

00376

7
24.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

EFFECTO DE LAS CONDICIONES MICROCLIMATICAS
SOBRE LA RESPUESTA ESTOMATICA EN TRES
ESPECIES VEGETALES, DE LA RESERVA DEL
PEDREGAL DE SAN ANGEL

T E S I S

PARA OBTENER EL GRADO DE:
**MAESTRO EN CIENCIAS
(ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES)**

P R E S E N T A :
ALFREDO RAMOS VAZQUEZ

DIRECTORES DE TESIS: DR. WALTER RITTER ORTIZ.

DR. VICTOR LUIS BARRADAS MIRANDA.

MEXICO, D. F.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

258:3 1998





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.

PAGINACIÓN

DISCONTINUA





DEDICATORIA.

*Este trabajo lo dedico muy en especial a mis padres: **JORGE RAMOS CH.** y **ELODIA VAZQUEZ A.**, por todo el apoyo que he recibido durante el proceso de mi formación personal.*

*A mis hermanos **JORGE RAMOS V.** y **MIGUEL ANGEL RAMOS V.** con afecto y admiración, ya que con sus valiosos consejos contribuyeron en mi superación.*

*A mi novia: **PATRICIA** por el apoyo y cariño que recibí durante los momentos más difíciles.*

A mis sobrinos:

EDUARDO
VIANEY
y
JORGE



AGRADECIMIENTOS.

Al Dr. Víctor Luis Barradas Miranda por darme la oportunidad de realizar este trabajo en uno de los proyectos que acertadamente dirige. Así como, por la asesoría y revisión que realizó durante el proceso de este trabajo.

A los miembros del jurado: Dr. Carlos Vázquez Y., Víctor Luis Barradas M., Walter Ritter O., Dra. Norma Eugenia García C., Dra. Alma Orozco S., Dra. Alicia Brechu y Dr. Emanuel Rincón S. por sus acertadas sugerencias durante la revisión de este trabajo

A Jaina, Marithza y Daniel por apoyarme en el trabajo de campo.

A todos mis compañeros del Laboratorio de Ecofisiología por el apoyo que me ofrecieron.

A todos mis amigos por su amistad y apoyo que me han ofrecido durante todos estos años.

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA) de la UNAM, ya que esta institución financió la investigación bajo el convenio No. IN210995.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por apoyarme con una beca durante la realización de mis estudios de Posgrado.

INDICE.

	PAGINA
Lista de abreviaciones.	iv
RESUMEN.	v
1. INTRODUCCION.	1
2. OBJETIVOS.	3
3. ANTECEDENTES.	4
3.1. Importancia del agua en las plantas.	4
3.1.1. Escape a la sequía.	4
3.1.2. Resistencia a la sequía.	5
3.1.2.1. Evasión a la sequía.	5
a) Conservación de agua.	5
b) Eficiencia en la absorción de agua.	6
3.1.2.2. Tolerancia a la sequía.	7
a) Mantenimiento de la turgencia.	7
b) Otros mecanismos.	8
3.2. Propiedades del agua.	8
3.3. Continuo suelo-planta-atmósfera.	9
a) Suelo-raíz.	9
b) Raíz-xilema.	10
c) Xilema-estomas.	13
3.4. Economía del agua.	14
a) Movimiento estomático.	15
b) Mecanismos que afectan los cambios de turgencia de las células guardas.	16
3.5. Factores ambientales y fisiológicos que afectan el movimiento estomático.	17
3.5.1. Factores ambientales que afectan el comportamiento estomático.	17
a) Radiación fotosintéticamente activa.	17
b) Temperatura del aire.	18

c) Humedad del aire.	18
d) Dióxido de carbono.	18
3.5.2. Factores fisiológicos.	19
a) Estatus hídrico.	19
b) Control hormonal.	19
c) Edad de la hoja.	20
3.5.3. Otros factores.	21
4. MATERIALES Y METODOS.	22
4.1. Descripción del área de estudio.	22
a) Sitio de estudio.	22
b) Clima.	22
c) Geología.	24
d) Suelos.	24
e) Vegetación.	24
4.2. Material vegetal.	25
4.3. Mediciones.	26
4.4. Análisis de datos.	29
5. RESULTADOS Y DISCUSION.	33
5.1. Análisis microclimático.	33
5.2. Análisis del potencial hídrico de la hoja.	35
5.3. Análisis general del comportamiento diurno de la conductividad estomática.	37
5.4. Conductividad estomática.	39
5.5. Respuesta de la conductividad estomática a los factores ambientales y fisiológicos.	43
5.5.1. Análisis por función envolvente.	43
a) Radiación fotosintéticamente activa.	43
b) Temperatura del aire.	47
c) Diferencia de presión de vapor hoja-aire.	51
d) Potencial hídrico de la hoja.	54
5.5.2. Análisis de regresión múltiple.	58

a) Epoca seca.	58
b) Epoca húmeda.	62
c) Anual.	65
6. CONCLUSIONES.	69
7. RECOMENDACIONES.	71
8. REFERENCIAS.	72
9. APENDICE.	79

Lista de abreviaciones.

- a* valor de la conductividad estomática máxima (g_{\max}) con respecto a **DPV** o Ψ_l (en ecuación 6 de materiales y métodos, y en Tablas 8 y 9).
- A** valor asintótico de **g** con respecto a **RFA** (en ecuación 4 de materiales y métodos, y en Tabla 6).
- a, b y c** constantes (en ecuación 5 de materiales y métodos).
- b* sensibilidad de **g** con respecto a **DPV** o Ψ_l (en ecuación 6 de materiales y métodos, y en Tablas 8 y 9).
- B** sensibilidad de **g** con respecto a **RFA** (en ecuación 4 de materiales y métodos, y en Tabla 6).
- DPV** diferencia de presión de vapor hoja-aire.
- e_a presión de vapor del aire.
- e_{sa} presión de vapor de saturación a la temperatura del aire.
- e_{sh} presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja.
- g** conductividad estomática.
- RFA** radiación fotosintéticamente activa.
- Ta** temperatura del aire.
- Ψ_l potencial hídrico de la hoja.

2. OBJETIVOS.

OBJETIVO GENERAL.

Conocer el efecto de los factores ambientales y fisiológicos sobre la conductividad estomática de las especies vegetales *Buddleia cordata* HBK, *Dodonaea viscosa* L. Jacq. y *Senecio praecox* L. en la Reserva del Pedregal de San Angel.

OBJETIVOS PARTICULARES.

Conocer el efecto de la radiación fotosintéticamente activa sobre la conductividad estomática de las especies vegetales *Buddleia cordata* HBK, *Dodonaea viscosa* L. Jacq. y *Senecio praecox* durante la época seca y húmeda.

Conocer el efecto de la temperatura del aire sobre la conductividad estomática de las mismas especies, durante la época seca y húmeda.

Conocer el efecto de la diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire sobre la conductividad estomática de las mismas especies y durante las mismas épocas.

Conocer el efecto del potencial hídrico de la hoja sobre la conductividad estomática de las mismas especies y durante las mismas épocas.

RESUMEN

En la Reserva del Pedregal de San Angel la disponibilidad de humedad es uno de los factores ambientales más importantes que afectan el desarrollo de las plantas, ya que este sitio muestra dos condiciones que la limitan. La primera de ellas es la presencia de un periodo estacional seco que comprende los meses de noviembre a abril, y la segunda es la presencia de un sustrato de litosol, que se caracteriza por presentar una cantidad muy pequeña de suelo, en el cual, el almacenamiento de agua es mínimo.

Ante esta situación encontramos que las plantas que viven en este sitio deben aprovechar el agua adecuadamente para poder sobrevivir. Para esto las especies utilizan una serie de mecanismos que les permiten mantener un balance hídrico adecuado, el cual favorece el desarrollo de sus procesos fisiológicos.

En las plantas, casi toda el agua que es absorbida por sus raíces es liberada a la atmósfera por los estomas. La apertura y cierre de los estomas depende tanto de condiciones ambientales como de condiciones fisiológicas. Como los estomas juegan un papel clave en la economía del agua de las plantas, es importante estudiar tanto sus respuestas diurnas como estacionales en función de las condiciones ambientales y fisiológicas. De esta manera podemos entender diferencias en el funcionamiento de las plantas bajo estrés de agua y elucidar procesos adaptativos.

Ante esto se realizó un estudio para conocer el efecto de las condiciones ambientales (RFA, Ta y DPV) sobre la conductividad estomática (g) en tres especies vegetales (*Buddleia cordata* HBK, *Dodonaea viscosa* L. Jacq. y *Senecio praecox* L.) que son muy abundantes en este sitio. Dentro de los resultados más importantes que se obtuvieron encontramos que los cambios en la intensidad de la radiación fotosintéticamente activa influyen en g tanto en la época húmeda como en la seca.

En relación a la temperatura del aire encontramos que existe un rango de temperaturas que favorecen g, el cual varía entre especies y épocas, siendo el rango más amplio durante la época seca. El rango de operación estomática fue muy similar entre las tres especies en la época húmeda (15-33, 16-31 y 16-32 °C en *B. cordata*, *D. viscosa* y *S. praecox*, respectivamente),

mientras que en la época seca este rango fue mayor en *B. cordata* (9-40 °C) seguido por *S. praecox* (8-32 °C) y *D. viscosa* (13-33 °C). La temperatura (óptima) a la cual se presentó la conductividad estomática máxima fue similar en las tres especies durante la época húmeda (24.2, 23.9 y 24.3 °C en *B. cordata*, *D. viscosa* y *S. praecox*, respectivamente), pero siendo mayor en *B. cordata* (24.1 °C) seguida por *D. viscosa* (23.1 °C) y *S. praecox* (20.0 °C) en la época seca.

La diferencia de presión de vapor hoja aire (DPV) presentó un efecto inversamente proporcional sobre *g*. Este comportamiento se presentó en las tres especies tanto en la época seca como en la húmeda. Así mismo, la sensibilidad de los estomas a DPV fue mayor durante la época húmeda (-96.2±2.9, -127.7±4.9 y -123.6±3.1 mmol m⁻² s⁻¹ KPa⁻¹ en *B. cordata*, *D. viscosa* y *S. praecox*, respectivamente) que en la época seca (-26.8±0.7, -15.8±0.6 y -16.5±0.5 mmol m⁻² s⁻¹ KPa⁻¹ respectivamente). La sensibilidad de *D. viscosa* y *S. praecox* fue muy similar entre ellas en cada época, mientras que la sensibilidad de *B. cordata* fue diferente a las otras dos especies.

Con respecto al potencial hídrico de la hoja encontramos que valores bajos de éste provocan una reducción en la conductividad estomática. Además los rangos del potencial hídrico de la hoja fueron diferentes entre especies y épocas, siendo más amplio el rango en la época seca. Al comparar entre especies encontramos que el rango del potencial hídrico de la hoja fue más grande en *D. viscosa* seguido por el de *B. cordata* y *S. praecox*.

Cuando se comparó la conductividad estomática en las dos épocas (seca y húmeda) de las tres especies se encontró que fueron diferentes estadísticamente ($p < 0.05$), mostrando mayor *g* durante la época húmeda (147.65, 145.43 y 142.78 mmol m⁻² s⁻¹ en promedio para *B. cordata*, *D. viscosa* y *S. praecox*, respectivamente) que la época seca (60.17, 24.79 y 14.07 mmol m⁻² s⁻¹ respectivamente). Por otro lado, *B. cordata* presentó una mayor *g* seguida por *D. viscosa* y *S. praecox* en la época seca. Sin embargo, *g* fue muy similar en la época húmeda en las tres especies.

Por último, se concluye que a partir de los datos obtenidos y de los análisis realizados en las tres especies se puede simular o predecir la conductividad estomática con base en las condiciones ambientales.

1. INTRODUCCION.

La luz, la humedad y la temperatura son elementos ambientales muy importantes, ya que determinan en gran medida la sobrevivencia y distribución de las plantas en el planeta. La importancia de estos elementos radica en que intervienen en diferentes procesos fisiológicos tan necesarios para los vegetales como son la fotosíntesis y la transpiración.

Estos elementos varían de región en región debido a la orografía, topografía, situación geográfica, etc., originando que cada sitio presente sus propias características de humedad, temperatura y radiación. Esto genera que cada área presente determinadas especies, ya que los organismos sobreviven bajo ciertas condiciones ambientales, de acuerdo a sus requerimientos y rangos de tolerancia.

Estos elementos varían en el tiempo y el espacio, encontrándose que en ciertas situaciones actúan como limitantes para el crecimiento y desarrollo de las plantas. En el caso particular de la Reserva del Pedregal de San Angel, encontramos que la disponibilidad de humedad adquiere una gran importancia ya que este sitio muestra dos condiciones que limitan la disponibilidad de humedad. Así, en esta Reserva se presenta un periodo estacional seco que comprende los meses de noviembre a abril (Sánchez, 1994); aunado a un sustrato de litosol, el cual, se caracteriza por retener una cantidad mínima de agua.

De esta manera, las especies vegetales que se desarrollan en la Reserva del Pedregal de San Angel deben ser capaces de tolerar las condiciones ambientales existentes en esta zona. Para lograr ésto, las especies utilizan diferentes mecanismos para sobrevivir. Algunas de ellas se desarrollan sólo en el periodo húmedo (como es el caso de ciertas especies anuales), mientras que otras pierden sus hojas durante la época seca (especies caducifolias), y algunas más mantienen sus hojas todo el año (especies perennifolias). Así, el aprovechamiento del agua que realizan las plantas en sitios como éste, adquiere una enorme importancia debido a que deben mantener balances hídricos adecuados que les permitan sobrevivir.

Las plantas liberan agua principalmente por los estomas. Su apertura y cierre depende tanto de condiciones ambientales (luz, temperatura, humedad del aire, concentración de

dióxido de carbono y disponibilidad de agua en el suelo), como de condiciones fisiológicas (control hormonal, estatus de agua de la hoja y edad de la hoja) (Jarvis citado por Collatz, 1991 y Turner, 1991).

Como los estomas juegan un papel clave en la economía del agua de las plantas, es importante estudiar tanto sus respuestas diurnas como estacionales en función de las condiciones ambientales. De esta manera podemos entender diferencias en el funcionamiento de las plantas bajo estrés de agua y elucidar procesos adaptativos (Turner y Begg citados por Fanjul y Barradas, 1985).

Este estudio forma parte del proyecto "Uso del agua por la vegetación que se desarrolla en un litosol de la subcuenca de México (Reserva Pedregal de San Angel)" donde se pretende: conocer el efecto de los elementos ambientales (luz, temperatura y humedad) y fisiológicos (potencial hídrico de la hoja) sobre la conductividad estomática de las especies vegetales *Buddleia cordata* HBK, *Dodonaea viscosa* L. Jacq. y *Senecio praecox* L.

3. ANTECEDENTES.

3.1. IMPORTANCIA DEL AGUA EN LAS PLANTAS.

Uno de los factores de mayor importancia en la estructura y composición florística de los ecosistemas naturales es la disponibilidad y distribución de la humedad en el tiempo y el espacio. De ésta depende la sobrevivencia, la habilidad competitiva y los patrones de crecimiento de las especies que forman las comunidades vegetales.

En regiones donde la disponibilidad de agua es alta se desarrollan comunidades bióticas muy exuberantes con estructuras complejas, tal es el caso de los bosques tropicales lluviosos, los cuales están altamente estratificados (Odum, 1987). Pero, cuando la cantidad de agua disponible es baja se desarrollan comunidades xerófilas (Daubenmire, 1990). En estas comunidades las especies que se desarrollan presentan una serie de mecanismos que les permiten sobrevivir bajo condiciones severas de sequía (Levitt, 1972).

En el planeta existe una gran variedad de tipos de sequías que afectan la vida de las plantas, tanto la frecuencia como la duración de las sequías son variables y afectan de distinta manera la sobrevivencia de estos organismos. Ante esta presión, las plantas han desarrollado una serie de mecanismos que les permiten sobrevivir cuando la disponibilidad de humedad es baja. Los mecanismos desarrollados son de carácter morfológico, fenológico, bioquímico y fisiológico, presentando una misma especie uno o varios de estos mecanismos para sobrevivir a la sequía. Los mecanismos se clasifican principalmente en escape a la sequía y resistencia a la sequía (Levitt, 1972; Jones, 1992).

3.1.1. Escape a la sequía.

Las plantas que escapan a la sequía tienen la característica de completar su ciclo de vida en el periodo húmedo, este es el caso de las especies anuales y de las efímeras del desierto (Hale y Orcutt, 1987; Jones, 1992). En ocasiones el ciclo de vida de estas plantas es muy corto, por ejemplo, algunas efímeras del desierto cumplen su ciclo de vida en un periodo de 4

a 6 semanas, ésto les permite a estas especies desarrollarse exclusivamente en condiciones de humedad favorable (Jones, 1992).

3.1.2. Resistencia a la sequía.

En las comunidades bióticas encontramos que existen una gran cantidad de especies que sobreviven tanto en el periodo húmedo como en el periodo seco, estas especies han desarrollado una serie de mecanismos que les permiten sobrevivir en condiciones de sequía. Los mecanismos que presentan los podemos dividir principalmente en dos tipos, 1) aquellos que mantienen altos potenciales de agua y 2) aquellos que mantienen bajos potenciales de agua (Turner, 1979), a los primeros se les conoce como mecanismos de evasión y a los segundos como de tolerancia.

3.1.2.1. Evasión a la sequía.

Las plantas evasoras presentan dos mecanismos: el primero se refiere a la conservación del agua en la planta y el segundo se refiere a una eficiente absorción de agua por las raíces. Con esto, las plantas evasoras mantienen un elevado potencial de agua aún cuando se encuentren en condiciones de sequía.

a) Conservación de agua.

