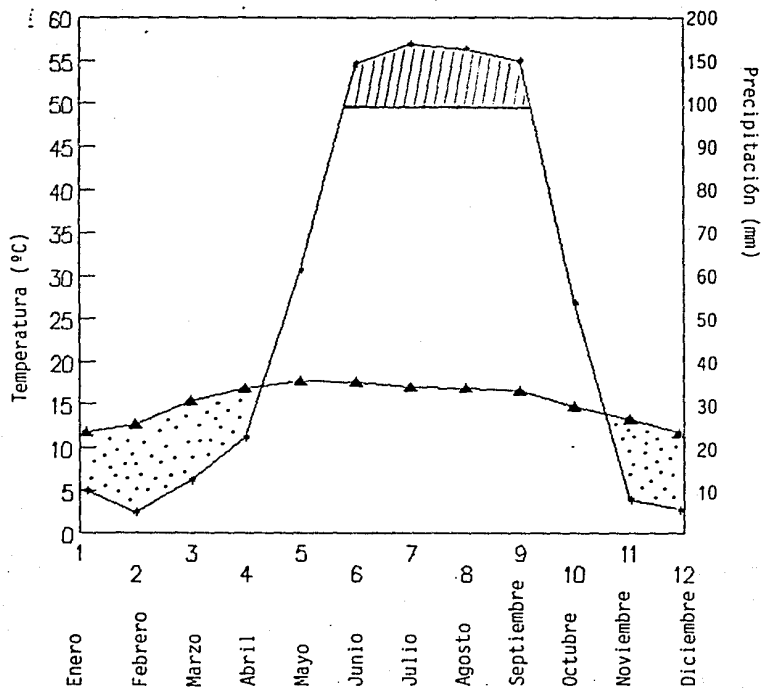


Fig. 2 Climograma Ombrotérmico de Ciudad Universitaria, UNAM (1963-1983). El eje de la derecha (precipitación) está a doble escala del eje de la izquierda (hasta los 50 °C). La zona (▨) indica el exceso de humedad o carga del sistema. La zona (◻) indica déficit hídrico.

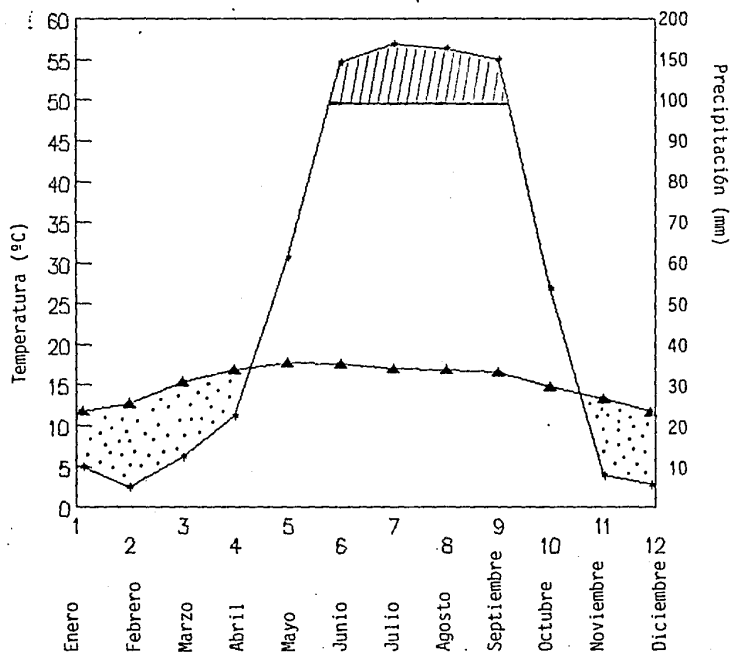


Fig. 2 Climograma Ombrotérmico de Ciudad Universitaria, UNAM (1963-1983). El eje de la derecha (precipitación) está a doble escala del eje de la izquierda (temperatura) (hasta los 50°C). La zona (▨) indica el exceso de humedad, o carga del sistema. La zona (▤) indica déficit hídrico.

1,235.3mm y el valor más bajo para el año de 1982 con 609mm. El 92% de la precipitación se produce durante el período comprendido de mayo a octubre. Es decir, existe una marcada época de lluvias seguida por un período seco de 5 meses consecutivos. Esto da una idea de la acentuada sequía entre noviembre y abril, a pesar de las lluvias esporádicas que llegan a presentarse durante esos meses (aproximadamente el 8% del total acumulado) (Fig. 2).

Los meses con las menores temperaturas medias mensuales fueron diciembre y enero; 11.7° C y 11.8° C, respectivamente. Los meses con las mayores temperaturas medias fueron mayo y junio; 17.8° C y 17.6° C, respectivamente.

Los meses con las menores temperaturas mínimas promedio mensual fueron enero y febrero; -1.1° C y -0.4° C, sin embargo, las temperaturas máximas promedio mensual alcanzaron más de 20° C, con 24.6° C y 26.0° C.

Los meses con las mayores temperaturas máximas promedio mensual fueron mayo y junio; 29.3° C y 27.9° C, y sus temperaturas mínimas promedio mensual de; 6.6° C y 7.5° C (Fig. 2).

Para esta tesis, se estableció lo siguiente:

EPOCA HUMEDA (julio y septiembre)
 FIN DE LA EPOCA HUMEDA (octubre)
 INICIO DE LA EPOCA SECA (noviembre)
 EPOCA SECA (enero, febrero y marzo)

4.2.4. Material Vegetal.

Las especies vegetales con las que se realizó este trabajo fueron; Senecio praecox D.C. Compositae y Buddleia cordata H.B.K.

Loganiaceae (Rzedowski y Rzedowski, 1985). A S. praecox comúnmente se le conoce como palo loco y a B. cordata como tepozán (Ezcurra, 1990). Esta selección se hizo con base, principalmente, en función de su fenología contrastante y por su abundancia en la comunidad.

Los individuos escogidos de S. praecox estaban en rocas muy agrietadas y sus raíces llegaban a pequeñas hondonadas donde había un incipiente suelo. Y los individuos de B. cordata, estaban sobre rocas agrietadas y algunos metros de las hondonadas mas cercanas.

4.2.4.1. Características Fenológicas de S. praecox y B. cordata .

S. praecox var. praecox, es un arbusto caducifolio candelabriforme, alcanza de 1 a 4 metros de alto, tallos comúnmente varios, a menudo partiendo de la base, hasta de 10 cm de diametro, erectos y suculentos, quebradizos, huecos y tabicados, corteza de color gris claro; hojas en fascículos y aglomeradas en el extremo de ls ramas, peciolo hasta de 17 cm de largo, láminas usualmente ovadas, subpalmatinerves, de 2 a 18 cm de largo, de 2 a 10 cm de ancho, márgenes con 5 a 8 lóbulos acuminados, con el borde entero, cordadas en la base, glabras en ambas superficies; inflorescencia en forma de cimas corimbiformes, con un mechón de pelillos cortos en la base de los pedicelos y de las bracteolas, las flores del disco 13 a 22. La planta permanece sin hojas en la temporada seca. La floración se presenta al término de la época seca y vuelven a aparecer las hojas, precisamente cuando las flores se marchitan (Rzedowski y Rzedowski, 1985).

Buddleia cordata var. cordata es un árbol o arbusto perennifolio de 1 a 20 m de alto, dioico; tallos tetraangulares y densamente tomentoso-estrellados en las ramas jóvenes; hojas con el envés de color blanco brillante y lleno de pelos estrellados aplicados y pelos estrellados laxos, grandes candelabriformes, con líneas estipulares o en ocasiones con estípulas foliosas, peciolo de 1 a 7 cm de largo, limbo lanceolado, oblongo, acuminado, margen entero, serrado, serrulado, irregularmente serrulado o en ocasiones dentado, base obtusa, cuneada, cordada, venación muy prominente en el envés, textura algo coriácea, caduca con el tiempo; inflorescencia formada por grandes panículas terminales de 14 a 25 cm de largo, ramificadas por 2 a 4 veces y con brácteas en cada ramificación; flores blancas o amarillentas, corola amarillenta, generalmente con un toque anaranjado en la garganta (op. cit.).

4.3 Mediciones del Estado Hídrico.

4.3.1. Potencial Hídrico.

Para medir el potencial hídrico se usó el método de bomba o cámara de presión sugerida por Dixon en 1914 y desarrollada por Scholander et al, 1964.

La bomba de presión usada (PMS Instrument Co. Corvallis, Oregon), consiste de un envase hecho de paredes metálicas gruesas y sellado con una tapa que cierra herméticamente, el envase está conectado a un tanque de nitrógeno, el cual, le sirve para incrementar la presión dentro de la bomba. La cámara posee un

manómetro que mide la presión interna (Slavik, 1974; Koide et al, 1989).