Las plantas conservan el agua utilizando diferentes mecanismos, que permiten reducir la liberación de vapor de agua, esto se consigue a través de aumentar la resistencia estomática y cuticular, así como disminuyendo la absorción de radiación y reduciendo el área foliar (Levitt, 1972; Hale y Orcutt, 1987; Jones, 1992). Por ejemplo, algunas especies aumentan su resistencia estomática una vez que experimentan cierto déficit de humedad. Así mismo, el estrés hídrico causa engrosamiento de la cutícula en ciertas especies, lo cual aumenta la resistencia cuticular.

La reducción en la absorción de radiación se origina de varias maneras, una de ellas es el movimiento de las hojas (inclinación y enrollamiento de las hojas), el cual disminuye la superficie de exposición a la radiación, por ejemplo, el enrollamiento de las hojas puede reducir la transpiración hasta en un 70% y la superficie de exposición a la radiación hasta en un 68% (Begg, 1980). El desarrollo de pubescencia también disminuye la absorción de radiación, ya que ésta aísla la superficie de la hoja. El desarrollo de compuestos o cualidades reflejantes (tonos claros) en la superficie de la hoja, también disminuyen la absorción de la radiación (Levitt, 1972; Hale y Orcutt, 1987).

La absorción de la radiación también puede ser disminuida por medio de la reducción del índice del área foliar y del área foliar, que se origina por una disminución en el número de hojas producidas, por la caída de éstas o por la reducción del tamaño de las hojas. (Levitt, 1972; Hale y Orcutt, 1987; Jones, 1992). Con relación a esto último, encontramos que muchas especies de diferentes áreas del planeta, utilizan como mecanismo de sobrevivencia la pérdida de sus hojas en la época seca, a estas especies se les conoce comúnmente como especies caducifolias.

Por otro lado, las plantas con metabolismo de ácido crasuláceo (CAM) muestran una gran eficiencia en la evasión a la sequía, ya que éstas abren sus estomas durante la noche mientras que en el día los mantienen cerrados. Así mismo, presentan una cutícula muy gruesa que reduce la pérdida de agua por transpiración cuticular.

b) Eficiencia en la absorción de agua.

En la naturaleza encontramos que diversas especies de plantas pueden sobrevivir de manera adecuada en sitios con poca humedad, sin que muestren mecanismos que les permitan evitar la pérdida de agua, estas especies muestran un sistema de absorción de agua altamente eficiente. Esta eficiencia se debe a las propiedades que presenta el sistema radicular, ya que las plantas pueden desarrollar raíces profundas que les permiten absorber mayor cantidad de agua en el suelo que las plantas que desarrollan raíces superficiales (Walter citado por Levitt, 1972; Street y Öpik, 1984; Fitter y Hay, 1987).

Las plantas que desarrollan sistemas radiculares altamente eficientes, son capaces de mantener altos contenidos de agua, ya que pueden extraer grandes cantidades de agua del suelo. Esto induce que mantengan sus estomas abiertos durante más tiempo a través del día, que las plantas que conservan el agua (Levitt, 1972).

Sin embargo, algunas de estas especies presentan dos comportamientos diferentes dependiendo de la disponibilidad de humedad, ya que cuando existe suficiente agua en el suelo éstas plantas liberan grandes cantidades de vapor de agua como si fueran especies mesófilas, pero cuando la disponibilidad de agua es deficiente estas plantas actúan como aquellas especies que evaden la sequía, ya que pueden desarrollar cutículas gruesas o cerrar sus estomas. De esta forma podemos mencionar de manera general, que lo anterior nos indica que en el reino vegetal es difícil establecer un límite entre especies conservadoras de agua y especies altamente eficientes en la absorción de agua, ya que las especies se comportan de una u otra forma dependiendo de las condiciones ambientales (Levitt, 1972).

3.1.2.2. Tolerancia a la sequía.

Las plantas también utilizan distintos mecanismos que les permiten tolerar la sequía, estos mecanismos son diferentes a los que se presentan en la evasión a la sequía. La tolerancia a la sequía consiste en mantener elevados potenciales de turgencia a pesar de presentar bajos potenciales hídricos. Esto se logra debido a que las células acumulan suficientes solutos, que les permiten producir potenciales osmóticos más bajos que los del medio circundante.

a) Mantenimiento de la turgencia.

La conservación de la turgencia se logra incrementando la concentración de solutos en la célula, lo cual disminuye el potencial osmótico, en respuesta al estrés de agua que experimentan las hojas, raíces y órganos reproductivos de las especies. A este proceso generalmente se le conoce como osmorregulación o ajuste osmótico (Levitt, 1972; Jones, 1992).

La turgencia de la célula se mantiene cuando la disminución del potencial osmótico es igual al decremento del potencial hídrico de su entorno. Este ajuste osmótico se realiza tanto por iones inorgánicos (principalmente K^+ y Cl^-) como por solutos orgánicos. El incremento en la concentración de solutos dentro de la célula es principalmente un proceso activo (utilización de energía metabólica), pero también es un proceso pasivo, ya que al disminuir el contenido de agua en la célula aumenta la concentración de solutos (Jones, 1992).

b) Otros mecanismos.

Cutler *et al.* (1977) mencionan que la turgencia de la célula puede mantenerse si las células disminuyen de tamaño, lo cual depende de la elasticidad de sus paredes celulares. Por otro lado, las especies tolerantes a la sequía presentan ciertos compuestos como azúcares, alcoholes (sorbitol y manitol), aminoácidos (especialmente prolina) y antioxidantes, que protegen a las células de los daños producidos por la sequía, por ejemplo, los compuestos mencionados protegen a las proteínas del daño generado por la escasez de agua (Levitt, 1972; Jones, 1992).

3.2. PROPIEDADES DEL AGUA.

El agua es el compuesto simple más abundante de la biosfera, siendo uno de los elementos más importantes para el desarrollo de la vida. En el caso particular de las plantas encontramos que interviene en diferentes procesos que son necesarios para la sobrevivencia de estos organismos como son: la fotosíntesis, la transpiración y el transporte de solutos.

Este compuesto adquiere tal importancia debido a que presenta propiedades físico-químicas singulares (Penman, 1972; Bidwell, 1993; Salisbury y Ross, 1994). Las propiedades del agua se deben principalmente a la formación de puentes de hidrógeno (enlaces de hidrógeno) entre sus moléculas, que originan que estas moléculas presenten determinada atracción química entre ellas.

Dentro de las propiedades particulares del agua que favorecen el desarrollo de la vida, encontramos que actúa como un excelente solvente, esta propiedad le permite ser un buen medio para múltiples reacciones bioquímicas que presentan los organismos en su metabolismo. Esta propiedad se debe a que el agua presenta una de las constantes dieléctricas más elevadas que se conocen en la naturaleza, siendo este parámetro una medida de la capacidad de neutralizar la atracción entre cargas eléctricas (Bidwell, 1993; Salisbury y Ross, 1994).

Otra característica es su elevado calor específico, esto le permite absorber o perder grandes cantidades de energía sin que se produzca un gran aumento o descenso de la temperatura. Esto explica porqué las plantas tienen alta estabilidad en su temperatura aún cuando ganen o pierdan energía calorífica (Penman, 1972).

Una propiedad más es su elevado calor latente de vaporización (es la cantidad de energía que se requiere para que el agua pase del estado líquido al gaseoso que son 590 cal g^{-1}), el cual es importante para las plantas, ya que las hojas se enfrían cuando pierden agua por medio de la transpiración (Penman, 1972; Salisbury y Ross, 1994).

Otra característica sobresaliente del agua es su elevada tensión (es la capacidad de resistir al estiramiento sin romperse), ésta se debe a la cohesión de sus moléculas, lo cual explica porque alcanza las copas de los árboles sin romperse la columna de agua en el xilema, aún cuando las copas de los árboles sean bastante elevadas (Salisbury y Ross, 1994).

3.3. CONTINUO SUELO-PLANTA-ATMOSFERA.

a) Suelo-raíz.

En las plantas terrestres la absorción de agua se realiza por medio de las raíces. La mayor parte del agua se absorbe por los pelos radiculares y en menor grado por otras partes de la raíz. La absorción del agua se realiza por efecto de un gradiente en la concentración de agua entre el contenido de agua que existe en el suelo y el que se encuentra en las células de la raíz (pelos radiculares). Mientras que la concentración de agua que exista en el citoplasma de las

células sea más reducida que la que existe en el suelo entonces se presentará un flujo de entrada hacia las células. Este mecanismo de absorción se realiza por osmosis, por lo que el agua se absorbe pasivamente, es decir, sin gasto de energía metabólica (Devlin, 1982; Davies, 1986).

Sin embargo, algunos investigadores piensan que existe absorción activa, utilizando energía metabólica para absorber el agua. Esta absorción puede ser de dos formas: 1) acumulando sales (solutos) dentro de las células o 2) a través de mecanismos no osmóticos (bombeo del agua por medio de un gasto de energía). Sin embargo, no se ha mostrado ninguna evidencia con respecto a este último proceso (Bidwell, 1993).

b) Raíz-xilema.

El movimiento del agua hacia las hojas se realiza en el xilema. En este existen diferentes tipos de células (traqueidas, fibras xilemáticas y parénquima xilemático) cuya morfología especial favorece el ascenso del agua. El modelo más aceptado en el transporte del agua es el de cohesión. Este modelo de manera general establece que la fuerza impulsora del agua es el gradiente en los potenciales hídricos desde el suelo hasta la atmósfera y a través de la planta. El agua se desplaza desde el suelo hacia la epidermis, corteza y endodermis de la raíz, hacia los tejidos vasculares del xilema, de donde sube hasta las hojas y, por último pasa por los estomas a la atmósfera por transpiración. La columna de agua desde la raíz hasta el dosel es continua, ya que el agua se encuentra bajo tensión, debido a la cohesión de las moléculas de agua (Bidwell, 1993; Devlin, 1982; Street y Öpik, 1984; Salisbury y Ross, 1994).

Este modelo fue formulado por Dixon y Joly que junto con otras investigaciones similares dieron origen a la teoría de la cohesión (Dixon en 1914 citado por Zimmermann y Brown, 1980) que fue ampliamente aceptada por muchos fisiólogos, pero hubo algunos investigadores que dudaron del modelo por dos razones, la primera de ellas es porque nunca se ha demostrado directamente la existencia de la presión negativa en los vasos. La segunda porque es difícil entender como el flujo de agua se mantiene en forma continua durante mucho tiempo sin sufrir cavitación (rompimiento de la columna de agua) o embolismo en la planta.

Sin embargo, diversas investigaciones aportaron evidencias en favor del modelo de cohesión, por ejemplo, Briggs en 1950 citado por Zimmermann *et al.*, (1994) realizó un experimento en donde demostró que la columna de agua se mantenía de forma continua hasta los -27 MPa, y cuando las presiones eran mayores a este valor se rompía la columna de agua (cavitación). Dicho valor es suficiente para mantener unida la columna de agua hasta por varias decenas de metros. Además, el uso de técnicas indirectas para medir el potencial hídrico de las plantas también mostró presiones muy bajas, lo cual, apoyaba lo descrito por Briggs. Sin embargo, en los últimos años con el uso de técnicas más modernas que miden directamente el potencial hídrico de las plantas (microcapilares) se ha encontrado que las presiones no son tan grandes como anteriormente se creía (Zimmermann *et al.*, 1994). Ante esta situación Zimmermann *et al.* (1994) mencionan que el ascenso del agua al dosel se lleva a cabo no tan sólo por el proceso de cohesión sino también por otros procesos.

Ante esta nueva visión, se establece que son tres los procesos que favorecen el ascenso de la savia. El primero de ellos es el de cohesión, y como se mencionó anteriormente la fuerza impulsora en este proceso es el gradiente en los potenciales hídricos desde el suelo hasta la atmósfera, a través de la planta. Siendo el potencial hídrico del aire el que proporciona la fuerza motora que da el movimiento de ascenso del agua, ya que el gradiente del potencial hídrico entre el suelo y la atmósfera es muy grande. Cuando el aire no está saturado tiene una gran capacidad para absorber vapor de agua, por ejemplo, al 100% de humedad relativa (HR) a cualquier temperatura, el potencial hídrico del aire es igual a cero; pero a 20 °C el potencial hídrico del aire con 98% de HR disminuye (se hace más negativo) hasta -2.72 MPa (lo suficiente para elevar una columna de agua hasta 277 metros); a 50% de HR, el potencial hídrico es igual a -93.5 MPa y a 10% de HR el potencial hídrico es igual a -311 MPa. Como el agua del suelo que se encuentra disponible para las plantas rara vez tiene un potencial hídrico menor a -1.5 MPa, no se necesita que el aire esté muy seco para que se establezca un pronunciado gradiente de potencial hídrico desde el suelo, a través de la planta hasta la atmósfera (Street y Öpik, 1984; Salisbury y Ross, 1994).

El segundo de estos procesos es el osmótico que establece que el transporte del agua se realiza por medio de las diferencias en las presiones osmóticas del xilema y por la osmosis en

las células vivas. Generalmente se asume que la presión osmótica de la savia del xilema es muy pequeña del orden de 0.05 MPa, sin embargo, se han encontrado valores de 0.5 MPa y en ciertos periodos de tiempo hasta de 1 MPa (Gollan *et al.*, 1992; Canny, 1993). Así mismo Braun citado por Zimmermann *et al.* (1994), menciona que las células del parenquima liberan ciertos compuestos de bajo peso molecular a los vasos. Estos compuestos ejercen cierta presión osmótica que es la responsable de la absorción de cierta cantidad de agua por las raíces. Además, en los últimos años se ha encontrado cierta evidencia en el sentido de que el xilema presenta ciertas barreras que disminuyen el transporte de solutos; esto provoca la formación de gradientes en la presión osmótica del xilema, lo cual favorece el transporte de agua (Canny, 1990).

Por otro lado, la osmosis de las células vivas también favorece el transporte del agua hacia el dosel, por ejemplo, si una planta pudiera crecer, desde la germinación hasta convertirse en un árbol grande, sin perder agua por transpiración, el agua aún podría entrar por ósmosis en las células en división y elongación de meristemos, tallos y células en expansión de las hojas y este movimiento hacia el interior de las células vivas podría empujar columnas de agua hacia arriba de la planta. Este último supuesto tiene una gran desventaja en la explicación del transporte de agua hacia el dosel ya que no incluye el flujo de agua que existe en el xilema (tejidos muertos), Ante esta situación este último supuesto contribuye muy poco a la explicación del ascenso de agua hacia el dosel (Salisbury y Ross, 1994).

El tercer proceso es la capilaridad, éste proceso durante mucho tiempo no ha sido considerado capaz de provocar el ascenso del agua a alturas relativamente elevadas, pero en los últimos años con el uso de nuevas técnicas se ha encontrado que las fuerzas de capilaridad pueden elevar las columnas de agua hasta cierta altura dependiendo del diámetro de los vasos, por ejemplo estudios físicos con capilares de diferentes diámetros revelan que los capilares pequeños (0.3 μm) mantienen la columna de agua hasta 100 m de alto, sin embargo los vasos del xilema muestran diámetros de 20 μm , en este diámetro las fuerzas capilares pueden ascender el agua hasta 6 m, pero el diámetro de los vasos (20 a 500 μm) y traqueadas (15 a 80 μm) no es uniforme, por lo que su contribución al ascenso del agua es variable (Zimmermann *et al.*, 1994).

De manera general, estos tres procesos son los responsables del ascenso del agua al dosel, aunque todavía no se genera un modelo general que integre a los tres procesos y establezca el aporte que cada uno tiene sobre el ascenso del agua. Esto probablemente se debe a que anteriormente sólo se consideraba al modelo de cohesión como el único proceso que podía explicar el ascenso de la savia.

c) Xilema-estomas.

Las plantas liberan vapor de agua a través de un proceso denominado transpiración. El agua primero es absorbida por las raíces y después es transportada a lo largo del xilema hasta las células de las hojas. En la epidermis de las hojas existe un gran número de poros denominados estomas. Los poros estomáticos representan el sitio de conexión entre el interior de la hoja (espacios intercelulares) y el ambiente externo. En estos poros principalmente se lleva a cabo la liberación de agua cuando están abiertos. Para aclarar este modelo debemos imaginarnos una corriente de agua continua que pasa a partir del suelo hacia las raíces, de ahí al xilema y hasta las células del mesófilo, para salir al exterior por los poros estomáticos (Bidwell, 1993; Devlin, 1982)

La liberación del agua también se realiza por la cutícula y por las lenticelas. La transpiración cuticular se denomina así porque implica la difusión directa de vapor de agua a través de la cutícula, una capa formada por cutina, que recubre la superficie de las hojas. Esta capa impide con gran eficacia la eliminación del agua, y sin ella, la retención de agua por la planta sería prácticamente imposible. En general, la capa de cutina es más gruesa en las hojas muy expuestas al sol y en las plantas de los hábitats secos en comparación con las hojas de sombra y las plantas de hábitats húmedos (Devlin, 1982).

La transpiración lenticular se lleva a cabo en las lenticelas, que son poros que se encuentran en los tallos de las plantas. Tanto la transpiración cuticular como la lenticelar son insignificantes en comparación con la transpiración estomática.

La cantidad de agua transpirada por las plantas es bastante grande. En algunas plantas herbáceas la velocidad de transpiración es tan elevada que el volumen de agua contenido en la

planta puede renovarse por completo en un sólo día bajo condiciones favorables (Meyer citado por Devlin, 1982). Por ejemplo, se ha estimado que una sola planta de maíz puede transpirar 245 litros de agua durante su crecimiento completo. De acuerdo, con este dato, una sola hectárea de maíz transpiraría el equivalente de 245 mm de agua durante su crecimiento (Devlin, 1982).

3.4. ECONOMIA DEL AGUA.

La evolución del aparato estomático en las plantas fue uno de los procesos más importantes que se realizaron para colonizar el ambiente terrestre, porque al desarrollarse los estomas las plantas acuáticas pudieron salir a un ambiente relativamente seco (terrestre). Los estomas los encontramos tanto en las angiospermas como en las gimnospermas (Esau, 1970), estando presentes aún en organismos considerados muy primitivos como son cicadáceas, helechos, colas de caballo, hepáticas y musgos (Devlin, 1982).

Los estomas juegan un papel muy importante en la economía del agua, ya que a través de ellos se lleva a cabo principalmente la liberación de vapor de agua, es decir, son el sitio donde se regula la liberación de vapor de agua. Cuando la disponibilidad de humedad en el suelo es adecuada y los factores ambientales que afectan a los estomas no son limitantes, encontramos que los estomas se mantienen abiertos, pero cuando la disponibilidad de humedad es limitada y los factores ambientales siguen siendo adecuados, encontramos que los estomas se cierran, evitando la liberación de vapor de agua y con ello la desecación de la planta. Por esto el comportamiento estomático juega un papel muy importante en las plantas ya que evita su marchitamiento y permite su sobrevivencia aún en ambientes secos (Jones, 1992).

Los estomas se presentan principalmente en las hojas, pero pueden encontrarse en tallos, frutos e inflorescencias (no mostrando ninguna función aparente en los últimos tres casos). Generalmente, se encuentran en el envés de las hojas, pero pueden presentarse tanto en el haz como en el envés dependiendo de la especie. Las hojas que presentan estomas tanto en el haz como en el envés se denominan como anfiestomatosas; y las que presentan estomas sólo en el envés se denominan como hipoestomatosas.

La frecuencia de los estomas varía ampliamente dependiendo de la especie, aún dentro de la misma especie existe una gran variabilidad, ya que cada ecotipo muestra diferencias (Jones, 1992). De acuerdo con la especie de que se trate ésta puede presentar desde unos cientos hasta varios miles de estomas por cm^2 (desde 300 hasta cerca de 60,000) (Devlin, 1982; Jones; 1992). Su tamaño también varía ampliamente dependiendo de la especie y aún en la misma especie. Además, tanto el tamaño de los estomas como su frecuencia son afectados por las condiciones ambientales donde se desarrolla la planta, así como por la posición de la hoja dentro del dosel.

a) Movimiento estomático.

La apertura y cierre de los estomas depende de la presión de turgencia de las células guardas y de las células epidérmicas adyacentes (denominadas células subsidiarias). Los cambios de turgencia son producidos por variaciones en el potencial hídrico en estas células debido a la entrada y salida de agua en ellas. En otras palabras, la entrada y salida de agua en las células guardas provoca que aumenten de volumen y se turjan (apertura estomática) o se tornen flácidas (cierre estomático). Para lograr el movimiento del agua debe existir un intercambio de este compuesto entre las células guardas y las células epidérmicas adyacentes (células subsidiarias). Un decremento en el potencial hídrico de las células guardas origina la formación de un gradiente de déficit de presión de difusión entre las células guardas y las células subsidiarias. Con ello el agua penetrará a las células guardas aumentando su turgencia (Devlin, 1982; Salisbury y Ross, 1994).

El movimiento del agua en las células se lleva a cabo tanto por mecanismos hidropasivos como por mecanismos hidroactivos. Los primeros son aquellos relacionados con el movimiento del agua como respuesta a un gradiente en el potencial hídrico y los hidroactivos son aquellos relacionados con el movimiento del agua como respuesta a que las células utilizan energía de su propio metabolismo para obtener el agua, a través del aumento de solutos en el interior de las células.

El movimiento del agua hacia el interior de las células guardas se debe a que estas células tienen un potencial osmótico más negativo, ya que presentan mayor concentración de ciertos solutos. Los solutos que se acumulan principalmente en estas células son iones potasio (K^+), los cuales provienen de las células vecinas. En el haba (*Vicia faba*) por ejemplo, el contenido de potasio aumenta de 0.3 a 2.4 pmol en cada célula guarda para que el estoma se abra (MacRobbie, 1987). Actualmente se acepta que el aumento en la concentración de K^+ en las células guardas se debe al bombeo de éste por medio de la energía que proporciona el ATP de las células. Además, otros iones participan en la apertura de los estomas como es el caso de los iones de cloro (Cl). Por otro lado, el cierre de los estomas se debe generalmente a un proceso activo, el cual, no se debe específicamente a la salida de un ión en particular (Jones, 1992; Salisbury y Ross, 1994).

b) Mecanismos que afectan los cambios de turgencia de las células guardas.

Con relación al potasio, MacAllum desde 1905 citado por Mansfield (1986) demostró que con una simple prueba histoquímica se puede conocer el contenido de potasio en las células guardas. Este investigador encontró que cuando los estomas están abiertos, los niveles de K^+ son altos y cuando están cerrados los niveles de K^+ son bajos. Posteriores estudios han corroborado que conforme el estoma se abre la concentración de iones K^+ se incrementa en las vacuolas de las células guardas, pero durante esta absorción se produce la pérdida de iones H^+ para mantener el equilibrio químico (Raschke y Humble, 1973). Por otro lado, Lloyd citado por Mansfield (1986) encontró que el contenido de almidón en los cloroplastos de las células guardas, está inversamente relacionado con la apertura estomática, es decir, el contenido de almidón disminuye conforme el estoma se abre (en el día) y aumenta conforme el estoma se cierra (en la noche). El sugiere que la apertura estomática sucede cuando la luz estimula una enzima, la cual hidroliza el almidón en azúcar, originando la disminución del potencial osmótico. Sin embargo, esto último no parece suceder en todas las especies ya que Schnabl y Ziegler (1977) encontraron que esto no se presenta en la cebolla (*Allium cepa*).

3.5. FACTORES AMBIENTALES Y FISIOLÓGICOS QUE AFECTAN EL MOVIMIENTO ESTOMÁTICO.

La apertura y cierre de los estomas depende tanto de condiciones ambientales (luz, temperatura, humedad del aire, concentración de bióxido de carbono y disponibilidad de agua en el suelo), como de condiciones fisiológicas de la planta (control hormonal, estatus hídrico de la hoja y senescencia de las hojas) (Jarvis citado por Collatz, 1991; Turner, 1991; Jones, 1992; Salisbury y Ross, 1994).

3.5.1. Factores ambientales que afectan el comportamiento estomático.

a) Radiación fotosintéticamente activa.

De manera general los estomas responden exponencialmente o hiperbólicamente a las variaciones de radiación fotosintéticamente activa, siendo este comportamiento reportado por numerosos estudios (Jarvis, 1980; Whitehead *et al.*, 1981; Aphalo y Sánchez, 1986; Grantz y Zeiger, 1986; Turner, 1991; entre otros). La apertura máxima generalmente se alcanza con irradiaciones de cerca de 200 Wm^{-2} (flujo energético) ó $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (densidad de flujo fotosintético). Sin embargo, estos valores pueden variar dependiendo de la especie y de la posición de la hoja en el dosel. Por ejemplo, las hojas que están sombreadas presentan estomas que responden sensiblemente a bajos niveles de luz con respecto a los estomas que se encuentran en hojas expuestas a pleno sol (Jones, 1992).

La respuesta de los estomas a la luz se debe a dos mecanismos, el primero está relacionado a la presencia de un fotoreceptor en el aparato estomático, que le permiten responder ante la presencia de luz; y el segundo se relaciona de una manera indirecta, ya que la fotosíntesis disminuye la concentración de CO_2 intercelular, lo cual, origina que el estoma se abra para absorber CO_2 (Raschke, 1975; Mansfield, 1986; Jones, 1992).

Con relación al efecto de las distintas longitudes de onda (en el rango de 400 a 700 μm) sobre la apertura estomática, las investigaciones indican que los estomas son particularmente

sensibles a la luz azul (Aphalo y Sánchez, 1986; Mansfield, 1986). Esta respuesta probablemente involucra un flavonoide fotoreceptor. La respuesta de los estomas a la luz roja es menos sensible que a la luz azul (Aphalo y Sánchez, 1986; Mansfield, 1986), mientras que la respuesta a la luz verde es mínima (Salisbury y Ross, 1994). Con relación a las longitudes de onda del infrarrojo y del ultravioleta, se ha encontrado que no tienen ningún efecto sobre los estomas (Zelitch citado por Devlin, 1982).

b) Temperatura del aire.

Los primeros estudios relacionados con el efecto de la temperatura sobre la respuesta de los estomas mostraron resultados contradictorios; mientras que algunos indicaban que la temperatura favorecía la apertura estomática, otros mostraron lo contrario. Esta discrepancia a veces se debía a que en algunos de estos estudios no se controló la humedad del aire y esto generaba un efecto sobre los estomas, confundiendo el efecto de la temperatura con el de la humedad. Investigaciones posteriores han demostrado que existe un rango de temperaturas que favorecen la apertura estomática. Además, se encontró que tanto las temperaturas bajas (0°C) como las elevadas (45 °C) originan el cierre de los estomas (Jarvis, 1980; Devlin, 1982; Whitehead *et al.*, 1981; Fanjul y Barradas, 1985; Jones, 1992).

c) Humedad del aire.

Al principio de la década de los setentas se mencionaba que los estomas eran insensibles a la humedad del aire, pero estudios posteriores demostraron que los estomas se cierran conforme aumenta la diferencia de presión de vapor hoja-aire (Jarvis, 1980; Whitehead *et al.*, 1981; Fanjul y Barradas, 1985; Grantz y Zeiger, 1986; Grantz y Meinzer, 1990; Jones, 1992).

d) Dióxido de carbono.

Los estomas son sensibles a la concentración de dióxido de carbono que existe en los espacios intercelulares (Raschke, 1975). En general, los estomas se abren cuando la

concentración de CO₂ intercelular disminuye, esta respuesta se presenta tanto en presencia de luz como en la oscuridad. Al parecer debe existir una concentración constante de CO₂ en los espacios intercelulares. Esta concentración para especies C₃ es de 130 vpm y para especies C₄ es de 230 vpm (Mott, 1988; Wong citado por Jones, 1992).

En los últimos años se han realizado estudios relacionados con el efecto del incremento de la concentración atmosférica de CO₂ sobre la respuesta y densidad de los estomas. Estos estudios en general mencionan que el incremento de la concentración de CO₂ en el ambiente provoca la reducción de la densidad estomática (Woodward y Bazzaz, 1988; Woodward y Kelly, 1995). Así mismo, la conductividad estomática (g) disminuye al aumentar la concentración de CO₂ (Pearson *et al.*, 1995).

3.5.2. Factores fisiológicos.

a) Estatus hídrico.

Los estomas son sensibles al contenido de agua de la hoja, cerrándose cuando el potencial hídrico de la hoja disminuye (Jarvis, 1980; Ludlow, 1980; Jones, 1992; Pitman, 1996). Existe un valor crítico que provoca el cierre de los estomas, este valor varía dependiendo de la especie, variedad o condiciones de crecimiento (Jarvis, 1980; Ludlow, 1980) y puede ser modificado si a la planta se le produce un previo estrés. Esta respuesta es de gran valor ya que protege a la planta durante la sequía. Sin embargo, durante los últimos años se menciona que el contenido de agua en el suelo en algunas ocasiones tiene un mayor efecto en la conductividad estomática que el contenido de agua de la hoja (Davies *et al.*, 1990; Jones, 1992). De manera general, se ha encontrado que el estatus de agua juega un papel muy importante en el comportamiento estomático (Boyer, 1989).

b) Control hormonal.

A partir de la década de los setentas se encontró que existía cierto control hormonal sobre los estomas. La hormona que los afecta es el ácido absísico (ABA). Esta hormona actúa como

regulador del crecimiento pero también provoca el cierre de los estomas (Mansfield, 1986; Davies *et al.*, 1990; Jones, 1992). Cuando las plantas son sometidas a un estrés hídrico se produce tanto el cierre de los estomas como un aumento de la concentración de ABA en las células guardas, lo cual, sugiere que el cierre de los estomas es mediado por el ABA (Davies *et al.*, 1990). Otra evidencia que sustenta lo mencionado anteriormente es que se ha observado que cuando se dejan secar las hojas de manera lenta entonces se incrementa la cantidad de ABA antes de que se cierren los estomas.

En los inicios se pensaba que el ABA era sintetizado por los cloroplastos (Milborrow citado por Mansfield, 1986), pero estudios posteriores (Hartung *et al.*, 1981) mostraron que el ABA se sintetizaba en el citoplasma y de ahí viajaba a los cloroplastos. En los últimos años existe suficiente información que sustenta que las raíces también producen cierta cantidad de ABA que es transportado por el xilema a las hojas (Schulze, 1986; Davis *et al.*, 1990; Tardieu *et al.*, 1991). Así mismo, Zhang y Davies (1990) encontraron una estrecha correlación entre la desecación del suelo, el descenso de la conductividad estomática y la presencia de ABA en la savia del xilema. Otro resultado de estos autores consiste en que el ABA que se encontraba en la hoja no presentó una relación muy estrecha con la conductividad estomática.

c) Edad de la hoja.

Jones (1992) menciona que la conductividad estomática de la hoja varía de acuerdo con la edad. Las hojas jóvenes y senescentes muestran menor conductividad estomática que las hojas maduras. Este autor encontró que en las hojas del frijol (*Phaseolus vulgaris*) la conductividad estomática aumentó conforme transcurrieron los días después de la emergencia de las hojas hasta alcanzar un máximo, que fué en el décimo día, posteriormente la conductividad estomática disminuyó hasta llegar a cero (aproximadamente a los 40 días después de la emergencia de las hojas).

3.5.3. Otros factores.

Además de los factores ambientales mencionados existen otros que afectan la apertura y cierre de los estomas, como es el caso de ciertos gases contaminantes como el ozono, dióxido de azufre y óxidos de nitrógeno (Mansfield citado por Jones, 1992). El ozono afecta a los estomas de dos formas: la primera de ellas es cuando el ozono entra en contacto con la cutícula y produce la muerte de las células epidérmicas, originando la destrucción de los estomas, y la segunda ésta relacionada con el efecto que produce éste compuesto al entrar en contacto con las células guardas, ya que disminuye su turgencia como producto de la pérdida de iones potasio. Esta disminución en el turgor de las células provoca el cierre de los estomas (Mansfield, 1973).

Los óxidos de nitrógeno son otros contaminantes que también afectan a los estomas. Estos alteran la forma de las células guardas hasta provocar su colapso y con ello el cierre de los estomas (Treshow y Anderson, 1989).

Por otro lado, el dióxido de azufre provoca que los estomas se mantengan abiertos durante más tiempo del normal, lo cual favorece una mayor liberación de vapor de agua y con ello se origina la desecación de la planta. El mecanismo que provoca que los estomas se mantengan abiertos se debe a que el dióxido de azufre modifica el pH y aumenta la concentración de sulfatos y bisulfatos, los cuales interrumpen el flujo de los iones potasio, calcio y cloro entre las células guardas. Pero este compuesto puede presentar otro efecto diferente al anterior, ya que cuando se presenta en concentraciones elevadas (mayores de 2 ppm) origina el cierre de los estomas (Treshow y Anderson, 1989).

4. MATERIALES Y METODOS.

4.1. Descripción del área de estudio.

a) Sitio de estudio.

La Reserva del Pedregal de San Angel se localiza en la Ciudad Universitaria al sur de la Ciudad de México (Fig. 1) a una altitud de 2250 msnm. La extensión de la Reserva es de 146.9 hectáreas, la cual está dividida en cinco zonas, que están delimitadas principalmente por el circuito escolar universitario, los edificios de la Universidad y por la avenida de los Insurgentes (Alvarez *et al.*, 1994; Rojo, 1994). Las delegaciones circunvecinas que colindan con Ciudad Universitaria son: al norte con Alvaro Obregón, al noreste con Coyoacán, al noroeste con Contreras y al sureste con Tlalpan. Geográficamente se localiza en las coordenadas 19° 19' N y 99° 11' W (Detenal, 1978). La topografía del terreno es muy accidentada, producto del enfriamiento de la lava que fué arrojada por el volcán Xitle y conos adyacentes hace aproximadamente 2500 años (Enciso de la Vega, 1994).

b) Clima.

El clima en esta área según el sistema de clasificación de Köppen modificado por García es templado con régimen de lluvias en verano Cb(w₁)(w). La temperatura media anual es de 15.1 °C, los meses más cálidos son abril y mayo con temperaturas máximas promedio de 29.5 y 29.3 °C, respectivamente. La temperatura mínima promedio en los meses de diciembre, enero y febrero fueron de -0.3, -1.1 y -0.4 °C respectivamente, siendo los meses más fríos (Sánchez, 1994). La precipitación media anual es de 803 mm. El 93% de la precipitación anual se presenta en el periodo de mayo a octubre y el 7% restante se presenta en los meses de noviembre a abril (Sánchez, *op. cit.*).