Para medir los potenciales hídricos estacionales, se cortaron tres hojas con todo y peciolo de tres individuos de cada especie, así se obtenían 9 muestras para *S. praecox* y 9 de *B. cordata*. Las hojas cortadas se dejaron más de 12 horas en un vaso de precipitado con agua destilada y dentro de bolsas de polietileno con el fin de que se saturaran de agua. Una vez saturadas las hojas, se preparó una balanza granataria (OHAUS BRAINWEIGH B 300 D; 0.001g-300g). Se tomó cada hoja y su peciolo, se introdujeron en un tapón de goma, se le selló con cinta parafilm. Se pesó la hoja colocada en el tapón, se colocó en la bomba, se aumentó la presión dentro de la cámara hasta que apareció en el peciolo una gota de agua; se anotó la presión en el que salió la gota. Esta operación se repitió hasta que se perdió la turgencia de la hoja (esto sucede, cuando los valores de potencial hídrico medidos en la cámara de presión, no aumentaban a pequeñas pérdidas de agua, como al principio de las mediciones). Así, se obtuvieron una serie de puntos que relacionan el balance entre el volumen y la presión. De esta forma, se compensó el potencial hídrico de la célula, debido a la presión externa que se ejerció sobre la hoja desde el exterior. El punto de compensación se encontró cuando el agua comenzó a fluir desde los vasos del xilema del mesófilo y apareció en el corte del peciolo. Así la presión medida en el interior de la cámara compensó la presión negativa original en los vasos intactos del xilema. Por lo tanto, la presión aplicada incrementó el potencial hídrico de las células de la hoja, para igualar el

valor del potencial osmótico del fluido del xilema (a presión atmosférica ambiental).

Para marchas diurnas, se tomaron 9 muestras de (tres hojas de tres individuos distintos de cada especie), cada dos horas a partir de las 7:00 hasta las 19:00 horas. Las mediciones se hicieron inmediatamente de cortadas las hojas. Con el fin de minimizar la transpiración las hojas se metieron en bolsas de polietileno. Las marchas diurnas se hicieron el 19 de septiembre (época húmeda) y 16 de octubre (fin de la época húmeda) de 1989 para las dos especies. Y el 20 de enero y 13 de febrero de 1990 (época seca), sólo para *B. cordata*, porque *S. praecox* no presentó hojas en esta época.

Las mediciones estacionales, se hicieron durante el 5 de julio y 13 de septiembre (época húmeda), 17 de octubre (fin de la época húmeda), 29 de noviembre (inicio de la época seca) de 1989, 31 de enero y 1 de marzo (época seca) de 1990.

4.3.2. Curvas volumen-presión.

Se realizaron curvas volumen-presión. Para ello, se graficó el inverso del potencial hídrico en el eje de las ordenadas contra el déficit de agua en el eje de las abscisas. Cabe mencionar que una curva volumen-presión consta de dos partes principales (Fig. 3), en la primera parte (a) la relación $1/Psi$ con respecto al déficit hídrico (dh), está determinada por P_t y por p_o y es descrita generalmente por una exponencial negativa. Cuando P_t es igual a cero, se alcanza el punto de pérdida de turgencia, la relación depende solamente de los valores de p_o y se observa una

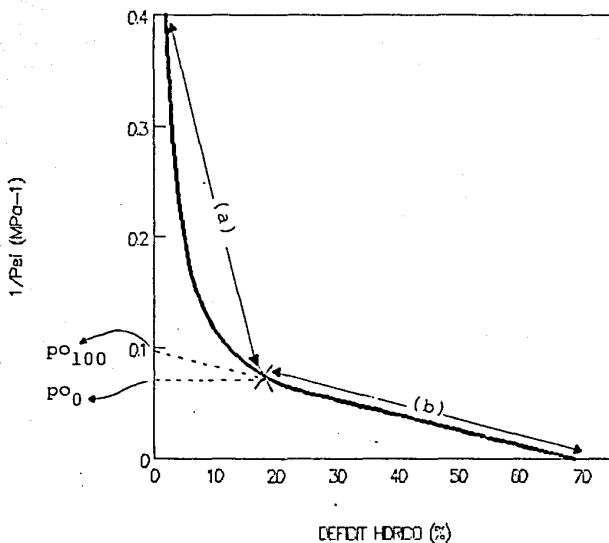


Fig. 3 Típica isoterma de $1/Psi$, o curva volumen presión. Se divide en dos partes; en (a), Psi está definido por dos componentes (potencial de turgencia y potencial osmótico). En (b), Psi sólo está definido por un componente (potencial osmótico). El punto de intercepto (X), sirve para calcular el potencial osmótico a turgencia total (po_{100}). Y para calcular el potencial osmótico a turgencia cero (po_0).

relación lineal, que constituye la segunda parte de la curva (b). Dada la relación directa entre $1/\Psi$ y $1/p_0$, se pueden conocer los valores de p_0 a cualquier dh , por la extrapolación con la línea recta. La intersección con la ordenada, da el potencial osmótico a turgencia total (p_0^{100}). La intersección de la curva con la abscisa, da una estimación del volumen de agua en el simplasto y apoplasto (Ritchie & Hinckley, 1975; Turner, 1981).

4.3.3. Contenido de Agua Simplástica y Agua Apoplástica.

Los contenidos de agua apoplástica y simplástica fueron calculados a partir de las curvas volumen-presión. En las figura 3, se muestra un ejemplo de una curva volumen-presión, o también llamada isoterma de $1/\Psi$, a partir de la cual, se van a calcular los valores de agua simplástica y apoplástica. El cálculo se realizó, cuando la curva volumen-presión ajustada se intercepta con el eje de las abscisas (déficit hídrico). El porcentaje de agua indicado por el intercepto, es el valor promedio del agua simplástica del tejido, el porcentaje restante hasta completar el 100% de déficit hídrico, es el valor de agua apoplástica (Tyree y Jarvis, 1982) (Para más detalle, ecuación (12) en el punto 4.1 Teoría).

4.3.4. Potencial osmótico.

El potencial osmótico se calculó a partir de las curvas volumen-presión. Si el potencial hídrico del tejido, se midió como una

función de la pérdida de peso de agua, entonces, esto implica que el potencial osmótico también se calculó, como una función del peso sobre el rango total del contenido de agua (Tyree y Jarvis, 1982) (para más detalle ver ecuaciones (10), (11) y (12) del punto 4.1 Teoría, así como el punto 4.3.2 Curvas volumen-presión). Por lo tanto, el cálculo del potencial osmótico promedio del tejido se obtuvo, al ajustar por mínimos cuadrados los puntos experimentales que describen una recta en las curvas volumen-presión (ver parte (b) de la figura 3).

4.3.5. Potencial de Turgencia.

El potencial de turgencia del tejido, también se calculó como un valor promedio de peso, a partir del análisis de las curvas volumen-presión (Tyree y Jarvis, 1982). Y simplemente se hizo el despeje de la ecuación (7), y resultó:

$$pt = \Psi_i - p_o \quad (15)$$

esta operación se aplicó sólo en la parte (a) de la figura 3.

4.3.6. Módulos de Elasticidad.

Los valores del módulo de elasticidad se obtuvieron, como el cálculo de las pendientes de las curvas descritas por las gráficas de potencial de turgencia contra déficit hídrico. El valor de la pendiente, se multiplicaba por el valor del déficit hídrico del punto de la gráfica donde se midió la pendiente (Tyree y Jarvis, 1982) (Para más detalle, ver ecuaciones (13) y (14) del punto 4.1 Teoría).

5. RESULTADOS Y DISCUSION.

5.1 Variables Climatológicas.

En la Fig 4, se muestra la gráfica de precipitación pluvial mensual y la temperatura promedio mensual, del periodo que va de mayo de 1989 a abril de 1990. Junio y septiembre fueron los meses que registraron la mayor cantidad de precipitación pluvial con 141.4 y 154.3 mm respectivamente; los meses que registraron la menor cantidad de precipitación pluvial con 1.1 y 1.9 mm fueron noviembre y febrero respectivamente.

Las temperaturas máximas y mínimas promedio mensuales son; 25.7° C y 12.1° C en junio, en septiembre 21.3° C y 12.3° C. Para noviembre y febrero fueron; 23.9 y 7.1, 22.7 y 5.8° C respectivamente.

Con respecto a los días en que se tomaron las marchas diurnas de potencial hídrico, tenemos los siguientes datos; el 19 de septiembre no llovió y hubo un total de 3.2 horas de insolación, alcanzando una temperatura máxima de 20.3° C. El 16 de octubre no llovió con un total de insolación de 6.3 horas, alcanzando una temperatura máxima de 23.5°C. El 20 de enero no hubo precipitación pluvial, con 6.4 horas de insolación y una temperatura máxima de 22°C. Y el 13 de febrero no hubo lluvia, con 6.3 horas de insolación y una temperatura máxima de 22.7°C. Todos estos datos, fueron obtenidos del observatorio meteorológico del Colegio de Geografía de la Facultad de Filosofía y Letras en la Ciudad Universitaria UNAM.