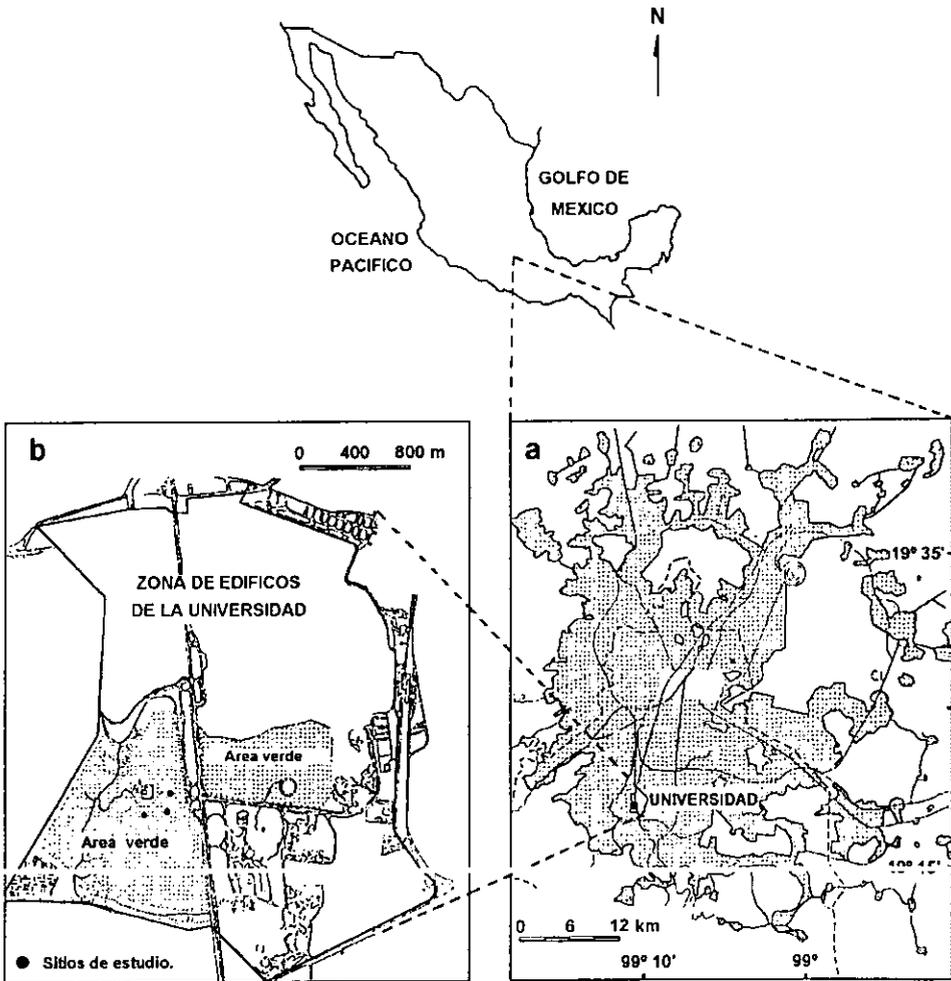


Figura 1. Localización del área de estudio. Reserva del Pedregal de San Angel. México, D. F. Ubicación de la Universidad (a) y los sitios de estudio (b).

c) Geología.

Las lavas de la Reserva del Pedregal de San Angel fueron arrojadas por el volcán Xitle y conos adyacentes hace aproximadamente 2500 años (Enciso de la Vega, 1994). Petrográficamente las lavas de la Reserva pueden clasificarse como basalto de olivino con microcristales, siendo la lava de color gris oscuro. El manto en su superficie superior e inferior presenta un gran número de pequeñas oquedades que son el resultado del desprendimiento de los gases durante el enfriamiento de éstas. El espesor de las lavas de manera general varía entre 50 cm y un poco más de 10 m, aunque es difícil apreciarlo en muchos lugares (Enciso de la Vega, 1994). Cerca de los claros y en algunos bordes es delgado el espesor, pero en otros sitios es mucho más grueso. La superficie de la lava en la mayor parte de los casos está fuertemente rugosa debido probablemente a la fluidez que presentó durante su viaje.

d) Suelos.

La cantidad de suelo que se ha desarrollado en este sitio es escasa, el cual es de origen principalmente eólico y orgánico, pero otras fuentes de menor importancia son los productos de descomposición de la misma lava y acarreo de origen aluvial o humanos, su espesor generalmente es de unos cuantos centímetros. Pero las distintas partes de la Reserva muestran diferencias. El suelo se acumula fundamentalmente en toda clase de grietas, fisuras y depresiones. Los suelos sobre la lava son arenoso-limosos, moderadamente ácidos, poseen altas concentraciones de potasio y calcio, y bajo contenido de nitrógeno y fósforo aprovechable (Rzedowski, 1994).

e) Vegetación.

La vegetación característica que se desarrolla en el sitio de estudio es un matorral xerófilo denominado por Rzedowski (1994) como asociación de *Senecio praecox*, en referencia a la

especie dominante del lugar (*Senecio praecox*). Esta comunidad se caracteriza por presentar una gran riqueza florística, y esta constituida por un matorral abierto de estructura muy heterogénea. Los estratos presentes en esta zona son: arbustivo, herbáceo y rasante, no habiendo estrato arbóreo verdadero. El espectro biológico de la comunidad se caracteriza por la escasez acentuada de formas elevadas resistentes y por la abundancia de elementos herbáceos según Rzedowski (1994), pero actualmente existen muchos árboles de *Buddleia cordata* HBK, *Schinus molle* L. y *Eucalyptus resinifera* Smith (observación personal).

4.2. Material Vegetal.

Senecio praecox L. (Compositae). Se le conoce comúnmente como “palo loco” o “palo bofo”. Es un arbusto de 1 a 4 m de alto, caducifolio, que pierde sus hojas en la temporada seca; comúnmente presenta varios tallos, los cuales son erectos y suculentos, quebradizos, huecos y tabicados; presenta corteza de color gris claro y hojas en fascículos y aglomeradas en el extremo de las ramas, peciolas hasta de 17.5 cm de largo. Sus hojas son usualmente ovadas de 2 a 18 cm de largo, de 2 a 10 cm de ancho; su floración la presenta al final de la temporada de sequía y sus flores son amarillas. Se desarrolla a una altitud de 2250 a 2850 msnm, preferentemente sobrevive en matorrales xerófilos de lugares rocosos basálticos. En la república mexicana se distribuye en el Valle de México, Zacatecas, San Luis Potosí, Jalisco, Puebla y Oaxaca (Rzedowski y Rzedowski, 1985).

Buddleia cordata HBK (Loganiaceae). Se le conoce comúnmente como “Tepozán”. Es un árbol dioico de 1 a 20 m de alto. Presenta hojas con peciolas de 1 a 7 cm de largo, el limbo de las hojas es lanceolado, oblongo, ovado o elíptico, de 5.5 a 24 cm de largo por 1.5 a 10.5 cm de ancho, con ápice agudo y la venación muy prominente en el envés; el envés de las hojas presenta pubescencia. La inflorescencia esta formada por grandes panículas terminales de 14 a 25 cm de largo, las flores son blancas o amarillentas, campanuladas con numerosas semillas aladas, de 1 a 5 mm de largo, por 0.2 a 0.4 mm de ancho. Se encuentra ampliamente en el Valle de México a una altitud de 2250 a 3000 msnm. Está presente en matorrales, pastizales y bosques, pero preferentemente en la vegetación secundaria y en lugares

intensamente perturbados incluyendo zonas urbanas. Además del Valle de México se distribuye de Chihuahua a Tamaulipas y Guatemala (Rzedowski y Rzedowski, 1985).

Dodonaea viscosa L. Jacq. (Sapindaceae). Arbusto de 1 a 3 m de alto, perennifolio; hojas sésiles o cortantemente pecioladas, láminas simples, linear oblanceoladas u oblongo lanceoladas, de 5 a 12 cm de largo. Con flores unisexuales amarillentas. Fruto capsular membranoso o coriáceo, alado. Se desarrolla a una altitud de 2300 a 2600 msnm. Se asocia a las comunidades secundarias, etapas sucesionales de bosques perturbados y tipos de vegetación mesófila, bordes de arroyos, barrancas y taludes, claros de bosque, lugares expuestos, pastizales deteriorados, terrenos erosionados y matorrales. Se encuentra en Hidalgo, Estado de México y en otras zonas tropicales y subtropicales del globo (Rzedowski y Rzedowski, 1985).

4.3. Mediciones.

En el área de estudio se escogieron tres sitios que presentaran las tres especies con las cuales se trabajó en esta investigación (Fig. 1). Las mediciones se realizaron tanto en el periodo seco como en el húmedo del año de 1996. Para determinar si las especies mostraban estomas en ambos lados de la hoja (haz y envés), se realizaron impresiones de la epidermis de la hoja, que posteriormente fueron observadas en el microscopio.

Para obtener las impresiones de la epidermis de las hojas, se utilizó barniz de uñas, el cual se aplicaba en la superficie de las hojas y se dejaba secar, posteriormente con cuidado se retiraba la película resultante de la superficie de la hoja. En el caso de *B. cordata* como presenta pubescencia fue necesario primero secar las hojas y posteriormente con una cinta adhesiva se retiró la pubescencia y después se aplicó el barniz, obteniendo la impresión de la hoja sólo en el haz. Estas impresiones posteriormente fueron observadas en un microscopio óptico (modelo BH2, Olympus) . Esta técnica ha sido utilizada por diferentes autores (Fanjul y Barradas, 1985; Jones, 1992).

Las observaciones en el microscopio mostraron que *B. cordata* y *S. praecox* son especies hipoestomatosas (solo presentan estomas en el envés de las hojas) mientras que *D. viscosa* es

anfiestomatosas (presentan estomas en ambos lados de la hoja).

S. praecox es una especie caducifolia que presenta hojas nuevas muy pequeñas en la época seca después de la floración que posteriormente deja caer. Estas hojas también fueron medidas durante este estudio.

La conductividad estomática (g) se midió en los tres sitios sobre dos individuos por especie. Las mediciones se realizaron en la superficie abaxial de las hojas ya que *B. cordata* y *S. praecox* son especies hipoestomatosas, mientras que *D. viscosa* aunque es una especie anfiestomatosas la conductividad estomática del haz es menor del 10% de la conductividad estomática del envés por lo que no fue considerada. Se consideraron cinco hojas maduras por individuo, las cuales fueron elegidas al azar. La forma de elegir las fue de la siguiente manera: como la cantidad de hojas que presentan los individuos en muchas ocasiones es muy numerosa, es difícil contarlas para asignarles una clave y posteriormente elegir las al azar, para solucionar esto se decidió realizar el conteo del número de ramas que presentaban los individuos, para asignarles una clave y posteriormente con una tabla de números al azar se eligieron las ramas en donde se realizaron las mediciones. El conteo de ramas se realizó de abajo (superficie del suelo) hacia arriba (dosel), en cada individuo. Posteriormente una vez que se eligieron las ramas, en cada rama elegida se escogió una hoja madura que tuviera aspecto sano para realizar la medición.

Los individuos que se consideraron en las mediciones presentaban una altura aproximada de 1.5 a 2.5 m, lo cual permitió su fácil manejo en las mediciones. La distancia entre individuos no fue mayor de 10 m, con condiciones microclimáticas similares.

Las mediciones se efectuaron durante dos días consecutivos, cada quince días, éstas se realizaron en el transcurso del día, cada hora desde las 07:00 hasta las 18:00 hora local (hl), con un porómetro de difusión de estado-estable (LI-1600, LI-COR Ltd, Lincoln, Nebraska, EUA). En la época húmeda las mediciones se iniciaron en promedio a partir de las 10:00 hl, ya que las hojas durante esta época presentaban rocío y se esperaba a que no tuvieran rocío. La presencia de rocío en las hojas sobrestima la conductividad estomática, por lo que no se deben medir bajo esta condición (manual del porómetro de estado-estable, LI-1600).

El potencial hídrico de las hojas (Ψ_l) se midió con una cámara de presión (PMS, Corvallis, Oregon, EUA), de acuerdo, con la metodología descrita por Turner (1981). Como el agua que esta dentro de la planta está en tensión, al cortar una hoja (desde su peciolo) se rompe la tensión y la hoja succiona un poco de aire. Para conocer la tensión a la que se encontraba y con ello el potencial de agua, se introduce la hoja dentro de una cámara de presión, a la cual se le aplica lentamente la presión de un gas (nitrógeno), lo que provoca que regrese la savia por los vasos hacia donde se realizó el corte de la hoja (peciolo) hasta el exterior de éste. Una vez que sale la primera gota de agua por el xilema se considera que ese es el potencial de agua de la hoja. Estas mediciones del Ψ_l se efectuaron al mismo tiempo en que se realizaron las mediciones con el porómetro, en dos hojas.

La radiación fotosintéticamente activa (RFA) fue medida con un sensor cuántico (LI-190SB LI-COR, Ltd., Lincoln, Nebraska, EUA), el cual está unido al porómetro. La temperatura del aire (T_a) y de la hoja (T_h) fueron medidas con termopares, los cuales se encuentran montados en el porómetro. La humedad relativa (HR) fue medida con un sensor de humedad (Vaisala, Helsinki, Finlandia), el cual se encuentra en el porómetro.

Para conocer el efecto de la humedad del aire sobre la conductividad estomática se utilizó como variable a la diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV). DPV se cálculo a partir de la siguiente expresión (e. g. Fanjul y Barradas, 1985; Jones, 1992):

$$DPV = e_{sh} - e_a \quad (1)$$

donde e_{sh} es la presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja y e_a es la presión de vapor del aire y de donde e_{sh} se obtiene a partir de la siguiente ecuación (e. g. Torres, 1983; Barradas, 1994):

$$e_{sh} = (6.11)10^{(7.3 T_H / 273.3 + T_H)} \quad (2)$$

donde T_H es la temperatura de la hoja. Mientras que e_a se obtiene a partir de la siguiente expresión (e. g. Barradas, 1994).

$$e_a = e_{sa} HR / 100 \quad (3)$$

donde e_{sa} se obtiene a partir de la ecuación (2), pero considerando la temperatura del aire y no la de la hoja.

4.4. Análisis de datos.

El análisis de los datos se realizó en diferentes etapas:

La primera etapa consistió en conocer las condiciones microclimáticas que se presentaron en los individuos de las tres especies estudiadas. Para esto se utilizaron dos técnicas: 1) un análisis gráfico con el cual se observaron las tendencias diurnas de cada variable microclimática (RFA, T_a y DPV) y 2) un análisis de varianza, para conocer si las variables microclimáticas fueron diferentes entre especies y épocas (seca y húmeda).

Como Ψ_l es una variable fisiológica que presenta un gran efecto sobre g , se realizó un análisis general de éste. Tal análisis fue similar al que se realizó sobre las condiciones microclimáticas.

Así mismo, se realizó un análisis general del comportamiento diurno de la conductividad estomática, a través de un análisis gráfico.

La segunda etapa del análisis consistió en conocer si existían diferencias significativas entre la conductividad estomática de las épocas (seca y húmeda) y las especies. Para esto se realizaron diversos análisis de varianza entre épocas y especies.

La tercera etapa consistió en conocer el efecto que presenta cada variable estudiada (RFA, T_a , DPV y Ψ_l) sobre la conductividad estomática. Esto se realizó utilizando dos técnicas:

La primera técnica que se utilizó fue un Análisis por Función Envolvente. En esta técnica se utilizaron diferentes funciones matemáticas para encontrar el mejor ajuste de los datos. El primer paso consistió en discriminar todos aquellos datos que son afectados por alguna otra variable distinta a la que se desea realizar el ajuste. La discriminación de los datos se realizó eligiendo los puntos que darían la probable función envolvente y ajustando estos datos por medio de la técnica de mínimos cuadrados. Esta técnica tiene dos supuestos: 1) que la función envolvente representa la respuesta óptima de g a la variable seleccionada (e.g. **RFA**), y 2) que los puntos que caen por debajo de la función seleccionada son el resultado de un cambio de las otras variables (e.g. T_a , DPV y Ψ_i) (Jarvis, 1976; Fanjul y Barradas, 1985; Jones, 1992). Aunque algunas veces este método es difícil de cuantificar estadísticamente porque los datos que se escogen para definir la función envolvente tienen cierto error, su principal ventaja es la de generar información de la respuesta estomática a cada uno de los factores microambientales.

Existen algunas funciones muy útiles para el ajuste de los datos, que han sido utilizadas o recomendadas por algunos investigadores (Neilson y Jarvis, 1975; Fanjul y Barradas, 1985; Jones, 1992). La función que se utilizó para realizar el ajuste de los datos de la radiación fotosintéticamente activa con g fue la propuesta por Warrit *et al.*, (1980) y utilizada por Fanjul y Barradas (1985) y Jones (1992), esta expresión es la siguiente:

$$g = A \text{ RFA} / (B + \text{RFA}) \quad (4)$$

donde g es la conductividad estomática, **RFA** es la radiación fotosintéticamente activa, A representa el valor asintótico de g o la conductividad estomática máxima (g_{\max}) que se puede presentar y B indica la sensibilidad de g a los cambios en **RFA**.

Para conocer el efecto de la temperatura del aire sobre g se utilizó como función matemática un polinomio de segundo grado, con el cual se realizó el ajuste de los datos, de acuerdo con Neilson y Jarvis (1975), Jarvis (1976), Fanjul y Barradas (1985), el polinomio utilizado fue el siguiente:

$$g = a + bTa + cTa^2 \quad (5)$$

donde **a**, **b** y **c** son constantes y **Ta** es la temperatura del aire. El rango térmico y las temperaturas extremas (**Ta_{min}** y **Ta_{max}**) de operación estomática se calcularon a partir de la resolución de una ecuación de segundo grado usando la siguiente fórmula: **Ta_{min}**, **Ta_{max}** = $(-b \pm (b^2 - 4ac)^{1/2})/2c$, donde **a**, **b** y **c** son las constantes encontradas en la ecuación 5. Para determinar la temperatura óptima y **g_{max}** fue necesario calcular la primera y segunda derivada de la ecuación 5. La primera derivada de esta ecuación es $g(Ta)' = b + 2cTa \Rightarrow Ta \text{ óptima} = -(b/2c)$ y la segunda derivada es $g(Ta)'' = 2c$ de donde si $c < 0$ el punto encontrado será un máximo, si $c > 0$ el punto será un mínimo, y si $c = 0$ entonces se trata de un punto de inflexión. En este análisis **c** fue menor que cero, lo que implica que se trata de un punto máximo.

Para encontrar el efecto de **DPV** y del Ψ_l en **g** se utilizó la siguiente función la cual representa una recta y fue propuesta por Jarvis (1980) y utilizada por Fanjul y Barradas (1985).

$$g = a + bDPV \text{ ó } (\Psi_l) \quad (6)$$

donde **a** es la ordenada al origen, que sugiere un valor extremo en el cual se alcanza la **g_{max}** y **b** es la pendiente o la sensibilidad que presenta **g** a los cambios de **DPV** o del Ψ_l .

La segunda técnica que se utilizó para analizar los datos, consistió en realizar un análisis de regresión múltiple. Esta es una de las aproximaciones más usadas en el análisis del efecto de diferentes factores en la conductividad estomática y puede proporcionar resúmenes muy útiles de una gran cantidad de datos Jones (1992).

El modelo de regresión múltiple es el siguiente:

$$g = a + b \text{ RFA} + c \text{ DPV} + d \text{ Ta} + e \Psi_i + \dots$$

donde a, b, c, d y e son los coeficientes de regresión.

5. RESULTADOS Y DISCUSION.

5.1. Análisis microclimático.

Las condiciones microclimáticas que se presentaron en los individuos de *B. cordata*, *D. viscosa* y *S. praecox* durante la época seca fueron muy similares (Fig. 2), no encontrándose diferencias significativas entre los sitios de crecimiento de las tres especies (Apéndice 1A, 2A y 3A). Esta misma situación se presentó durante la época húmeda (Fig. 2, Apéndice 4A, 5A y 6A), lo cual, nos indica que los individuos de las tres especies, tuvieron condiciones microclimáticas muy semejantes, en cada época del año.

El comportamiento de los elementos microclimáticos fue de la siguiente manera: en relación a **RFA** se encontró que se incrementa conforme transcurre el día hasta alcanzar un máximo y posteriormente disminuye. Durante la época seca la máxima **RFA** se presentó a las 11:00 h l mientras que en la época húmeda ésta se presentó a las 12:00 h l (Fig. 2). **Ta** y **DPV** mostraron la misma tendencia que **RFA**, ya que éstas se incrementaron conforme transcurre el día hasta alcanzar un máximo y posteriormente disminuyeron. Con relación a **Ta** y **DPV** encontramos que estos elementos alcanzaron su máximo hacia las 12:00 h l extendiéndose hasta las 16:00 h l en la época seca, mientras que en la época húmeda el máximo se presentó a las 14:00 h l y se extendió hasta las 16:00 h l (Fig. 2) encontrándose un retraso de dos horas entre las dos épocas (Fig. 2). El comportamiento de éstos dos elementos es muy similar y se debe posiblemente a que **DPV** es afectada en parte por **Ta**.

Por otro lado, cuando se realizó la comparación de las condiciones microclimáticas de la época seca con las de la época húmeda se encontró de manera general que existieron diferencias significativas entre las dos épocas (Apéndice 7A, 8A, 9A, 10A, 11A, 12A y 13A), debido a que durante la época húmeda la presencia de humedad (lluvia, rocío, nubes, etc.) modifica las condiciones microclimáticas.

En *B. cordata* **RFA** mostró diferencias significativas entre las dos épocas (Apéndice 9A), siendo la época seca la que presentó mayor intensidad de **RFA** ($\bar{X} = 836 \pm 36.92$), que la época húmeda ($\bar{X} = 652 \pm 39.38$) ($F = 11.51_{(1, 415)}$, $P = 0.0008$). Sin embargo, el rango de **RFA**

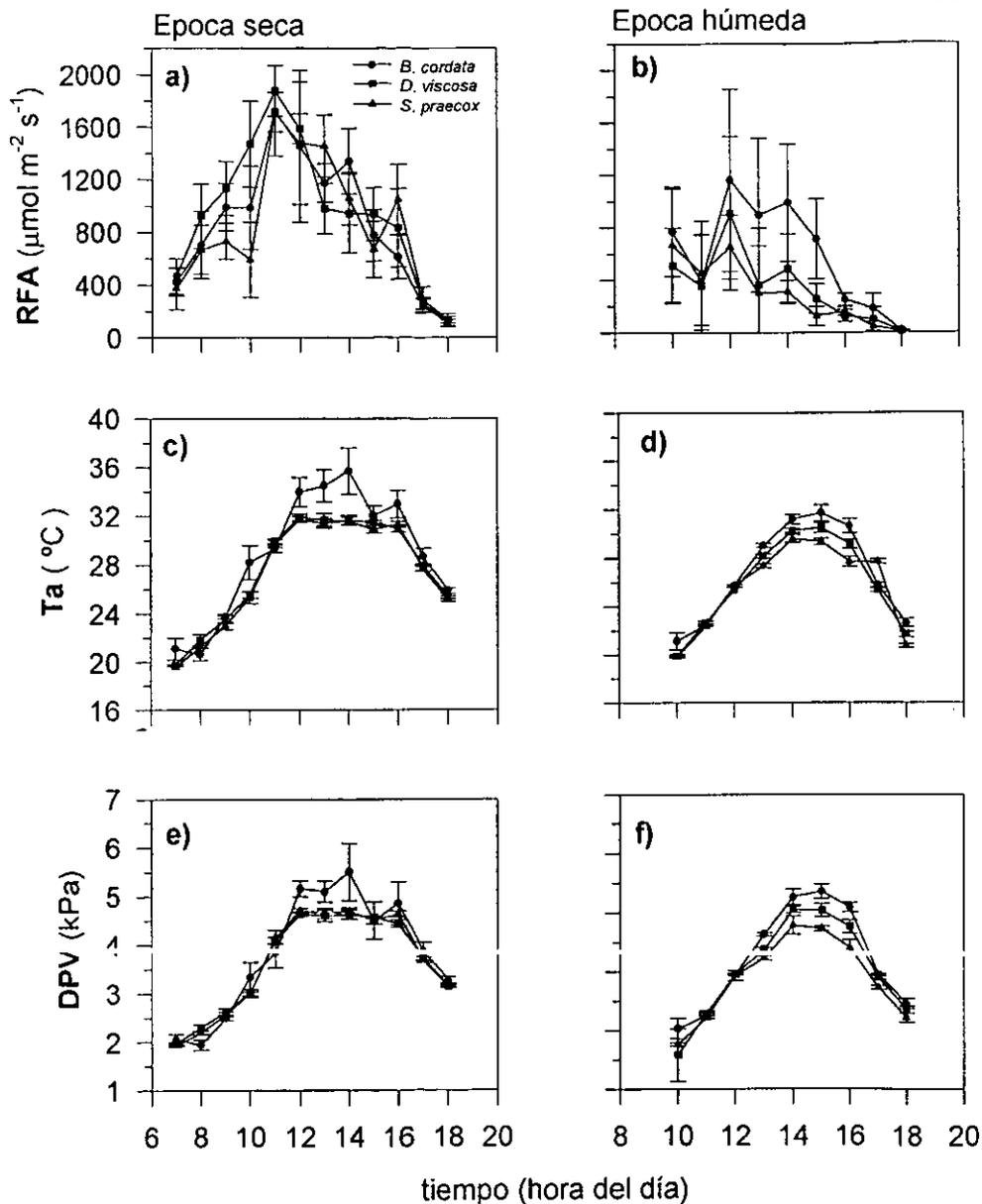


Figura 2. Condiciones microclimáticas de dos días en que se realizaron mediciones en los individuos de \bullet *B. cordata*, \blacksquare *D. viscosa* y \blacktriangle *S. praecox*. Para la época seca se consideró el día 5 de mayo (a, c y e), y para la época húmeda el día 15 de octubre (b, d y f). Los puntos representan la media de cinco hojas medidas y las barras representan la desviación estandar de la media.

entre las dos épocas fue similar $0 - 2030 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, lo que nos indica que la diferencia entre las dos épocas se debe a la presencia de nubes en ciertas horas del día, que impedían el paso de los rayos solares o a la posición de la hoja en el dosel. Con relación a la temperatura del aire también se encontró que ésta fue diferente entre las dos épocas (Apéndice 7A) siendo la época seca la que presentó mayor T_a ($F = 6.06$ (1,415), $P = 0.0142$) que la época húmeda (26.56 ± 0.35 , 25.53 ± 0.23 respectivamente). Al igual que las otras dos variables encontramos que **DPV** fue estadísticamente diferente (Apéndice 8A) entre las dos épocas, siendo mayor en la época seca que en la húmeda ($F = 16.32$ (1, 415), $P = 0.0001$).

Tanto *D. viscosa* como *S. praecox* mostraron resultados similares a *B. cordata* con respecto al microclima, ya que **RFA** y **DPV** fueron diferentes entre épocas (Apéndice 10A, 11A, 12A y 13A). Sin embargo, T_a fue muy similar entre las dos épocas en ambas especies (Apéndice 14A y 15A) (Fig. 2).

5.2. Análisis del potencial hídrico de la hoja.

El potencial hídrico de la hoja presentó un comportamiento diferente en cada especie. En *S. praecox* Ψ_l fue muy constante a través del día tanto en la época seca (hojas que aparecen después de la floración durante la época seca) como en la húmeda (Fig. 3). En *B. cordata* Ψ_l disminuyó conforme transcurre el día, hasta alcanzar un valor mínimo, entre las 11:00 y las 13:00 hl en la época seca, mientras que en la época húmeda se registró a partir de las 12:00 hasta las 16:00 hl (Fig. 3). *D. viscosa* mostró una tendencia similar a la presentada por *B. cordata*, ya que Ψ_l disminuyó conforme transcurre el día hasta alcanzar un valor mínimo, el cual se presentó entre las 12:00 y las 14:00 hl en la época seca, en tanto, que en la época húmeda se registró desde las 13:00 hasta las 15:00 hl (Fig. 3). Al comparar el potencial hídrico de la hoja entre las dos épocas se encontró que éste mostró diferencias significativas (Apéndice 16A, 17A y 18A), presentando valores más elevados durante la época húmeda que en la época seca en las tres especies, debido a que en la época húmeda existe una mayor disponibilidad de agua en el sustrato que puede ser absorbida por las raíces de las plantas.

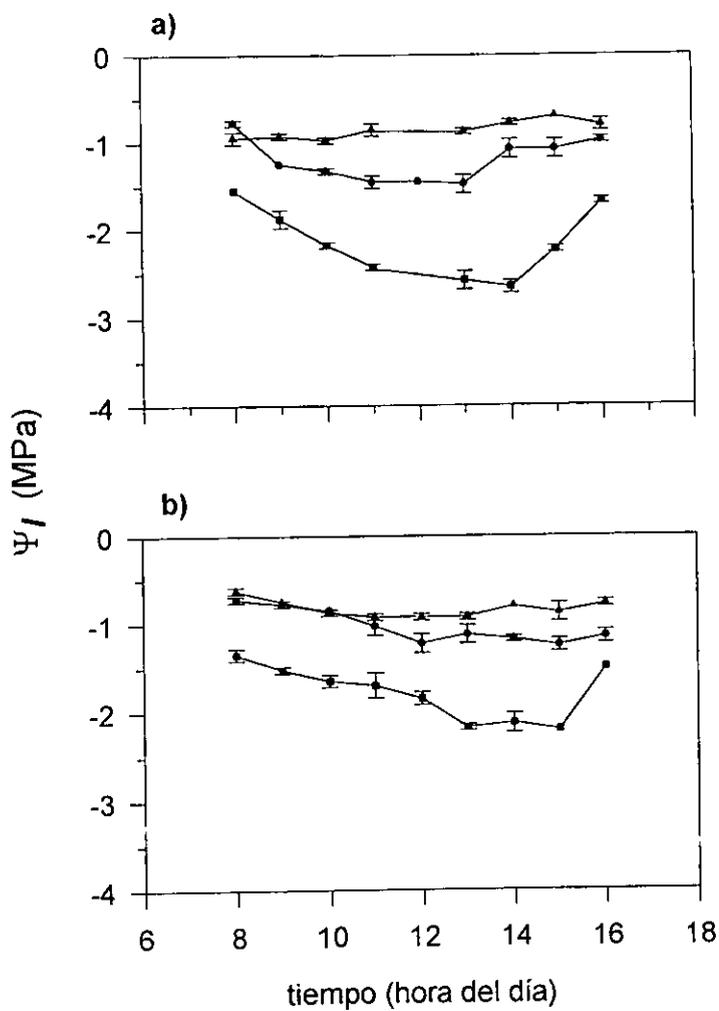


Figura 3. Potencial hídrico de la hoja en \bullet *B. cordata*, \blacksquare *D. viscosa* y \blacktriangle *S. praecox*, durante un día de la época seca, 6 de mayo (a) y húmeda, 26 de septiembre (b). Los puntos representan la media de dos hojas medidas y las barras representan la desviación estándar de la media

Cuando se comparó el potencial hídrico entre especies se encontró que *D. viscosa* fue la especie que presentó los potenciales hídricos más bajos, seguida de *B. cordata* y *S. praecox* tanto en la época seca como en la época húmeda (Fig. 3), siendo esta diferencia significativa (Apéndice 19A y 20A). Así mismo, *D. viscosa* mostró un mayor rango del Ψ_t , seguido por *B. cordata* y *S. praecox*.

5.3. Análisis general del comportamiento diurno de la conductividad estomática.

El comportamiento estomático diurno de las especies estudiadas fue diferente entre las dos épocas, observándose que durante la época seca la conductividad estomática se incrementó durante las primeras horas del día y posteriormente disminuyó. Las tres especies presentaron su mayor conductividad estomática a las 08:00 hl con un valor de 101.15 ± 17.88 , 41.56 ± 3.35 y 44.86 ± 5.83 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *B. cordata*, *D. viscosa* y *S. praecox*, respectivamente. Después de esta hora la conductividad estomática disminuyó en las tres especies, *B. cordata* y *D. viscosa* presentaron g bajas a partir de las 12:00 hasta las 18:00 hl, mientras que *S. praecox* presentó g cercanas de cero y de cero a partir de las 12:00 hasta las 16:00 hl y posteriormente ésta se incrementó parcialmente. La disminución de la conductividad estomática posiblemente se debe al incremento de la temperatura del aire y de la diferencia de presión de vapor, que se presentó a partir de las 12:00 y se extendió hasta las 16:00 hl (Fig. 2). Al final del día los estomas también fueron afectados por la disminución de la radiación fotosintéticamente activa.

En la época húmeda encontramos que las tres especies presentaron su máxima g entre las 10:00 y las 11:00 hl (145.08 ± 14.68 , 136.68 ± 10.86 y 179.69 ± 36.02 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *B. cordata*, *D. viscosa* y *S. praecox*, respectivamente) y posteriormente disminuyó moderadamente sin llegar a valores tan bajos como en la época seca, lo cual, nos indica que la apertura estomática fue mayor durante esta época (Fig. 4).

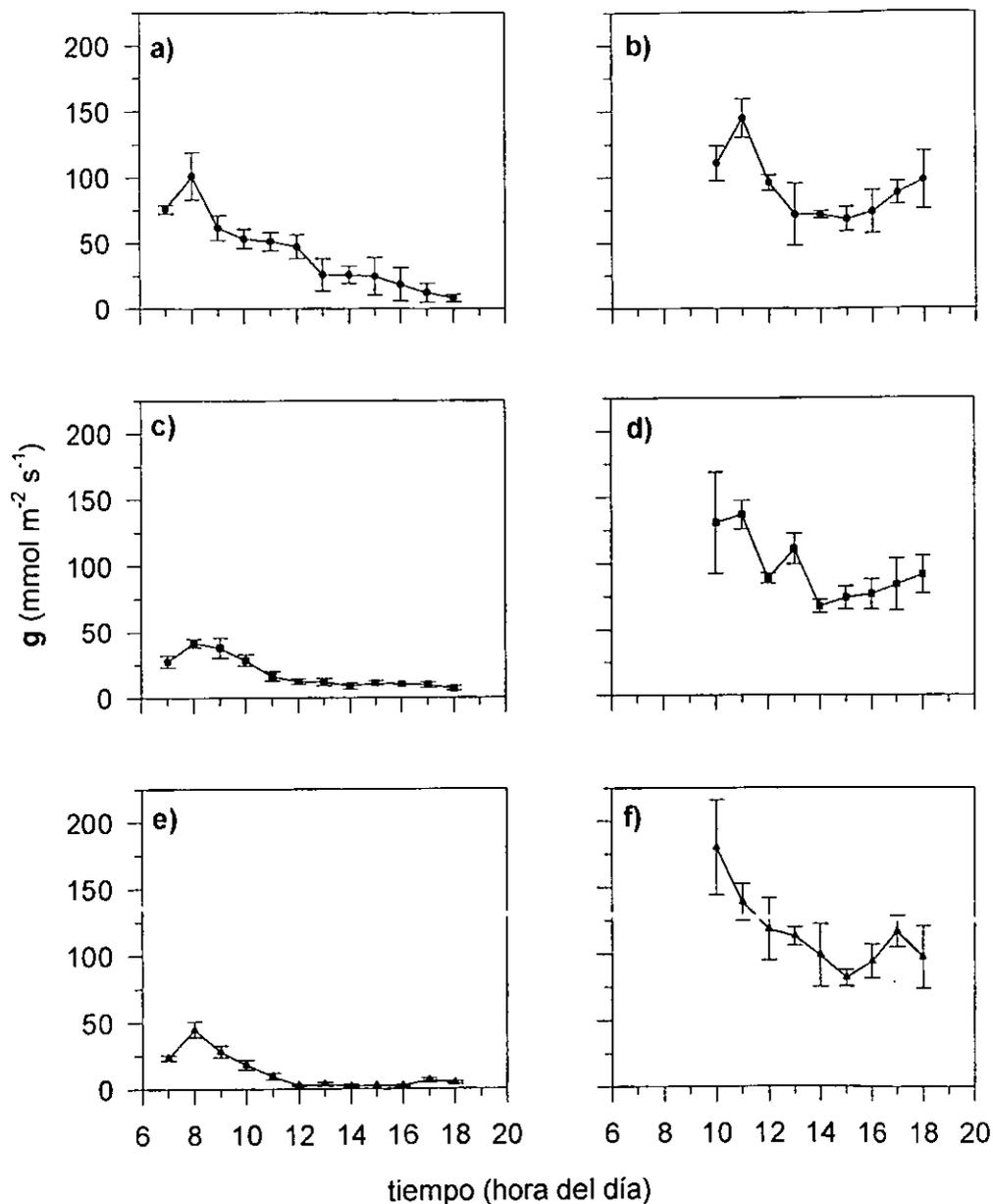


Figura 4. Comportamiento estomacal de dos días en que se realizaron mediciones en los individuos de *B. cordata* (a y b), *D. viscosa* (c y d) y *S. praecox* (e y f). Para la época seca se consideró el día 5 de mayo (a, c y e), y para la época húmeda el día 15 de octubre (b, d y f). Los puntos representan la media de cinco hojas medidas y las barras representan la desviación estándar de la media.