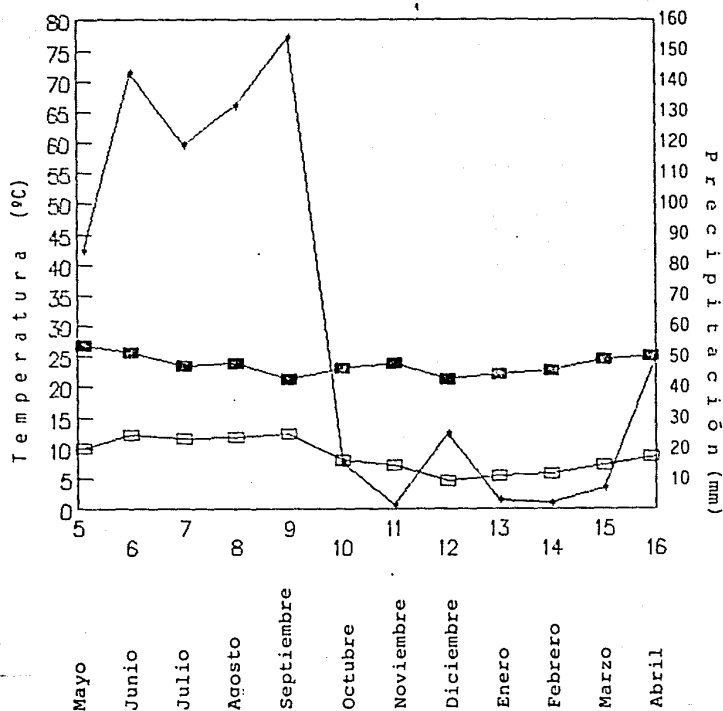


Fig. 4 Con los datos diarios, obtenidos del Observatorio Meteorológico de la Fac. de Filosofía y Letras, UNAM, se graficó la temperatura máxima promedio mensual (□) y la temperatura mínima promedio mensual (○), así como la precipitación pluvial mensual (al doble de escala del eje de la temperatura). Durante el período de doce meses, mayo 1989-abril 1990.

5.2 Contenido de Agua Simplástica y Apoplástica.

En la Fig. 5, se muestran dos curvas promedio volumen presión, ajustadas por mínimos cuadrados, con una $R^2 = 0.9$ para S. praecox y una $R^2 = 0.8$ para B. cordata, todos los meses presentaron R^2 's similares, de ahí, que se afirma el buen ajuste de las curvas volumen-presión. Con el intercepto de la curva ajustada y el eje de las abcisas (déficit hídrico), se calculó el contenido de agua apoplástica (AA) y simplástica (AS) del tejido, para los meses de julio, septiembre, octubre y noviembre de 1989, así como los de enero y marzo de 1990, (Tab. 2).

Los contenidos de agua simplástica de B. cordata durante los meses registrados, representó alrededor de las tres cuartas partes, del agua contenida en las hojas. El mayor contenido de AS, fue de 81.4% en octubre al término de la época húmeda. Y el menor fue de 68.8% en enero, en plena época seca. Esto indica que en la época húmeda, la mayor cantidad de agua del tejido foliar está dentro de las células en B. cordata, aun disponiendo de este recurso. Esto, quizá es una característica que permita a la planta enfrentar el periodo de sequía y así presentar hojas todo el año.

Por otro lado, en S. praecox los cambios de los contenidos de agua simplástica fueron muy variables en comparación de B. cordata. En la época húmeda, 45.9% y 62.5%, esto es, alrededor de la mitad de agua estaba dentro de las células. Conforme se acercó la sequía, esto es, cuando está muy próximo a dejar caer las hojas, el agua simplástica aumentó, a más de las tres cuartas partes (96.8% y 77%). Aquí cabe mencionar que los datos obtenidos de S. praecox en noviembre, se realizaron con sólo dos hojas por

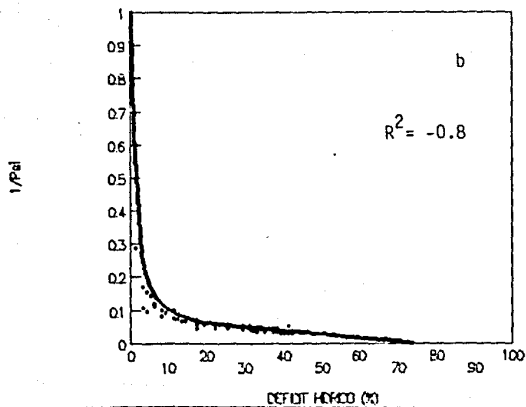
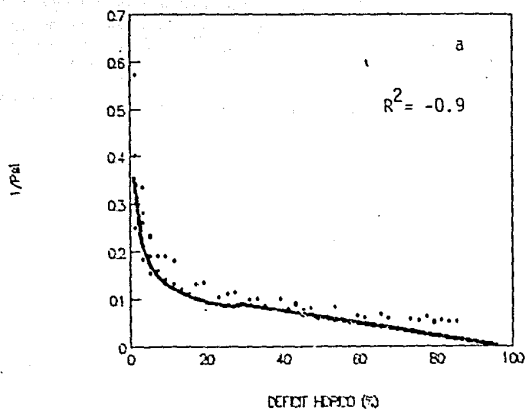


Fig. 5 Curvas volumen presión, en (a) *Senecio praecox* octubre 1989. Y en (b) *Buddleia cordata* marzo 1990. Se grafican los puntos experimentales y curvas ajustadas por mínimos cuadrados, $n=6$ $P < .05$

individuo (cuatro en total), las cuales, eran más pequeñas que las de los meses anteriores.

Tabla 2. Porcentajes de agua simplástica (AS) y agua apoplástica (AA) en dos especies del Pedregal de San Angel.

	jul89	sep89	oct89	nov89	ene90	mar90
AGUA SIMPLASTICA						
<i>B. cordata</i>	70.4	70.4	81.4	80.5	68.8	74.2
<i>S. praecox</i>	62.5	45.9	96.8	77.7	---	---
AGUA APOPLASTICA						
<i>B. cordata</i>	29.6	29.6	18.6	19.5	31.2	25.8
<i>S. praecox</i>	37.5	54.1	3.2	22.3	---	---

5.3. Potenciales Hídricos Diurnos y Estacionales.

En la Fig. 6, se muestran los potenciales hídricos diurnos de *S. praecox*, mientras que en la tabla 3, se presentan los valores de los potenciales hídricos máximos y mínimos. No hubo diferencias significativas de potenciales hídricos diurnos entre septiembre y octubre. Cuando se hizo la primera gráfica, los comportamientos eran tan similares, que para distinguir un comportamiento de otro, la escala del eje del potencial hídrico fue de 0.05 MPa (la mínima cantidad que se puede medir con la cámara de presión usada). Por

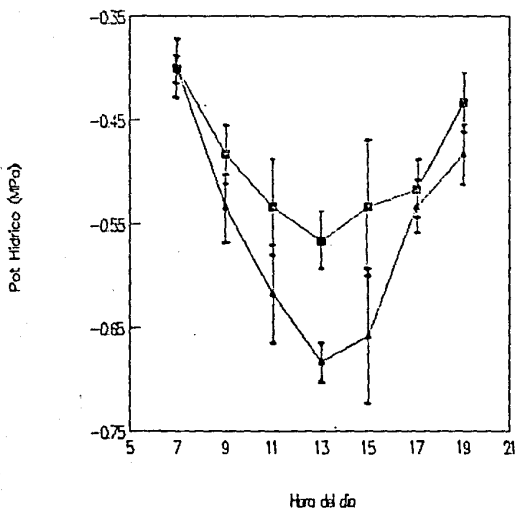


Fig. 6 Marchas diurnas del potencial hídrico contra hora del día, en septiembre (■) y octubre (▲) de 1989. Se presentan los promedios \pm dos veces el error estándar. Cuando hay ausencia de barras en los puntos promedio, se debe a que el error estándar es más pequeño que el símbolo ($n=9$). En Senecio praecox.

eso los errores estándar se ven muy grandes. Sólo a las 13 horas, hubo una diferencia significativa debido, probablemente a dos aspectos. El primero, es que durante el día de octubre se alcanzó una mayor temperatura máxima (3° C más que el día de septiembre). Y segundo, porque la cantidad de agua disponible en octubre fue menor que en septiembre.

En B. cordata se presenta la gráfica de los meses de septiembre y octubre de 1989, así como de enero y febrero de 1990 (Fig. 7). El tepozán, presentó una tendencia gradual de potenciales hídricos más bajos, conforme se presentaba la sequía. Entre septiembre y octubre presentó diferencias significativas de Psi, en cuatro mediciones diurnas. Entre octubre y enero, también presentó diferencias significativas en cuatro mediciones diurnas. Y entre enero y febrero, también hubo diferencia significativa en cuatro mediciones diurnas. Por lo tanto, B. cordata tuvo un comportamiento transicional, desde la época húmeda a la época seca. Así, entre mes y mes, no presenta diferencias significativas en tres de las siete mediciones diurnas. Y entre los extremos de la gráfica (septiembre y febrero), sí hay una clara diferencia significativa entre la época húmeda y la época seca.

Los valores de Psi mín de B. cordata alcanzaron el doble de los valores de los mismos meses de S. praecox (Tab. 3). Esto, probablemente indica, que B. cordata se establece en microambientes del Pedregal con menor disponibilidad de agua, que en los microambientes donde se establece el S. praecox. Y que B. cordata resiste más el déficit hídrico que S. praecox, sin pasar

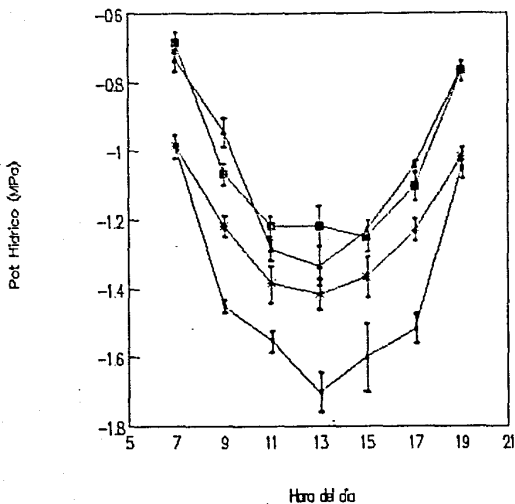


Fig. 7 Marchas diurnas del potencial hídrico contra hora del día, en septiembre (■), octubre (▲) de 1989, enero (*) y febrero (+) de 1990. Se presentan los promedios \pm dos veces el error estándar. Cuando hay ausencia de barras en los puntos promedio, se debe a que el error estándar es más pequeño que el símbolo ($n=12$). En Buddleia cordata.

por alto, su fenología contrastante (caducifoleidad y forma de vida).