Al comparar entre especies encontramos que en la época seca *B. cordata* fue la especie que presentó mayor *g* seguida por *D. viscosa* y *S. praecox*. La mayor *g* que presentó *B. cordata* posiblemente se debe a que tiene raíces más profundas que le permiten obtener mayor cantidad de agua, ya que estas raíces tienen acceso al agua que se encuentra en capas más profundas. En tanto, que las bajas conductividades estomáticas que presentó *S. praecox* se deben al cierre de sus estomas durante el transcurso del día. En la época húmeda las tres especies presentan similares conductividades estomáticas a través del día.

5.4. CONDUCTIVIDAD ESTOMÁTICA.

Para conocer si la conductividad estomática (*g*) fue diferente entre la época seca y la húmeda se realizaron algunos análisis de varianza. De este análisis se obtuvieron los siguientes resultados: en *B. cordata* se encontró que hubo diferencias significativas entre las dos épocas (Tabla 1), observándose que en la época húmeda la conductividad estomática fue más alta ($\bar{X} = 147.65 \pm 6.26 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) que en la época seca ($\bar{X} = 60.17 \pm 2.60 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), lo cual es lógico ya que en la época húmeda existe mayor disponibilidad de agua en el sustrato, que es absorbida por las raíces de las plantas. Esto provoca que el contenido de agua en la planta sea elevado, lo cual favorece la turgencia de las células guardas y con ello se mantienen abiertos los estomas.

Tabla 1. Análisis de varianza de *g* de la época seca y húmeda en *B. cordata*, con un nivel de significancia del 0.05% de probabilidad.

Fuente de variación	suma de cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signific.
Ent. gru.	785979	1	785979.0	154.102	0.0000
Den. gru.	2091154	410	5100.3		
Total	2877133	411			

En *D. viscosa* al igual que en *B. cordata* cuando se comparó *g* de la época seca con la húmeda se encontró que mostraron diferencias significativas (Tabla 2). La conductividad promedio que se presentó en cada época fue muy diferente ya que en la época húmeda la conductividad estomática promedio fue de $145.43 \pm 5.96 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, mientras que en la época seca fue de $24.79 \pm 0.92 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Tabla 2. Análisis de varianza de *g* de la época seca y húmeda en *D. viscosa*, con un nivel de significancia del 0.05% de probabilidad.

Fuente de variación	suma de cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signific.
Ent. gru.	1480430.8	1	1480430.8	386.599	0.0000
Den. gru.	1550894.8	405	3829.4		
Total	3031325.6	406			

En *S. praecox* al igual que en los dos casos anteriores se encontró que hubo diferencias significativas entre la conductividad estomática de las dos épocas (Tabla 3), ya que *g* de la época húmeda ($\bar{X} = 142.78 \pm 5.67 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) fue mayor que la que se presentó en la época seca ($X = 14.07 \pm 1.29 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Los resultados nos muestran que la diferencia que se presenta en la conductividad estomática entre la época seca y húmeda entre las tres especies es bastante normal, ya que en la época húmeda existe mayor disponibilidad de agua en el sustrato que es absorbida por las raíces de las plantas. Esto provoca que el contenido de agua en las plantas sea elevado, lo cual favorece la turgencia de las células guardas manteniendo abiertos los estomas. Otras investigaciones realizadas en zonas tropicales han presentado resultados similares a los obtenidos en este estudio en especies como *Gmelina arborea* Roxb., *Tectona grandis* L. f. en Nigeria, Africa (Grace et al., 1982) y *Anacardium excelsum* en Panamá (Meinzer et al., 1993).

Tabla 3. Análisis de varianza de g de la época seca y húmeda en *S. praecox*, con un nivel de significancia del 0.05% de probabilidad.

Fuente de variación	suma de cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signific.
Ent. gru.	1155966.2	1	1155966.2	256.680	0.0000
Den. gru.	1400597.5	311	4503.5		
Total	2556563.7	312			

Al realizar la comparación de g entre especies en la época seca, encontramos que el análisis nos muestra que hubo diferencias estadísticamente significativas ($P < 0.05$) entre g de las tres especies (Tabla 4). De éstas, *B. cordata* fue la especie que presentó mayor g ($\bar{X} = 60.17 \pm 2.60 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) seguida por *D. viscosa* ($\bar{X} = 24.79 \pm 0.92 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y *S. praecox* ($\bar{X} = 14.07 \pm 1.29 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

Tabla 4. Análisis de varianza de g en *B. cordata*, *D. viscosa* y *S. praecox* durante la época seca, con un nivel de significancia del 0.05% de probabilidad.

Fuente de variación	suma cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signific.
Ent. gru.	189464.5	2	94732.26	152.561	0.0000
Den. gru.	308610.9	497	620.94		
Total	498075.4	499			

Posiblemente la mayor g en *B. cordata* se debe a dos razones, la primera de ellas se refiere a que los individuos de *B. cordata* se desarrollan en micrositos donde se almacena mayor cantidad de agua en el sustrato, y segundo a que *B. cordata* desarrolla raíces más profundas, lo cual le permite tener mayor posibilidad de obtener agua en capas más profundas del sustrato.

Los valores bajos de g de *S. praecox* posiblemente se deben a que en esta época los estomas de *S. praecox* se cierran al medio día, lo cual provoca que la g disminuya o sea nula en estas horas.

Al comparar g de las tres especies en la época húmeda se encontró que éstas no mostraron ninguna diferencia significativa (Tabla 5). La conductividad estomática promedio de *B. cordata* fue de $147.65 \pm 6.25 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ mientras que en *D. viscosa* fue de $145.43 \pm 5.96 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y en *S. praecox* fue de $142.78 \pm 5.66 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, lo cual muestra que g fue muy similar entre las especies. Esto nos indica que cuando la disponibilidad de humedad es alta, los individuos de las tres especies mantuvieron abiertos sus estomas, favoreciendo la transpiración y con ello posiblemente el intercambio gaseoso.

Tabla 5. Análisis de varianza de g en *B. cordata*, *D. viscosa* y *S. praecox* durante la época húmeda, con un nivel de significancia del 0.05% de probabilidad.

Fuente de variación	suma cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signific.
Ent. gru.	2519	2	1259.54	0.167	0.8459
Den. gru.	4734036	629	7526.28		
Total	4736555	631			

5.5. RESPUESTA DE LA CONDUCTIVIDAD ESTOMÁTICA A LOS FACTORES AMBIENTALES Y FISIOLÓGICOS.

5.5.1. Análisis por función envolvente.

a) Radiación fotosintéticamente activa.

Al relacionar la radiación fotosintéticamente activa con la conductividad estomática encontramos que los datos muestran una gran dispersión, tanto en la época seca como en la época húmeda, en las tres especies estudiadas (Fig. 5). Tal dispersión se debe a que la conductividad estomática es afectada por diversas variables microambientales y fisiológicas al mismo tiempo (Warrit *et al.*, 1980, Whitehead *et al.*, 1981, Fanjul y Barradas, 1985 y Jones, 1992).

Sin embargo, al considerar solamente los valores máximos de g (envolvente) y realizar un ajuste por mínimos cuadrados de estos datos (de acuerdo con la ecuación 4 en materiales y métodos), se encontró que existe una relación hiperbólica entre g y RFA (Fig. 5). Al considerar solamente los valores máximos de g al variar RFA suponemos que en esta respuesta las demás variables (T_a , DPV , Ψ_n , etc.) se encuentran en estado óptimo de operación estomática. Esta respuesta de g a las variaciones de RFA ha sido descrita en numerosas investigaciones que se han realizado tanto en zonas tropicales como en zonas templadas y todas han encontrado resultados similares (Jarvis, 1980; Warrit *et al.*, 1980; Whitehead *et al.*, 1981; Kaufmann, 1982a; Fanjul y Barradas 1985; Grantz y Zeiger, 1986; Grantz y Meinzer, 1990; Pitman, 1996).

La respuesta de g a RFA se debe a dos procesos: el primero de ellos se refiere a que el aparato estomático presenta un fotoreceptor (flavonoide) que le permiten responder a la luz (Sharkey y Raschke, 1981a y b, Shimazaki *et al.*, 1986; Mansfield, 1986). Esto significa que el flujo fotónico de RFA que incide en las hojas estimula al fotoreceptor, el cual, favorece el flujo de iones (K^+) hacia el interior de las células guardas, generando un gradiente de concentración de solutos entre el protoplasma de las células y su entorno, originando un flujo

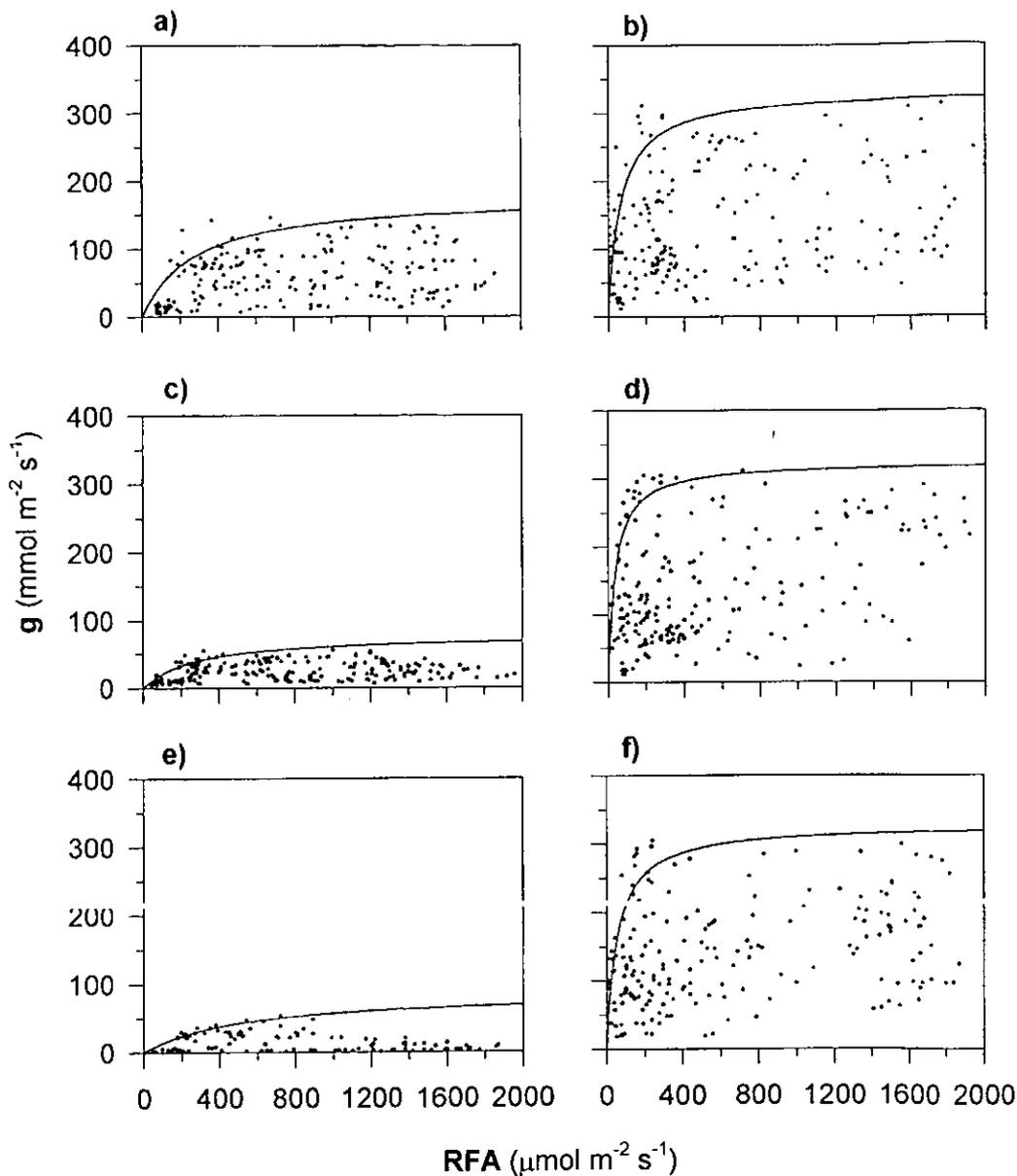


Figura 5. Relación entre la conductividad estomática (g) y la radiación fotosintéticamente activa (RFA) en *B. cordata* (a y b), *D. viscosa* (c y d) y *S. praecox* (e y f), durante la época seca (a, c y e) y húmeda (b, d y f) de 1996. La curva representa la envolvente de la nube de puntos, dada por una función hiperbólica.

de agua hacia el interior de ellas. Esto aumenta su turgencia provocando la apertura de los estomas (Sharkey y Raschke, 1981a y b; Shimazaki *et al.*, 1986; Grantz y Zeiger, 1986; Mansfield, 1986). El segundo mecanismo está relacionado de una manera indirecta ya que la fotosíntesis disminuye la concentración de dióxido de carbono (CO_2) intercelular, lo cual provoca que el estoma se abra para obtener CO_2 durante el intercambio gaseoso (Raschke, 1975; Sharkey y Raschke, 1981a y b; Mansfield, 1986; Jones, 1992).

De acuerdo, con el ajuste realizado se encontró que la sensibilidad de g a RFA fue diferente entre especies y épocas (B indica la sensibilidad en la tabla 6, de acuerdo, con la ecuación 4 en materiales y métodos). Las tres especies estudiadas mostraron una mayor sensibilidad durante la época húmeda que durante la época seca (Fig. 5, Tabla 6). *B. cordata* mostró una sensibilidad cuatro veces menor en la época seca que en la época húmeda (Fig. 5a y b, Tabla 6). Mientras que *D. viscosa* presentó una sensibilidad siete veces menor durante la época seca que en la época húmeda (Fig. 5c y d, Tabla 6), Por último *S. praecox* mostró una sensibilidad nueve veces menor durante la época seca que en la húmeda (Fig. 5e y f, Tabla 6). Los resultados nos muestran que durante la época húmeda se necesitan pequeñas variaciones en la densidad de flujo de RFA para que g responda, mientras que en la época seca se necesitan variaciones mucho mayores para que ésta responda.

La gran sensibilidad que presentaron los individuos de las tres especies en la época húmeda puede deberse a que durante esta época las plantas presentan elevados potenciales hídricos, ya que la disponibilidad de agua en esta época es mayor. Esto provoca que las células guardas presenten una rápida turgencia favoreciendo la apertura estomática.

Al comparar la sensibilidad de la conductividad estomática entre las especies estudiadas se encontró que durante la época seca *D. viscosa* y *B. cordata* mostraron similares sensibilidades, mientras que *S. praecox* mostró menor sensibilidad a los cambios de RFA, aunque si consideramos dos veces el valor de sus respectivos errores estándar, entonces las tres especies muestran sensibilidades similares en esta época (Fig. 5, Tabla 6). En tanto, que en la época húmeda *D. viscosa* fue la especie que presentó la mayor sensibilidad (Fig. 5d) seguida de *S. praecox* (Fig. 5f) y por último *B. cordata* (Fig. 5b). Al igual que en la época seca si consideramos los errores estándar de la época húmeda encontramos que la sensibilidad fue

muy similar entre ellas (Tabla 6). De las tres especies estudiadas se encontró que *S. praecox* fue la especie que presentó la mayor variación en la sensibilidad de una época a la otra (Fig. 5e y f, Tabla 6).

Tabla 6. Parámetros estimados de la ecuación de una hipérbola (ecuación 4) que se utilizó para realizar el ajuste de la envolvente de la conductividad estomática en función de RFA, a partir de los datos obtenidos con el porómetro en *B. cordata*, *D. viscosa* y *S. praecox*, en la época seca y húmeda de 1996.

ESPECIE	EPOCA SECA			EPOCA HUMEDA		
	A (mmol m ⁻² s ⁻¹)	B (μmol m ⁻² s ⁻¹)	r ²	A (mmol m ⁻² s ⁻¹)	B (μmol m ⁻² s ⁻¹)	r ²
<i>B. cordata</i>	177.4±21.2	272.3± 90.2	0.79	332.9±24.3	65.4±14.5	0.71
<i>D. viscosa</i>	77.4± 8.1	270.5± 61.1	0.87	323.8±12.6	36.8± 5.7	0.84
<i>S. praecox</i>	85.8±13.0	509.4±143.3	0.92	327.5±23.5	56.3±13.2	0.71

Así mismo, estos ajustes nos muestran que *g* responde significativamente en los primeros 400 μmol m⁻² s⁻¹ (flujo de radiación fotosintéticamente activa), mientras que flujos mayores a este valor muestran que *g* presenta una respuesta mínima. Esta respuesta parece ser muy común entre las diferentes especies de plantas ya que en diversas investigaciones se han encontrado resultados muy similares, por ejemplo, Warrit *et al.* (1980) encontraron que los estomas de diversas variedades de manzana alcanzaron su *g*_{max} hacia los 400 μmol m⁻² s⁻¹ y lo mismo sucedió con otras especies como *Gmelina arborea* Rox., *Tectona grandis* L. f, en Africa (Whitehead *et al.*, 1981; Grace *et al.*, 1982), y *Coccoloba liebmanii* Lindau y *Jacquinia pungens* A. Gray, en México (Fanjul y Barradas, 1985).