Es preciso aclarar, que durante la discusión a través de los distintos componentes de las relaciones hídricas aquí estudiadas, se tuvo implícito, tanto la caducifoleidad, como la forma de vida.

=====
 Tab.3, potenciales hídricos diurnos máximos (Psi máx.) y mínimos (Psi mín) (MPa), en las dos especies estudiadas. Los valores representan la media de 3 hojas de 3 plantas distintas (9 muestras) \pm la desviación estándar.

<u>S. praecox</u>	Psi máx.	DE	Psi mín.	DE
sep 89	0.4	0.041	0.57	0.02357
oct 89	0.4	0.012	0.68	0.01178

<u>B. cordata</u>	Psi máx.	DE	Psi mín.	DE
sep 89	0.68	0.06236	1.25	0.04082
oct 89	0.73	0.02357	1.33	0.04714
ene 90	0.98	0.04714	1.42	0.04714
feb 90	0.98	0.04714	1.7	0.04082

=====

5.3.1. Comparación de Potenciales Hídricos con Otras Especies.

Los potenciales hídricos presentados por las dos especies aquí estudiadas, se compararon sólo con los reportes de otras especies de la misma forma de vida de ecosistemas similares y diferentes. Y que además, presentaron datos de los distintos componentes del

potencial hídrico (potencial osmótico, potencial de turgencia diurno y estacional) y módulos de elasticidad.

El árbol Piper auritum, se establece en la selva alta perennifolia de los "Tuxtlas", Veracruz, su potencial hídrico más bajo fue durante la época de sequía siendo de 1.05 MPa (Tinoco, 1986). Con respecto a dos especies arbóreas de la selva baja caducifolia de "Chamela", Jalisco, Couepia colyandra y Thouinidium decandrum, registraron 0.8 MPa y 2.3 MPa respectivamente, de potenciales hídricos más bajos en la época de sequía (Fanjul y Barradas, 1987). Por otro lado Eucalyptus globulus una especie introducida al Pedregal, presentó 3.0 MPa de potencial hídrico más bajo en época de sequía (Correia et. al., 1989).

B. cordata presentó el potencial hídrico mínimo diurno más próximo a T. decandrum y P. auritum.

T. decandrum habita en un lugar que tiene un patrón estacional de lluvia semejante al Pedregal y con una cantidad de precipitación anual similar (733 mm), además T. decandrum se establece cerca de los lechos de los ríos que temporalmente llevan agua superficial (Fanjul y Barradas, 1987). La diferencia entre ellos dos es de 0.6 MPa. El segundo en proximidad es el P. auritum, entre éste y B. cordata la diferencia de potenciales es de 0.65 MPa. En cuanto a la precipitación anual donde se establece Piper, es de aproximadamente 4, 000 mm. P. auritum es una planta heliófila colonizadora de claros grandes (Tinoco, 1986).

Al comparar B. cordata con el eucalipto introducido al Pedregal, tenemos que la diferencia entre los potenciales diurnos son mayores, pues entre ambos es de 1.4 MPa. E. globulus si bien

colinda con B. cordata, vive en lugares donde ya hay suelo bien definido.

Aunque no se encontraron reportes de arbustos caducifolios en ambientes naturales (con excepción de Encelia farinosa), S. praecox se comparó, con los valores de épocas húmedas de arbustos que crecen sobre roca volcánica en Hawai, se tiene registrado 1.13 MPa en Dubautia ciliolata y 0.5 MPa en Dubautia scabra. Robichaux (1984), hace énfasis, en que su estudio de "Dubautias", lo realizó en un lugar donde coexisten y que en dicho lugar llueve en promedio, alrededor de los 900 mm de precipitación anual.

Se comparó S. praecox con un arbusto umbrófilo que es colonizador de claros pequeños en los Tuxtlas, Piper lapathifolium el cual, registró 0.5 MPa de potencial hídrico diurno más bajo en época húmeda (Tinoco, 1986).

También se comparó S. praecox con el arbusto caducifolio del desierto de Sonora Encelia farinosa, el cual registró 1.9 MPa de potencial hídrico diurno. Y con Larrea tridentata (desierto de Sonora) y registró 4 MPa de potencial hídrico diurno (Monson y Smith, 1982).

Al hacer un conjunto comparativo entre S. praecox y los arbustos de clima seco tenemos:

<u>L tridentata</u>	<u>E. farinosa</u>	<u>D. ciliolata</u>	<u>S. praecox</u>
4.0	1.9	1.13	0.68 (MPa)
		-----1.22-----	
		-----3.32-----	

y en comparación con los de clima húmedo tenemos:

<u>D. scabra</u>	<u>P. lapathifolium</u>	<u>S. praecox</u>
0.5	0.5	0.68
	-----1.18-----	

Por lo tanto, el valor del potencial hídrico de S. praecox es más próximo a los valores presentados por los arbustos (D. scabra y P. lapathifolium) de ambientes húmedos, la diferencia de potenciales presentados por ambas especies y S. praecox fue de 0.18 MPa. Cabe mencionar que, D. scabra habita en un lugar donde llueve en promedio más de 4, 000 mm, y se establece sobre rocas volcánicas (de una erupción de 1935) Robichaux (1984). Y el P. lapathifolium presenta hábitos umbrófilos y coloniza pequeños claros, manteniéndose bajo el dosel de vegetación de la selva alta perennifolia (Tinoco, 1986).

D. ciliolata habita sobre rocas volcánicas más antiguas que donde vive D. scabra y tiene una mayor distribución en lugares donde llueve menos de 500 mm de precipitación anual. Entre S. praecox y los valores de época húmeda de D. ciliolata, hubo una diferencia de potenciales hídricos diurnos mínimos de 0.45 MPa. Con el arbusto caducifolio del desierto de Sonora E. farinosa, la diferencia es equivalente al triple de S. praecox. Y entre S. praecox y L. tridentata, hubo la mayor diferencia de Psi mín diurnos. Por lo tanto, S. praecox presentó valores de potencial hídrico diurno mínimo, muy alejados de los de las plantas xerófilas.

Con estas comparaciones generales de potencial hídrico mínimo tanto diurno como estacional, B. cordata y S. praecox presentaron valores más próximos a especies de hábitats más húmedos que el Pedregal. Debido a que la comunidad de la Reserva del Pedregal se le denomina como xerófila, se esperaba que por lo menos B. cordata (la cual, resiste la sequía), presentara valores más próximos a especies que se establecen en lugares con patrones pluviales

cercanos o menores de lo que llueve en el Pedregal. De esto, surge la siguiente pregunta; ¿hay más agua disponible para las plantas en la Reserva del Pedregal, que la que se espera en un lugar donde se establece un matorral xerófilo?. Con los datos aquí presentados en este punto, se tiene un argumento fisiológico bastante parcial, el cual, puede servir como indicador para empezar a confirmar esta duda.

5.4 Potenciales de Turgencia Diurnos y Estacionales.

En la Fig. 8, se muestran las marchas diurnas del potencial de turgencia de S. praecox. En septiembre y octubre no hay diferencia significativa, con excepción de las 13 horas. El comportamiento en ambos meses, es muy similar ya que la máxima diferencia entre ambos meses fue de 0.04 MPa. El menor potencial de turgencia alcanzado durante el día, fue en octubre con 0.16 MPa y en septiembre de 0.2 MPa.

En la Fig. 9, se muestran las marchas diurnas del potencial de turgencia de B. cordata. Septiembre presentó una diferencia significativa en las horas de mayor temperatura durante el día, en comparación con los otros meses, especialmente con febrero. Octubre y enero no presentaron diferencias significativas a las horas de mayor temperatura durante el día. El mes con más horas significativamente diferentes a los demás meses fue febrero. En septiembre, el tepozán presentó 0.14 MPa de potencial de turgencia diurno mínimo, mientras que en febrero alcanzó potenciales de turgencia cero. Esto último explica probablemente, porque B. cordata en la época seca presenta menor número de hojas y más

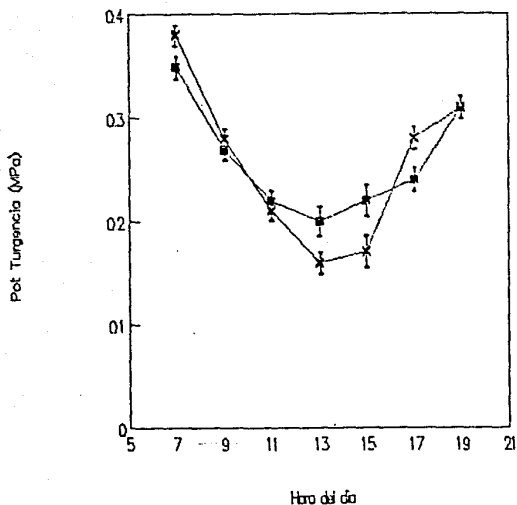


Fig. 8 Marchas diurnas de potencial de turgencia en Senecio praecox, septiembre (■) y octubre (×) de 1989. Las barras indican \pm dos veces el error estándar. Cuando hay ausencia de barras en los puntos promedio, es porque el error estándar es más pequeño que el símbolo.

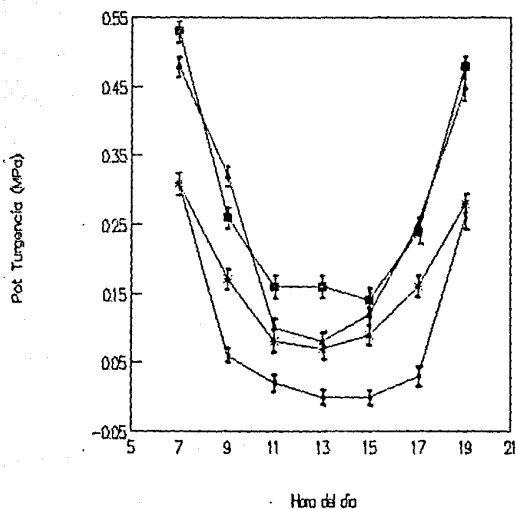


Fig. 9 Marchas diurnas de potencial de turgencia en Buddleia cordata, septiembre (■), octubre (▲) de 1989, enero (*) y febrero (+) de 1990. Las barras indican \pm dos veces el error estándar. Cuando hay ausencia de barras en los puntos promedio, es porque el error estándar es más pequeño que el símbolo.

pequeñas, aunque no se cuantificó las características foliares, fue evidente a simple vista que *B. cordata* presenta un tipo de hojas para época húmeda y otro para época seca. Esto sugiere, que probablemente el tepozán, también ajusta fenológicamente, para enfrentar la sequía.

Con respecto a la pregunta, de si hay más agua disponible para las plantas en el Pedregal, llama la atención, el hecho de que en la época seca, *B. cordata* presentó potenciales de turgencia cero, luego tres o cuatro horas después, recuperó la turgencia de las hojas. ¿Esto probablemente es otro indicador, de que hay mas agua disponible de la que se espera en un matorral xerófilo?

5.4.1. Comparación con Potenciales de Turgencia de Otras Especies.

Al comparar *S. praecox* con *P. lapathifolium* en época húmeda, el cual, presentó un potencial de turgencia diurno mínimo de 0.35 MPa (0.08 MPa en la época menos húmeda de los Tuxtlas). Tenemos que *S. praecox* presentó valores más cercanos a los de la época más húmeda. Al compararlo con *D. ciliolata* y *D. scabra*, la diferencia fue de tan solo 0.02 MPa, porque ambas presentaron 0.14 MPa de potencial de turgencia diurno mínimo.

En *P. auritum*, los potenciales de turgencia diurnos alcanzaron el cero en época de lluvias y en época de secas el menor durante el día es de 0.48 MPa (Tinoco, 1986); contrario a lo que sucede en *B. cordata*, porque el tepozán presentó potenciales de turgencia cero durante el día en época de secas.

5.4.2 Relación; Potenciales de Turgencia, Hídricos y Déficit Hídrico.

En las fig. 90 se muestran las gráficas de S. praecox, de potencial de turgencia y potencial hídrico contra déficit hídrico, tanto los potenciales calculados por mínimos cuadrados, como algunos puntos experimentales escogidos al azar. En la época húmeda, podemos resaltar que a menos de 7 % de déficit hídrico se alcanza el potencial de turgencia cero. Mientras que al acercarse la sequía, S. praecox puede tolerar mayores pérdidas de agua y mantiene la turgencia, requiriendo para ello casi el doble de déficit hídrico (14%). Las tablas consultadas para obtener la X^2 , fueron en el Zar (1984). Sin embargo, los potenciales hídricos necesarios para alcanzar potenciales de turgencia cero no tuvieron diferencias significativas, porque en ambos meses, se requirieron alrededor de 0.9 MPa para alcanzar dicho potencial de turgencia, Fig. 10.

En las Fig. 11, se muestran los meses de septiembre y enero de potencial de turgencia y potencial hídrico contra déficit hídrico de B. cordata. En la época húmeda (septiembre), se alcanza el potencial de turgencia cero, con pérdidas de agua de alrededor de 18%. En la parte seca del año (enero), el tepozán requirió más de 22% de déficit hídrico para perder la turgencia. Los potenciales hídricos necesarios para alcanzar potenciales de turgencia cero en B. cordata no presentaron diferencias significativas entre ambos meses (en septiembre alcanzó un valor mínimo de 1.55 MPa y en enero con alrededor de 1.6 MPa), Fig. 12. Por lo tanto, tomando en cuenta, solo los valores de potencial de turgencia y potencial hídrico hasta aquí presentados, sugieren que probablemente, las

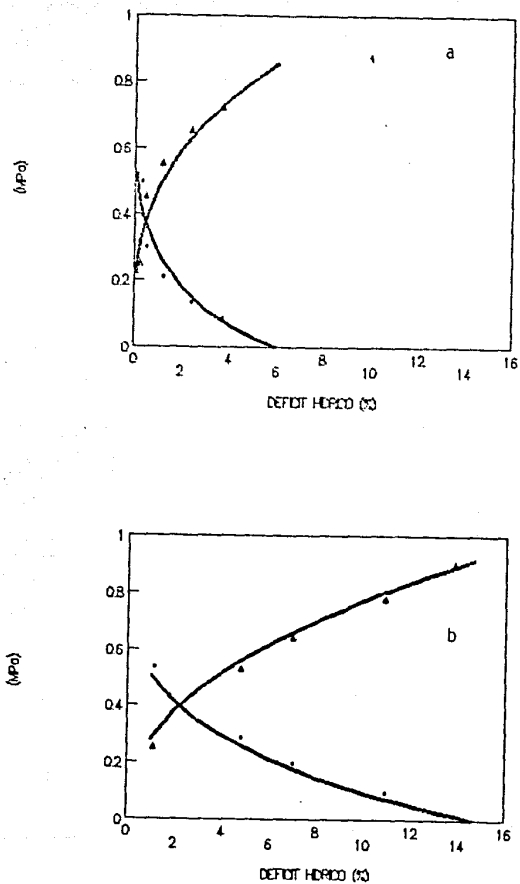


Fig. 10 Relación del potencial de turgencia (+) y potencial hídrico (▲) contra déficit hídrico para Senecio praecox. En (a) septiembre y (b) octubre de 1989. Se grafican los puntos experimentales y las curvas obtenidas de los valores esperados calculados como se indica en la metodología $\chi^2_{cal} < \chi^2_{7\%}$ $P < .05$

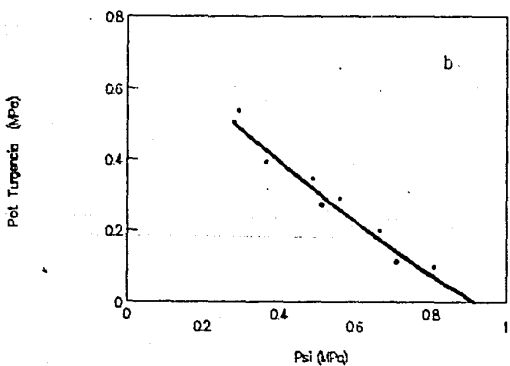
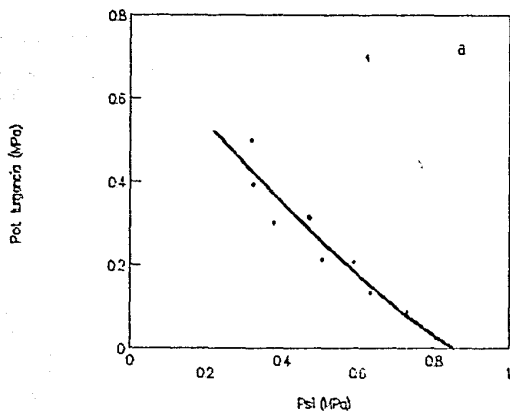


Fig. 11 Potencial de turgencia contra potencial hídrico en *Senecio praecox*, (a) septiembre y (b) octubre de 1989. Se grafican puntos experimentales y la curva calculada como se explica en la metodología $\chi^2_{calc} < \chi^2_{tab}$ $P < .05$

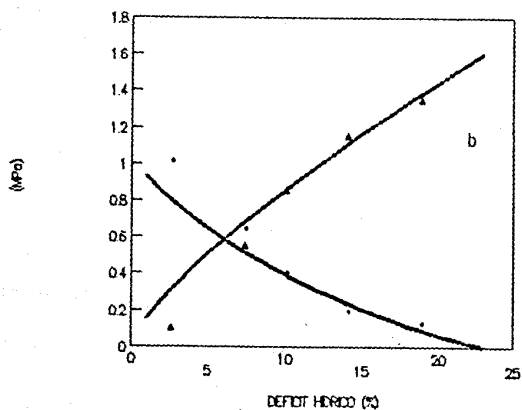
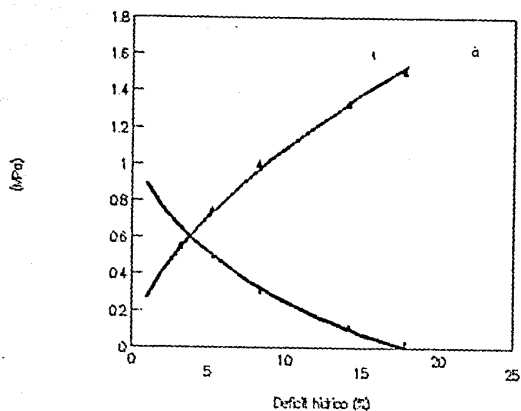