En relación al valor máximo de *g* (A representa *g*_{max} en Tabla 6, de acuerdo, con la ecuación 4 en materiales y métodos) se encontró que las tres especies mostraron mayor

conductividad estomática en la época húmeda que en la época seca (Fig. 5, Tabla 6), lo cual, se explica en función de la disponibilidad de agua que existe en la época húmeda.

Al comparar g_{\max} entre las tres especies, se encontró que durante la época seca *B. cordata* presentó mayor g_{\max} que *S. praecox* y *D. viscosa*, donde la diferencia de *B. cordata* con respecto a las otras dos especies fue de 51.5 y 56.3% respectivamente (Tabla 6). Esta diferencia puede deberse a que *B. cordata* desarrolla raíces más profundas, lo cual le permite absorber mayor cantidad de agua. En la época húmeda las tres especies mostraron similar g_{\max} siendo ligeramente mayor en *B. cordata* que en las otras dos especies 1.6 y 2.8% respectivamente (Tabla 6). De las tres especies estudiadas, se encontró que *S. praecox* y *D. viscosa* fueron las especies que presentaron el mayor incremento de g_{\max} de la época seca a la húmeda, mientras que *B. cordata* mostró un incremento más moderado (Tabla 6).

b) Temperatura del aire.

El efecto de T_a sobre g se describió a partir del ajuste que se realizó con la ecuación 5 en materiales y métodos. En este ajuste se encontró que existe un rango de temperaturas que favorecen la apertura estomática (este rango se generó a partir del ajuste de los datos con la ecuación 5 de materiales y métodos), así mismo se observó que las temperaturas extremas o cardinales (altas y bajas) producen el cierre de los estomas. El rango de temperaturas fue diferente para cada especie y para cada época del año. En *B. cordata* durante la época seca el rango térmico de operación estomática fue de 31 °C con temperaturas extremas de 9 y 40 °C, mientras que en la época húmeda el rango térmico fue de 18 °C entre los 15 a los 33 °C (Tabla 7), donde se muestra una diferencia de 13 °C entre los rangos de las dos épocas, siendo la época húmeda la que presenta el rango más estrecho (Fig. 6a y b).

Así mismo, en *B. cordata* durante la época seca se encontró que existe un rango de temperaturas que favorecen la conductividad estomática (rango de temperatura donde los valores de la conductividad estomática fueron altos), este rango se registró entre los 17 y los 31 °C (Fig. 6a), siendo la temperatura óptima de 24.1 °C (Tabla 7); en esta época el cierre de los estomas se presentó cuando la temperatura fue menor o igual a 9 °C y mayor o igual a 40

°C. En la época de lluvias el rango de temperaturas que favorecieron la conductividad estomática fue diferente al de la época de secas, ya que éste estuvo entre los 19.5 y 29 °C (Fig. 6b), mientras que la temperatura óptima fue de 24.2 °C (Tabla 7), siendo muy similar a la que se presentó en la época seca; el cierre de los estomas en esta época se presentó cuando la temperatura fue menor o igual a 15 °C y mayor o igual a 33 °C.

En *D. viscosa* el rango de temperaturas de operación estomática se presentó entre los 13 y los 33 °C en la época seca y de los 16 a los 31° C en la época húmeda, siendo el rango térmico de 20 °C en la época seca y de 15 °C en la época húmeda, lo cual muestra una diferencia de 5 °C entre las dos épocas (Tabla 7) (Fig. 6c y d).

Durante la época seca el rango de temperaturas que favorecen la conductividad estomática estuvo entre los 17 y los 29 °C, mientras que la temperatura óptima fue de 23.1 °C (Tabla 7), en esta época los estomas se cerraron a T_a menores o iguales a 13 °C y mayores o iguales a 33 °C. En la época húmeda las temperaturas que favorecieron la conductividad estomática estuvieron entre los 20 y los 27.5 °C, y la temperatura óptima fue de 23.9 °C (Tabla 7), en esta época los estomas se cerraron a T_a menores o iguales 16 °C y mayores o iguales 31 °C.

En *S. praecox* el rango de operación estomática fue de los 8 a los 32 °C en la época seca y de los 16 a los 32 °C en la época húmeda, siendo el rango de temperaturas de 24 °C en la época seca y de 16 °C en la época húmeda. lo cual nos muestra una diferencia de 8 °C entre las dos épocas, siendo más amplio el de la época seca.(Fig.6e y f) (Tabla 7).

En esta especie, en la época seca el rango de temperaturas que favorecieron g estuvo entre los 15.5 y los 24 °C, mientras que la temperatura óptima fue de 20.1 °C (Tabla 7), el cierre de los estomas en esta época se presentó por debajo o igual a los 8 °C y por arriba o igual a los 32 °C. En la época húmeda el rango de temperaturas que favorecieron g estuvo entre los 20 y los 28.5 °C, en tanto que la temperatura óptima fue de 24.3 °C, habiendo una diferencia de 4 °C entre la temperaturas óptimas de las dos épocas, Los estomas en esta época se cerraron a los 16 y 32 °C para la temperatura más baja y alta respectivamente (Tabla 7).

Igualmente Neilson y Jarvis (1975) encontraron en *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. en Escocia que la conductividad estomática presenta variaciones de acuerdo con la temperatura

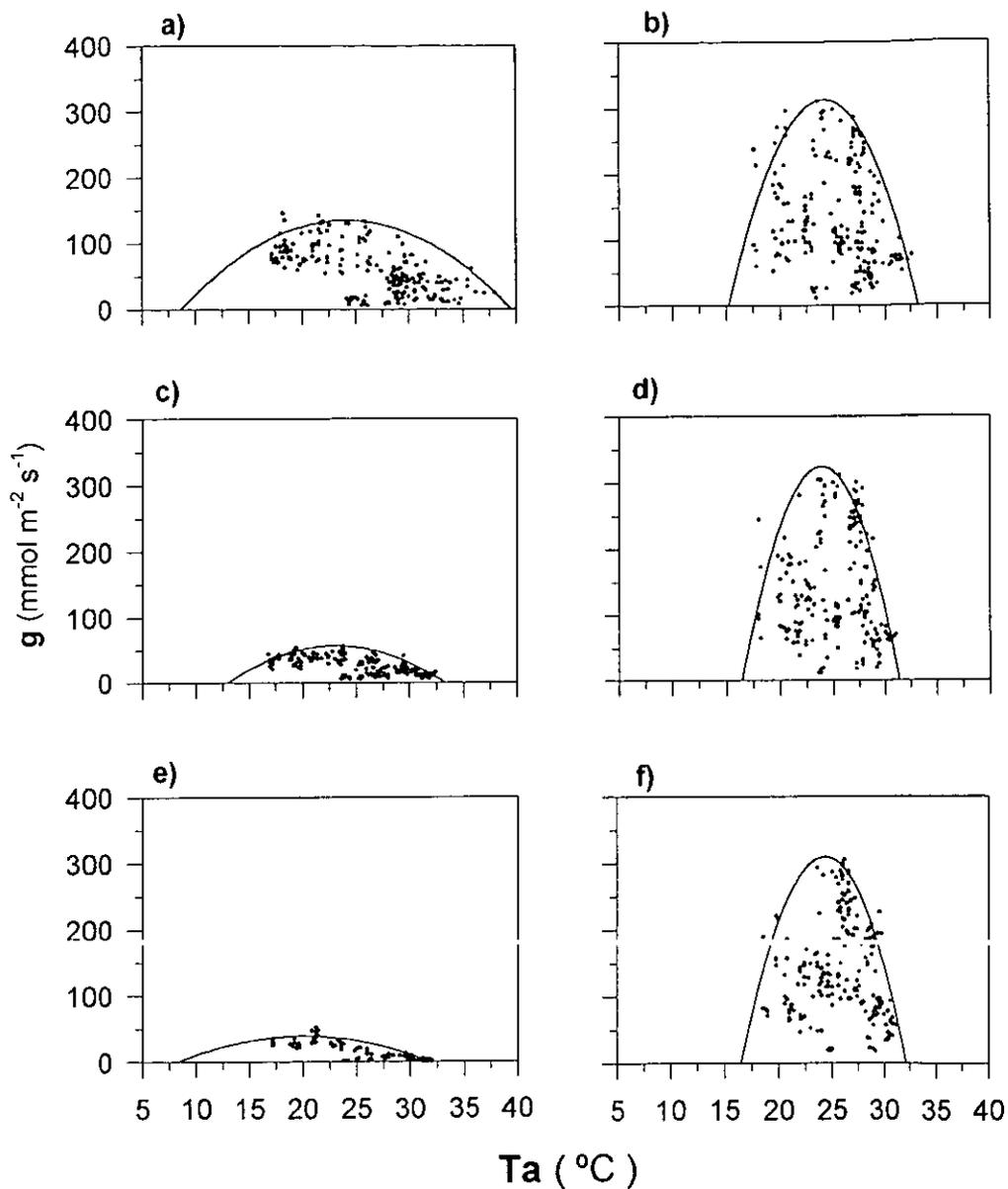


Figura 6. Relación entre la conductividad estomática (g) y la temperatura del aire (T_a) en *B. cordata* (a y b), *D. viscosa* (c y d) y *S. praecox* (e y f), durante la época seca (a, c y e) y húmeda (b, d y f) de 1996. La curva representa la envolvente de la nube de puntos, dada por una función polinomial cuadrática.

de cada estación, ya que en verano (julio-agosto) las conductividades estomáticas máximas se presentaron entre los 5 y 10 °C, mientras que en otoño (octubre-noviembre) éstas se mostraron entre los 0 y los 20 °C y en invierno y primavera se presentaron entre los 0 y los 5 °C.

Tabla 7. Valores derivados de la resolución de una ecuación de segundo grado y de la primera y segunda derivada de la ecuación 5, que se utilizó para el ajuste de la envolvente de la conductividad estomática en función de la temperatura del aire, de los datos obtenidos con el porómetro en *B. cordata*, *D. viscosa* y *S. praecox* durante la época seca y húmeda.

ESPECIE	E P O C A S E C A				
	T _{a_{min}} (°C)	T _{a_{max}} (°C)	RT (°C)	T _{a_{opt}} (°C)	g _{max} (mmol m ⁻² s ⁻¹)
<i>B. cordata</i>	9.0	40.0	31.0	24.12	135.63
<i>D. viscosa</i>	13.0	33.0	20.0	23.12	57.44
<i>S. praecox</i>	8.0	32.0	24.0	20.06	39.00
ESPECIE	E P O C A H U M E D A				
	T _{a_{min}} (°C)	T _{a_{max}} (°C)	RT (°C)	T _{a_{opt}} (°C)	g _{max} (mmol m ⁻² s ⁻¹)
<i>B. cordata</i>	15.0	33.0	18.0	24.18	311.94
<i>D. viscosa</i>	16.0	31.0	15.0	23.90	323.82
<i>S. praecox</i>	16.0	32.0	16.0	24.34	309.64

RT = rango térmico, T_{a_{opt}} = Temperatura del aire óptima.

Al comparar entre especies encontramos que durante la época seca, las tres especies mostraron diferentes rangos de temperatura de operación estomática, siendo el rango de *B. cordata* más amplio que el de *D. viscosa* y *S. praecox* (11 y 7 °C respectivamente), particularmente en relación con las temperaturas elevadas (Fig. 6, Tabla 7). Cuando se comparó el rango de *D. viscosa* con el *S. praecox* se encontró que estos fueron diferentes, siendo 4 °C más amplio el rango de *S. praecox* que el de *D. viscosa*. Los resultados nos muestran que *S. praecox* y *B. cordata* registraron valores de *g* mayores que cero en temperaturas más bajas que *D. viscosa* (Fig. 6, Tabla 7), lo cual nos demuestra que los estomas de *S. praecox* y *B. cordata* responden a temperaturas más bajas que los estomas de *D. viscosa*. Así mismo, *B. cordata* presentó valores de *g* mayores que cero en temperaturas más elevadas que las otras dos especies (Fig. 6, Tabla 7).

La diferencia entre los rangos de las dos épocas puede deberse a que los individuos se aclimatan (adecuan) a las condiciones existentes en cada época del año, y como en la época seca se presentaron temperaturas más extremas que en la época húmeda (Apéndice 21A), ésto puede explicar la diferencia entre los rangos de operación estomática de cada época del año.

Diversas investigaciones indican que los estomas se cierran cuando las temperaturas son extremas (altas y bajas), y ésto se debe a diferentes procesos. Los estomas se cierran a temperaturas bajas probablemente porque estas temperaturas disminuyen la tasa de respiración de las células, lo cual, origina una disminución de la energía que se utiliza para el transporte de iones potasio al interior de las células guardas (Neilson y Jarvis, 1975). Por otro lado, el cierre de los estomas a temperaturas elevadas puede deberse a dos mecanismos: 1) una respuesta indirecta al estrés hídrico, y 2) un aumento en la tasa respiratoria que puede provocar un incremento en la concentración de CO₂ intercelular (Salisbury y Ross, 1994).

c) Diferencia de presión de vapor hoja-aire.

Cuando se relacionó la diferencia de presión de vapor hoja-aire con *g* encontramos que se establece una relación negativa, ya que al aumentar DPV, *g* disminuye. Este comportamiento se presenta en las tres especies estudiadas tanto en la época seca como en la húmeda (Fig. 7).

La respuesta de g a DPV ha sido reportada en numerosas investigaciones con múltiples especies tanto silvestres como cultivadas y todas han mostrado el efecto negativo de DPV sobre g (Warrit, *et al.*, 1980; Kaufmann, 1982a; Fanjul y Barradas, 1985; Grantz y Zeiger 1986; Guehl y Aussenac, 1987; Grantz y Meinzer, 1990).

La respuesta estomática en relación con DPV es muy generalizada entre las especies y tiene una gran importancia fisiológica, ya que cuando aumenta DPV se produce un incremento en la tasa de transpiración, por lo que los estomas se cierran al aumentar DPV para evitar la pérdida de agua (Guehl y Aussenac, 1987).

El ajuste de la envolvente de los datos nos muestra que los estomas fueron más sensibles en la época húmeda que en la época seca, en las tres especies estudiadas (Fig. 7, Tabla 8), lo cual, se observó al comparar los valores de las pendientes entre las dos épocas (b indica la sensibilidad de g a DPV en la tabla 8, de acuerdo, con la ecuación 6 en materiales y métodos).

El rango de DPV de operación estomática varió en las dos épocas (rango que surge a partir del ajuste de los datos, de acuerdo con la ecuación 6 de materiales y métodos), siendo en todos los casos más estrecho en la época húmeda que en la época seca. En *B. cordata* este rango fue de 5.2 kPa en la época húmeda y de 6.9 kPa en la época seca. En *D. viscosa* y *S. praecox* los rangos de operación estomática fueron de 5.3 y 4.8 kPa en la época seca y 4.7 y 4.6 kPa en la época húmeda, respectivamente.

Estos resultados nos muestran que en la época húmeda el rango de operación de la conductividad estomática de las tres especies se situó en rangos de DPV más estrechos que en la época seca. Esto puede deberse a que DPV que se presentó en los sitios donde se realizaron las mediciones fue diferente entre las dos épocas, lo cual fue corroborado con un análisis de varianza (Apéndice 8A, 10A y 12A).

Al comparar entre especies encontramos que el rango de DPV en el cual se presenta la conductividad estomática en la época seca fue mayor en *B. cordata* seguido por el de *D. viscosa* y *S. praecox*. En tanto, que en la época húmeda el rango fue muy similar entre las tres especies (Fig. 7).

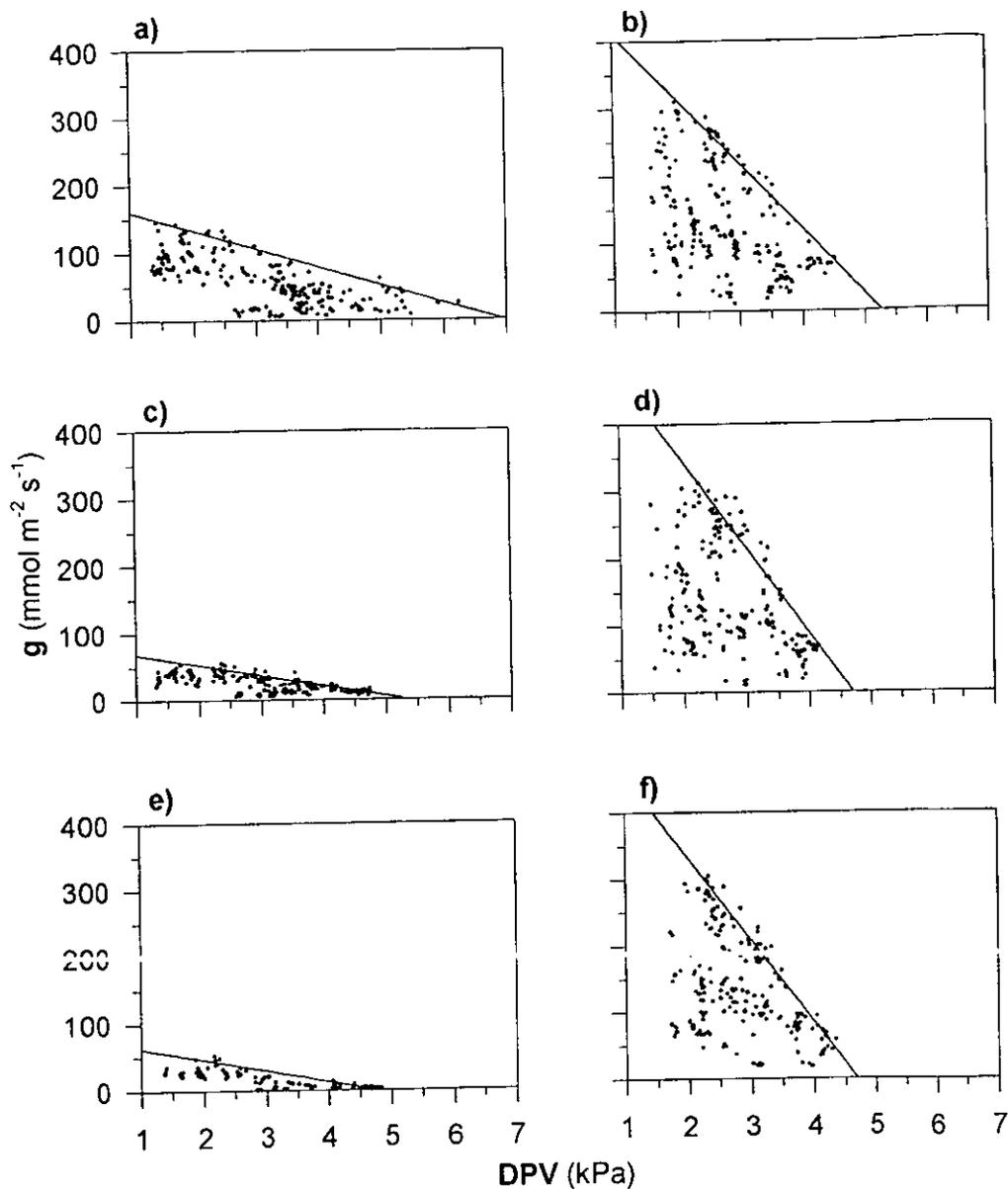


Figura 7. Relación entre la conductividad estomática (g) y la diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) en *B. cordata* (a y b), *D. viscosa* (c y d) y *S. praecox* (e y f), durante la época seca (a, c y e) y húmeda (b, d y f) de 1996. La línea recta representa la envolvente de la nube de puntos, dada por una función lineal.