Fig. 12 Relación del potencial de turgencia (+) y potencial hídrico (▲) contra déficit hídrico para *Buddleja cordata*. En (a) septiembre de 1989 y en (b) enero de 1990. Se grafican los puntos experimentales y las curvas obtenidas de los valores esperados, calculados como se indica en la metodología $\chi^2_{calc} < \chi^2_{tab} P < .05$

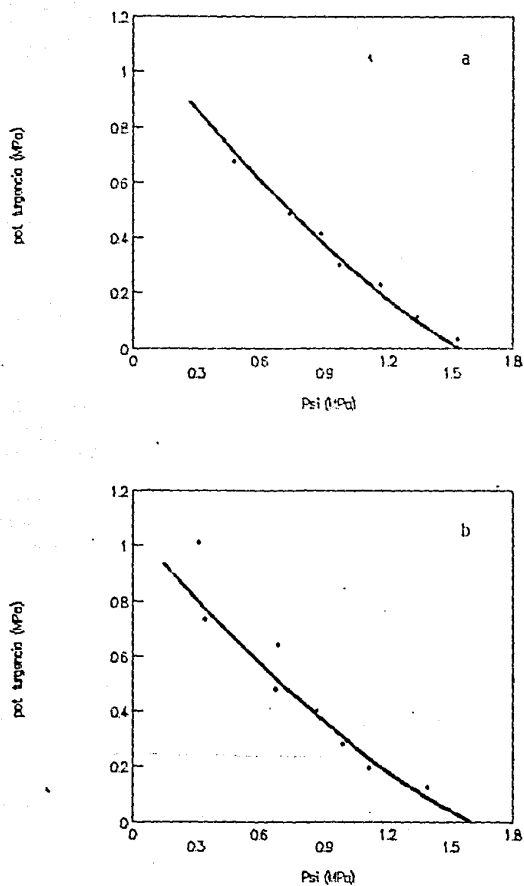


Fig. 13 Relación del potencial de turgencia contra potencial hídrico para Buddleia cordata. En (a) septiembre de 1989 y en (b) enero de 1990. Se grafican puntos experimentales y la curva calculada como se explica en la metodología $\chi^2_{calc} < \chi^2_{tab}$ $P < .05$

raíces del tepozán en época seca, tengan la posibilidad a donde hay agua.

Los únicos datos, de las especies comparadas sólo se encontraron en los árboles de Chamela. T. decandrum requirió en la época húmeda, alrededor del 20% de pérdida de agua para alcanzar el potencial de turgencia cero, mientras que en la seca, requirió de alrededor del 25% de déficit hídrico, con potenciales hídricos similares a B. cordata. El árbol, C. colyandra durante la época húmeda requirió del 16% de déficit hídrico y un potencial de hídrico de 1.6 MPa, en la época seca, requirió del 12% de déficit hídrico y un potencial de 1.4 MPa (Fanjul y Barradas, 1987). De esa manera, el comportamiento de B. cordata es semejante al de T. decandrum.

5.5 Variación Estacional de Potenciales Osmóticos.

En la Tab. 4, se presentan los distintos potenciales osmóticos de las especies estudiadas.

S. praecox presentó, el valor más alto de $p_{0,m}$ se alcanzó en los meses de julio y septiembre (0.75 y 0.74 MPa); el menor se registró en el mes de noviembre, con una diferencia significativa de 0.226 MPa. Así, la tendencia del potencial osmótico a turgencia total, va disminuyendo conforme se acerca la época de sequía, de acuerdo a lo que se esperaba. Al relacionar los potenciales osmóticos con los potenciales de turgencia diurnos, el potencial osmótico a turgencia total disminuye para poder mantener potenciales de turgencia muy semejantes.

Lo sorprendente, es al analizar los valores calculados para potencial osmótico a turgencia total en B. cordata, pues tuvo una

marcada variabilidad. Primero, porque en julio, en plena época húmeda, registró el potencial osmótico más bajo con 1.471 MPa. Segundo, durante los meses que van de septiembre a noviembre, hay una clara tendencia a disminuir el potencial osmótico a turgencia total, tal como se esperaría pues se iba acercando la sequía. Y tercero, en enero alcanza el valor más alto con 1.068 MPa y finalmente en febrero vuelve a bajar a 1.191 MPa. Estos resultados, indican probablemente, que los mecanismos de ajuste osmótico no son suficientes en Buddleia, como para mantener turgentes las hojas en la época seca. Porque en el caso de febrero, aún disminuyendo el po_{100} , las hojas tuvieron potenciales de turgencia cero a las 13:00 y 15:00 horas.

=====
 Tabla 4, de potenciales osmóticos (MPa) a turgencia cero (po_0) y a turgencia total (po_{100}), de B. cordata y S. praecox en el Pedregal de San Angel.

	5 jul 89		13 sep 89		17 oct 89		29 nov 89	
	(po_0)	(po_{100})	(po_0)	(po_{100})	(po_0)	(po_{100})	(po_0)	(po_{100})
<u>B. cordata</u>	1.584	1.471	1.533	1.144	1.461	1.26	1.587	1.254
<u>S. praecox</u>	0.848	0.75	0.852	0.740	0.914	0.776	1.256	0.966
	31 ene 90		1 mar 90					
	(po_0)	(po_{100})	(po_0)	(po_{100})				
<u>B. cordata</u>	1.601	1.068	1.595	1.191				

=====

5.5.1. Comparación de Potenciales Osmóticos con Otras Especies.

Si se comparan los valores de po_{100} de S. praecox con los de P. lapathifolium, tenemos que durante la época húmeda, registró el valor más alto en 0.91 MPa, y conforme se acerca la sequía es de 1.08 MPa y ya durante la época de sequía alcanza 1.35 MPa (Tinoco, 1986). Los valores de po_{100} de D. scabra y D. ciliolata son de 0.81 y 1.08 MPa en la época húmeda (Robichaux, 1984). S. praecox registró valores de po_{100} más cercanos a P. lapathifolium y D. scabra, es decir, a las plantas que habitan lugares donde llueve más de 4,000 mm.

Al comparar los valores de potenciales osmóticos de B. cordata, con los valores de la época húmeda y seca de po_{100} en P. auritum, C. colyandra y T. decandrum los cuales fueron de; 0.65-0.96 MPa, 1.99-2.38 MPa y 2.3-3.3 MPa respectivamente. Por lo tanto, los valores de po_{100} de B. cordata (1.068-1.471 MPa), son más próximos a los de P. auritum. Sin embargo, el comportamiento de tener el valor más bajo en la época húmeda, es similar al de C. colyandra.

5.6 Módulos de Elasticidad.

En las figs. 14, se muestra las gráfica de potencial de turgencia contra módulos de elasticidad de S. praecox.

El comportamiento de S. praecox en septiembre es claramente distinto, porque alcanzó el mayor valor y porque a potenciales de turgencia bajos en comparación con los otros meses, alcanzó el módulo de elasticidad máximo, especialmente en comparación con

octubre y noviembre, los cuales, mostraron un comportamiento similar. Los valores de julio, son más próximos a octubre y noviembre.

En B. cordata, el comportamiento de los módulos de elasticidad que resalta es el de julio, por ser claramente distinto a los de los otros meses y por alcanzar el valor más alto. Con respecto a los otros meses, tenemos un comportamiento diferente en las dos épocas. Los meses de la época húmeda (septiembre y octubre), presentaron comportamientos similares, porque alrededor de 0.8 MPa de potencial de turgencia se alcanzó el máximo módulo de elasticidad. La época seca (noviembre, enero y marzo) presentaron un comportamiento semejante, y se requiere alrededor de 1 MPa de potencial de turgencia para alcanzar el máximo módulo de elasticidad. Fig. 15.

En la Tab.5, se presentan los valores de módulos de elasticidad máximos de S. praecox y B. cordata. De ahí se puede destacar que en S. praecox la diferencia entre módulos de elasticidad máximos, fue de 1.8 MPa (entre septiembre y octubre). Septiembre fue el único mes que presentó una diferencia significativa de módulos de elasticidad máximos, principalmente en octubre y noviembre, que es cuando se acerca la época seca. Finalmente, al considerar juntos los aspectos de potencial osmótico a turgencia total y el módulo de elasticidad, el S. praecox presentó en forma moderada tanto el ajuste osmótico como el módulo de elasticidad (cuando tiene hojas y empieza a tener déficit hídricos).

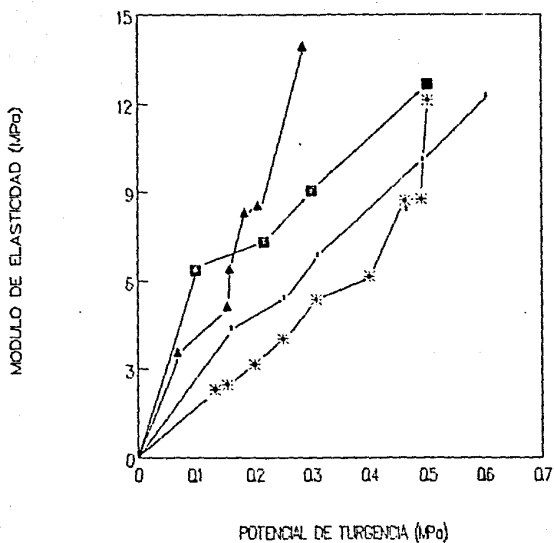


Fig. 14 Módulos de elasticidad contra potencial de turgencia en Senecio praecox. En los meses de julio (■), septiembre (▲), octubre (*) y noviembre (+) de 1989.

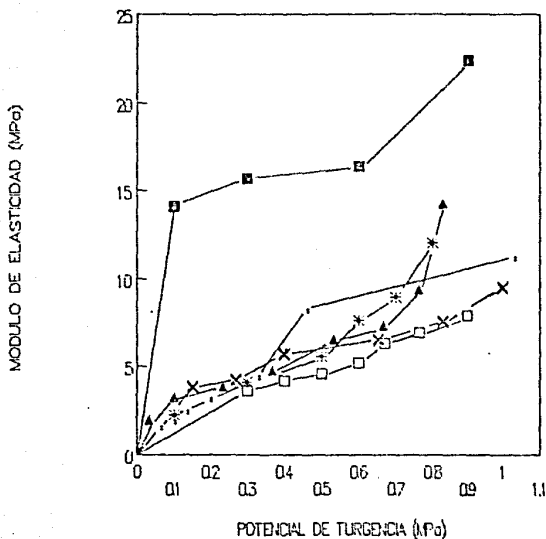


Fig. 15 Módulos de elasticidad contra potencial de turgencia en *Buddleia cordata*. En los meses de julio (■), septiembre (▲), octubre (*), noviembre (±) de 1989, enero (X) y marzo (□) de 1990.

=====

Tabla 5, módulos de elasticidad máximos en MPa de las dos especies estudiadas:

	5jul89	13sep89	17oct89	29nov89	31ene90	1mar90
<u>B. cordata</u>	22.38	14.27	12.06	11.13	7.88	9.47
<u>S. praecox</u>	12.65	13.92	12.12	12.29		

=====

B. cordata, mostró una clara diferencia entre los valores de módulo de elasticidad en la época húmeda y la época seca. También, presentó una tendencia a disminuir el módulo de elasticidad máximo, conforme se acerca la sequía. El valor máximo registrado de módulo de elasticidad, fue de 22.38 MPa en julio y los menores fueron en enero y marzo con 7.88 y 9.47 MPa, respectivamente. Debido a que el valor de módulo de elasticidad máximo registrado en julio, es muy diferente a los de los otros meses, especialmente en el mes de septiembre, sea necesario realizar mas estudios.

5.6.1 Comparación con Módulos de Elasticidad de Otras Especies.

Los valores entre máximos y mínimos estacionales de módulos de elasticidad en P. lapathifolium, D. scabra y D. ciliolata son; 9.368-24.614, 10.23-5.29 y 2.22-5.19 MPa respectivamente. Los valores de S. praecox van de 12.12-13.92, por lo que presentaron, un rango pequeño en comparación con P. lapathifolium y D. scabra. Los valores del módulo de elasticidad desarrollados por S. praecox, son más próximos a los de P. lapathifolium, de hecho los

módulos de elasticidad máximos, se encuentran dentro de los registrados por *P. lapathifolium*.

Los valores de módulos de elasticidad máximos de la época húmeda y seca, presentados por otras plantas son; 5.72-14 MPa, 12-7 MPa, 13-20 MPa y 8.22-12.75 MPa en *P. auritum*, *C. colyandra*, *T. decandrum* y *E. globulus*, respectivamente (Tinoco, 1986; Fanjul y Barradas, 1987; y Correia et al, 1989). El tepozán, presenta valores cercanos a *T. decandrum*. Es decir, a un árbol que habita un lugar con un patrón de lluvia anual parecido al del Pedregal. Sin embargo, los valores que van de septiembre a marzo en *E. cordata* tienen un rango entre 14.27-7.88 MPa, similar al de *P. auritum*. De tal manera, que también se puede establecer una cercanía al habitante heliófilo de claros grandes de los "Tuxtlas". Es preciso dejar claro, que el sustrato rocoso donde se establece *E. cordata*, sea un elemento importante de tomar en cuenta en estas comparaciones, porque las otras plantas citadas crecen en suelos bien desarrollados. Además, de que la fenología foliar de los árboles con los que se está comparó, son muy distintos.

5.7 Integración de la Discusión.

En cuanto a las relaciones hídricas internas medidas en este trabajo, *S. praecox* muestran una mayor proximidad a los valores de arbustos que habitan lugares donde llueve mas de 4, 000 mm (a *P. lapathifolium* y *D. scabra*). Cabe recordar que en el Pedregal, cae el 97 % de la precipitación anual (750 mm de precipitación pluvial), en solo seies meses (de mayo a octubre). Precisamente en

este período, todos los individuos de *S. praecox* presentan hojas. Hasta lo que se sabe de *P. lapathifolium* y *D. scabra*, no se tienen registrados los efectos de sequía en dichas plantas, esto se menciona, porque la posible forma de resolver la sequía temporal de *S. praecox* es haciendo un ajuste fenológico, es decir, no tiene hojas cuando se presenta la época seca. De ahí que surja la pregunta de como responderían *P. lapathifolium* y *D. scabra* a una época seca similar a la de la Reserva del Pedregal.

Al considerar el comportamiento inesperado de los potenciales osmóticos a turgencia total, y las diferencias en los valores de módulos de elasticidad, sugieren que *B. cordata* para enfrentar la sequía, fisiológicamente hablando, use solamente la elasticidad de las paredes celulares. También es necesario mencionar, que el tepozán presentó una diferencia en cuanto al tamaño y número de hojas, en las diferentes épocas del año (húmeda y seca), aunque no se hayan cuantificado estas características fenológicas en *B. cordata*, fueron observaciones de campo evidentes a simple vista. Por lo que sugiere, que también presenta un ajuste fenológico de cambio de hojas.

Merece especial atención, el *E. globulus* por ser la especie introducida alrededor de la Reserva del Pedregal. Este eucalipto es una especie que enfrenta la sequía, usando en combinación tanto del ajuste osmótico, como el módulo de elasticidad (Correia et al, 1989). Actualmente, los árboles de eucalipto se distribuyen como una franja irregular alrededor de la reserva del Pedregal y en algunas partes han podido avanzar mas de 200 m a su interior y con una población de aproximadamente 1,200 árboles por hectárea. Muchos son árboles productores de semillas y retoños que han

originado la existencia de la abundante población de jóvenes que reemplazarán a los individuos que mueran. Este hallazgo, sugiere que la población se encuentra en pleno crecimiento. Al analizar los datos demográficos, indican que la población crece a un ritmo de 2.3% y que si continúa creciendo a este ritmo, la cantidad de árboles se duplicará en 30 años" (Segura y Martínez, 1991). Por lo tanto, existen ya sólidos argumentos, tanto demográficos como de relaciones hídricas internas, para determinar que los eucaliptos, son árboles "invasores", que de no controlarlos, seguramente cambiarán el curso natural de sucesión en la Reserva del Pedregal de San Angel.

Quizá, lo más grave del asunto, es que uno de los objetivos de haber protegido esta zona, es el estudiar la sucesión natural de dicho lugar. Y si se permite la invasión de eucaliptos, este objetivo no se podrá cumplir. Por lo tanto, *E. globulus* es un importante perturbador en la Reserva del Pedregal de San Angel. Porque en la medida que haya más suelo en la reserva, es muy probable que serán, de los más serios competidores que tenga la flora nativa de este lugar. Y se recomienda, realizar un programa de control contra los eucaliptos que logren establecerse dentro de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Angel.

6. Conclusiones

--- S. praecox es una planta que escapa a la sequía y cuando tiene hojas, mantiene sus hojas turgentes, debido principalmente a un ajuste osmótico moderado.

--- Al considerar los potenciales osmóticos y los módulos de elasticidad máximos presentados por S. praecox, así como su característica caducifolia, indican que la planta presenta un ajuste fenológico, mas que fisiológico, cuando se presenta la época seca.

--- B. cordata es un árbol perennifolio que para enfrentar la sequía, desde el punto de vista fisiológico, usa principalmente la elasticidad de sus paredes celulares. Y un ajuste fenológico foliar.

--- S. praecox presentó potenciales hídricos, potenciales osmóticos y módulos de elasticidad semejantes a los valores encontrados para plantas de zonas húmedas, especialmente a D. scabra que se establece en un sustrato similar al del palo loco.

7. REFERENCIAS

- Alberts B, Bray D, Lewis J, Raff M, Roberts K & Watson J. 1983. Molecular biology of the cell. Garland Publish. Inc. New York, 315pp.
- Alvarez SF, Carabias LJ, Meave del Castillo J, Nava FD, Rodriguez ZF, Tovar GC y Valiente B.A. 1982. Proyecto para la Creación de una Reserva en el Pedregal de San Angel. Serie Cuadernos de Ecología. Fac. de Ciencias, UNAM., México, D.F. 33 pp.
- Begg JE. 1980. Morphological adaptations of leaves to water stress. Turner NC. y Kramer PJ. eds. En Adaptation of plants to water and high temperature stress. pp 33-41, John Wiley and Sons pp 33-41.
- Bradford KJ y Hsiao TC. 1982. Physiological responses to moderate water stress. En Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H eds. Encyclopedia of Plant Physiology Vol. 12B, pp. 325-378. Springer-Verlag, New York.
- Correia MJ Torres F y Pereira S 1989 Water and nutrient supply regimes and the water relations of juvenile leaves of Eucalyptus globulus. Tree Physiology 5, 459-471.
- Cruziat P y Tyree MT 1990 La subida de la savia en los árboles. Mundo Científico (La Recherche, versión en castellano), No. 103.
- Choppin GR y Jaffe B 1971. Química, ciencia de la Materia y el Cambio. Publicaciones cultural, México, 365 pp.
- Dainty J. 1976. Water relations of plant cells. En Luetttge U y Pitman MG eds. Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 2, Parte A, pp 12-35. Springer-Verlag, New York.
- Dale JE y Sutcliffe JF 1986 Water Relations of Plant Cells. En Steward FC ed. In Plant Physiology A Treatise, Vol. IX Water and Solutes in Plants. pp. 1-48. Academic Press.
- Daubenmire P. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forests in northern Costa Rica. J. Ecol. 60: 147-170.
- Davies WJ 1986. Transpiration and the Water Balance of Plants. En Steward FC ed. Plant Physiology A Treatise Vol. IX Water and Solutes in Plants. pp.49-154. Academic Press, London, New York.
- DETENAL 1978 "Carta topográfica de la Ciudad de México". Instituto Nacional de Geografía, Estadística e Informática de la Secretaría de Programación y Presupuesto, México, D.F..
- Dixon HH 1914. Transpiration and the ascent of sap in plants. Mac Millan and Co. Ltd. London, 129pp.

Doley D. 1981. Tropical and sub-tropical forests and woodlands. In: Kozlowski TT (ed.) Water Deficits and Plant Growth VI. pp 209-307 Acad. Press. London.

Ehleringer J y Forseth I 1983. Solar tracking by plants. *por Science* 210: 1090-1098.

Ezcurra E 1990 De las Chinampas a la Megalópolis (La Historia ambiental de la Cuenca de México). Colección La ciencia desde México No. 89. Fondo de Cultura Económica. México.

Fanjul L. y Barradas VL 1987. Diurnal and seasonal variation in the water relations of some deciduous and evergreen trees of a deciduous dry forest of the western coast of Mexico. *Journal of applied ecology*, vol. 24. pp 289-303.

Fitter AH y Hay RK 1987. Environmental physiology of plants. second edition, Academic Press.

Goldstein G, Sarmiento G y Meinzer F 1986. Patrones diarios y estacionales en las relaciones hídricas de árboles siempreverdes de la sabana tropical. *Acta Oecológica* 7(21) No. 2 pp 107-119.

Hale MG y Orcutt DM 1987. The physiology of plants under stress. John Wiley and Sons.

Hsiao TC 1973. Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24, 519-570.

Hsiao, TC., Acevedo E., Fereres E y Henderson, DW. 1976. Water stress, growth and osmotic adjustment. *Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B.* 273: 471-500.

Jones HG 1980 Interaction and integration of adaptative responses to water stress:: the implications of an unpredictable environment. En Turner NC y Kramer PJ eds. *Adaptation of plants to water and high temperature stress*, John Wiley and Sons pp 353-365.

Jones HG 1983 *Plants and microclimate (a quantitative approach to environmental plant physiology)*, Cambridge University Press.

Jones, MM. y Rawson HM. 1979. Influence of rate of development of leave water deficit upon photosynthesis, leaf conductance, water use efficiency, and osmotic potential in sorghum. *Physiol. Plant.* 45: 103-111.

Jones, MM. y Turner NC. 1978. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. *Plant. Physiol.* 61: 122-126.

Koide RT, Robichaux RH, Morse SR y Smith CM. 1989. Plant water status, hydraulic resistance and capacitance. En Pearcy RW, Mooney HA y Rundel FW eds. *Plant Physiological Ecology: Field Methods and Instrumentation* Chapman, London.

- Koslowski TT 1984. Water Deficits and Plant Growth, Vol. 8, Academic Press New York.
- Kramer PJ 1983. Water Relations of Plants. Academic Press, New York.
- Larcher W 1983. Physiological plant ecology. corrected Springinting of the second edition. Springer-Verlag.
- Lenhinger A 1975. Bioenergética. Omega, España, 230 pp.
- Lenhinger A 1985. Principios Fundamentales de Bioquímica. Omega, España, 1013 pp.
- Levitt J 1980. Responses of Plants to environmental stresses. Vol II. Water, Radiation, Salt and other stresses. Academic Press, London, New York. 606 pp.
- Medina E 1977. Introducción a la Ecofisiología Vegetal. Serie de Biología, monografía 16, OEA.
- Medina E. 1983. Adaptation of trees to moisture stress. En Golley Fb ed. Tropical Rain Forest Ecosystems: Structure and Function, pp. 225-237, Elsevier Scientific, Amsterdam.
- Monson RK y Smith SD 1982. Seasonal water potential components of Sonoran desert plants. Ecology, 63(1), pp 113-123.
- Mooney HA 1980. Seasonality and Gradients in the Study of Stress Adaptation. En Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress. 279-294 pp. Turner NC y Kramer PJ. eds. Wiley Interscience, New York.
- Morgan JM 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol., 35, 299-319.
- Morris JG 1976. Físicoquímica para Biólogos. Reverté, México, 385 pp.
- Nielsen ET, Sharafi MR y Rundel PW 1984. Comparative water relations of preatophytes in the Sonoran desert of California. Ecology, 69(3): 767-773.
- Ritchie GA y Hinckley TM 1975. The pressure chamber as an advances in ecological research. vol. 9. Academic Press London.
- Robichaux RH 1984. variation in the tissue water relations of two simpatric Hawaiian *Dubautia* species and their natural hibrid.. Oecologia (Berl.) 65, 75-81.
- Robichaux RH, Rundel PW, Stemmermann L, Canfield JE, Morse SR y Friedman WE. 1984. Tissue water deficits and plant growth in wet tropical environments. En: Medina E, Mooney H. Vázquez yanes C. eds. Physiological ecology of plants of the wet tropics. Task for

Vegetation Science 12 Dr. Junk W Publishers. The Hague Netherlands. 99-12.

Rojo A 1990a Una reserva ecológica en Ciudad Universitaria. Oikos, Boletín del Centro de Ecología de la UNAM, julio-agosto, México.

Rojo A 1990b Ultimos cambios en la reserva "El Pedregal". Oikos, Boletín del Centro de Ecología de la UNAM, septiembre-octubre, México.

Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Angel (Distrito Federal, México). An. Esc. Nac. Cien. Biol. IPN 8: 59-129.

Rzedowski J y Rzedowski G 1985. Flora Fanerogámica del Valle de México, Vol. II. Esc. Nac. de Cien. Biol. IPN. México D.F.674 pp.

Sanchez Huerta BC 1990. Análisis de algunas variables meteorológicas y su área de influencia, en Ciudad Universitaria, D.F., durante el periodo 1963 a 1983. Tesis Licenciatura U.N.A.M.

Scholander PF, Hammel HT, Hemmingen EA y Bradstreet ED. 1964. Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 52: 119-125.

Segura S y Martínez RM 1991 Son los eucaliptos árboles nocivos, el caso de "El Pedregal". Oikos, Boletín del Centro de Ecología de la UNAM, julio-agosto, México.

Slabaugh, W.H. y Parsons, T.H. 1968. Química General. Limusa, Mexico.

Slavik B. 1974. Methods of Studying Plant Water Relations. pp 170-188. Springer-Verlag, New York, Berlin.

Spanner, D.C. 1966. Introduction to Thermodynamics. Academic, London.

Steward FC. 1986. Solutes in Cells: Their Responses during Growth and Development. En Plant Physiology, A Treatise, 551-592 pp; Steward FC ed. Academic Press.

Stewart JB. 1977. Evaporation from the wet canopy of a pine forest. Water Resources Research 13: 915-921.

Tinoco OC 1986 Relaciones hidricas en especies de *Piper* de diferentes microhábitats en una selva alta perenifolia". Tesis de Maestría, UNAM, Mexico.

Ting I 1985. Crassulacean acid metabolism. Ann. Rev. Plant Physiology, 54: 76-81.

Turner NC y Jones MM 1980 Turgor maintenance by osmotic adjsument: a review and evaluation. En Turner NC y Kramer PJ eds. Adaptation

of plants to water and high temperature stress, pp 97-103, John Wiley and Sons.

Turner NC y Kramer PJ eds. 1980. Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress. Wiley Interscience, New York.

Turner NC 1981. Techniques and experimental approaches for measurement of plant water status. Plant soil 58, 339-366.

Tyree MT y Jarvis PG. 1982. Water in tissues and cells. En Pirson A y Zimmermann MH eds. Encyclopedia of Plant Physiology, New Series Vol. 12B pp 35-77. Springer-Verlag, Berlin.

Tyree MT y Richter H. 1982. Alternative methods of analysing water potential isotherms: Some cautions and clarifications. II. Apoplastic water negative turgor. Canadian Journal of Botany 60: 283-289.

Tyree MT y Richter H. 1981. Alternative methods of analysing water potential isotherms: Some cautions and clarifications. I. The impact of non-ideality and of some experimental errors. Journal of Experimental Botany 32: 643-653.

Tyree MT y Hammel HT. 1972. The measurements of the turgor pressure and the water relations of plants by pressure-bomb technique. Journal of Experimental Botany 23: 267-282.

Valiente-Banuet A y De Luna García E. 1990. Una lista florística actualizada para la Reserva del Pedregal de San Angel México D.F. Acta Botánica Mexicana Núm. 9: 13-30.

Zar JH 1984. Biostatistical Analysis. Second edition. Prentice-Hall, New Jersey. 718 pp.