Tabla 8. Parámetros estimados de la ecuación de la recta (ecuación 6) que se utilizó para realizar el ajuste de la envolvente de la conductividad estomática en función de DPV, a partir de los datos obtenidos con el porómetro en *B. cordata*, *D. viscosa* y *S. praecox*, durante la época seca y húmeda.

ESPECIE	EPOCA SECA			EPOCA HUMEDA		
	a	b	r ²	a	b	r ²
<i>B. cordata</i>	186.9±2.7	-26.8±0.7	0.98	508.2± 8.9	- 96.2±2.9	0.97
<i>D. viscosa</i>	85.1±2.4	-15.8±0.6	0.92	600.5±15.6	-127.7±4.9	0.93
<i>S. praecox</i>	79.2±2.0	-16.5±0.5	0.96	579.7 10.3	-123.6±3.1	0.97

La diferencia entre rangos puede deberse a que la respuesta a DPV depende de varios factores tales como: las condiciones de crecimiento, la especie y particularmente al contenido de agua de la planta.

d) Potencial hídrico de la hoja.

Al tratar de relacionar el Ψ_l con g se encontró que no fue posible ajustar ninguna curva envolvente con un coeficiente de determinación aceptable tanto en la época húmeda como en la seca, en las tres especies estudiadas, a excepción de *D. viscosa* en la época seca, donde Ψ_l tuvo un efecto positivo sobre g de la siguiente forma $g = 25.15 (\Psi_l) + 101.8$ ($r^2 = 0.77$) (de acuerdo, con la ecuación 6 en materiales y métodos).

Así mismo, las especies mostraron diferentes rangos de Ψ_l para cada época, siendo siempre más amplio en la época seca excepto en *S. praecox* (Fig. 8), lo cual es normal ya que en la época húmeda existe mayor disponibilidad de agua debido a que la precipitación es mayor durante esta época.

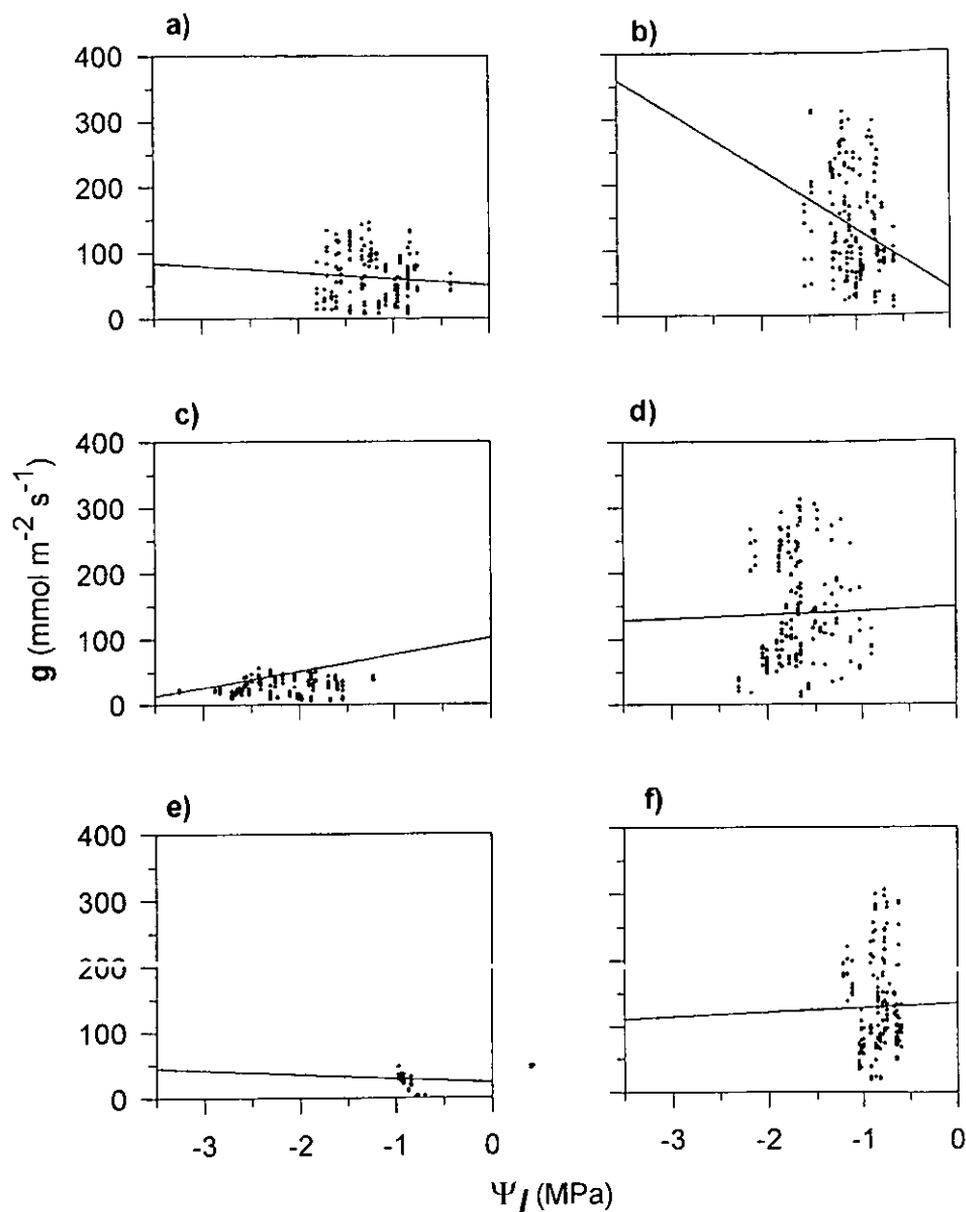


Figura 8. Relación entre la conductividad estomática (g) y el potencial hídrico de la hoja (Ψ_l) en *B. cordata* (a y b), *D. viscosa* (c y d) y *S. praecox* (e y f), durante la época seca (a, c y e) y húmeda (b, d y f) de 1996. La línea recta representa la envolvente de la nube de puntos, dada por una función lineal.

Al comparar los rangos de Ψ_l de operación estomática entre las tres especies, encontramos que *D. viscosa* fue la especie que presentó los Ψ_l más bajos seguida de *B. cordata* y *S. praecox* tanto en la época seca como en la húmeda (Fig. 8). Esta variabilidad entre especies se debe a que cada una de ellas utiliza diferente mecanismo de sobrevivencia para tolerar o evadir la sequía. *D. viscosa* es una especie que tolera la sequía, ya que presenta potenciales hídricos muy bajos, lo cual, le permite sobrevivir bajo condiciones de baja disponibilidad de humedad en el ambiente. *B. cordata* también presenta potenciales hídricos bajos, lo cual, le permite tolerar la sequía pero en menor grado que *D. viscosa*, y por último *S. praecox* es una especie evasora ya que presenta potenciales hídricos muy altos y deja caer sus hojas en la época seca.

Las especies para evitar su desecación y mantener potenciales hídricos altos generalmente utilizan diferentes mecanismos de resistencia a la sequía. Dentro de los mecanismos que utiliza cada especie podemos citar que *S. praecox* muestra los siguientes: 1) pérdida de sus hojas durante la época seca, 2) almacena agua tanto en tallos (tallos suculentos) como en un bulbo subterráneo, 3) enrolla sus hojas al medio día en época de secas (estas hojas aparecen al final de la época seca después de su floración) cuando la temperatura del aire y la intensidad de la radiación son muy altas, 4) cierre estomático al medio día durante la época seca y 5) el tono de sus hojas es verde claro, lo que puede origina una mayor reflexión de radiación debido a su mayor albedo. Los mecanismos de *B. cordata* son: 1) posible desarrollo de raíces profundas, 2) presencia de pubescencia en las hojas, 3) cierre estomático al medio día, 4) durante la época seca desarrolla hojas con tonos más claros y 5) disminuye significativamente su área foliar (datos sin publicar). *D. viscosa* muestra los siguientes mecanismos: 1) presenta hojas inclinadas, 2) cierra sus estomas al medio día durante la época seca y 3) posiblemente posee ajuste osmótico.

Posiblemente Ψ_l no tuvo ningún efecto sobre g durante cada época debido a que la variabilidad del Ψ_l fue muy pequeña en cada una de éstas, pero cuando se realizó un análisis anual se encontró que Ψ_l presentó un efecto positivo sobre g (Tabla 9), ya que al aumentar Ψ_l se incrementa g en las tres especies estudiadas (Fig. 9).

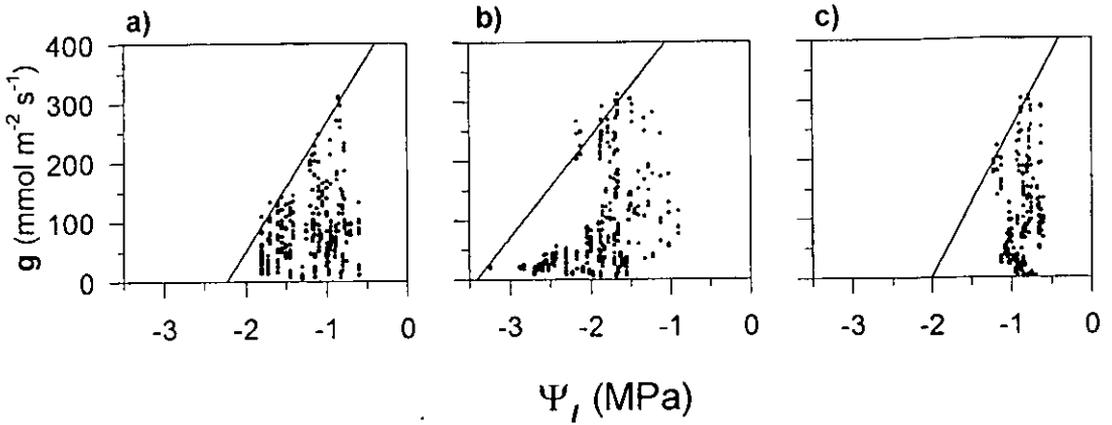


Figura 9. Relación entre la conductividad estomática (g) y el potencial hídrico de la hoja (Ψ_l) en *B. cordata* (a), *D. viscosa* (b) y *S. praecox* (c), durante 1996. La línea recta representa la envolvente de la nube de puntos, dada por una función lineal.

Tabla 9. Parámetros estimados a partir de la ecuación de una recta (ecuación 6 en materiales y métodos), que se utilizó para realizar el ajuste de la envolvente de la conductividad estomática en función del potencial hídrico de la hoja a partir de los datos obtenidos con el porómetro en *B. cordata*, *D. viscosa* y *S. praecox*, en el periodo de mediciones (época seca y húmeda).

Parámetro Especie	a	b	r ²
<i>B. cordata</i>	485.1 ± 11.5	217.2 ± 8.1	0.98
<i>D. viscosa</i>	579.7 ± 13.6	169.5 ± 6.1	0.96
<i>S. praecox</i>	500.0 ± 14.1	250.0 ± 13.6	0.96

5.5.2. Análisis de regresión múltiple.

a) Época seca.

Al relacionar la conductividad estomática con las variables ambientales y fisiológicas mediante un análisis de regresión múltiple, se encontró que en *B. cordata* durante la época seca, las variables que tuvieron un efecto significativo sobre *g* fueron **Ta**, **DPV** y **RFA** (Tabla 10).

RFA y **Ta** presentaron una relación positiva con respecto a *g*, mientras que **DPV** mostró una relación negativa. Esto nos indica que el aumento de **Ta** y de **RFA** favoreció la apertura de los estomas, mientras que el aumento de **DPV** provocó el cierre de éstos. Por otro lado, Ψ_t no presentó ningún efecto sobre *g*. En general, los resultados obtenidos concuerdan con lo que ha sido reportado por otros autores (Warrit *et al.*, 1980; Whitehead *et al.*, 1981; Fanjul y Barradas, 1985; Grantz y Meinzer, 1990, entre otros), quienes mencionan que **RFA** favorece

la apertura de los estomas y con ello g (Jarvis, 1980; Warrit *et al.*, 1980; Whitehead *et al.*, 1981; Kaufmann, 1982a; Fanjul y Barradas, 1985; Grantz y Meinzer 1990; Jones, 1992; Barradas *et al.*, 1994), mientras que el incremento de DPV provoca el cierre de éstos, lo cual disminuye g (Jarvis, 1980; Warrit *et al.*, 1980; Landsberg y Butler, 1980; Kaufmann, 1982a; Fanjul y Barradas, 1985; Grantz y Meinzer, 1990; Jones, 1992).

Tabla 10. Efecto de las variables ambientales y fisiológicas en la conductividad estomática de *B. cordata* durante la época seca, de acuerdo con el análisis de regresión múltiple, con un nivel de significancia de 0.05% de probabilidad.

Variable independiente	coeficiente	error estandar	valor-t	nivel de significancia
Constante	53.225	18.420	2.889	0.0044
Ta	4.900	1.418	3.454	0.0007
DPV	-47.223	5.938	-7.952	0.0000
RFA	0.026	0.003	7.644	0.0000
Ψ_1	-2.311	4.512	-0.512	0.6091

$$R^2 \text{ (AJU.)} = 0.7269 \quad \overline{SE} = 19.50 \quad n = 170$$

Con relación a la temperatura del aire encontramos que existe cierta discrepancia en el efecto que produce sobre g , ya que algunas investigaciones indican que Ta presenta un efecto positivo sobre g (Schulze *et al.*, 1974; Neilson y Jarvis, 1975), mientras que otras investigaciones indican que no tiene ningún efecto sobre g (Kaufmann, 1976; Whitehead *et al.*, 1981). Esta discrepancia en el efecto de Ta sobre g puede deberse a que cada investigación ha utilizado diferentes especies, lo que puede originar que cada especie responda de manera

distinta. Así mismo, el efecto de T_a se confundió mucho con el efecto de **DPV** en las primeras investigaciones que se realizaron, lo cual, aumentó la incertidumbre de ésta situación. Sin embargo, en los últimos años de manera general se acepta que existe un rango de temperaturas que favorecen la conductividad estomática, éste rango varía dependiendo de la especie y de la época del año (Whitehead *et al.*, 1981; Fanjul y Barradas, 1985; Jones, 1992; Barradas *et al.*, 1994). Además, se ha observado que las temperaturas extremas (altas y bajas) provocan el cierre de los estomas (Neilson y Jarvis, 1975; Jarvis, 1980; Fanjul y Barradas, 1985; Jones, 1992; Salisbury y Ross, 1994).

Con relación a Ψ_l la literatura cita que una reducción del potencial hídrico de la hoja provoca un decremento en la conductividad estomática (Jarvis, 1980; Ludlow, 1980; Hand *et al.*, 1982; Kaufmann, 1982b; Fanjul y Barradas, 1985; Hale y Orcutt, 1987; Jones, 1992).

En *D. viscosa* encontramos una respuesta muy semejante a la de *B. cordata* ya que las variables que tuvieron un efecto significativo sobre g fueron T_a , **RFA** y **DPV** (Tabla 11). T_a y **RFA** mostraron una relación positiva con g , mientras que el **DPV** tuvo una relación negativa. El Ψ_l no tuvo ningún efecto significativo sobre g , lo cual puede deberse a que Ψ_l fue muy constante durante esta época, es decir, aunque varía a través del día, esta variación se presenta en un rango muy estrecho, lo cual no afecta la apertura y cierre de los estomas.

S. praecox es una especie caducifolia que pierde sus hojas en la época seca, y que durante esta época presenta su floración y posteriormente desarrolla algunas hojas, las cuales fueron medidas, de estas mediciones se realizó un análisis de regresión múltiple y se encontró que las variables que tuvieron un efecto significativo sobre g fueron **DPV** y Ψ_l , presentando ambas variables una relación negativa con g . Esto significa que los estomas de *S. praecox* responden a **DPV** y al potencial hídrico de la hoja, lo cual nos indica que al aumentar **DPV** y al disminuir Ψ_l se produce el cierre estomático. Como en esta época la disponibilidad de humedad en el sustrato es muy baja o nula, las plantas presentan bajos potenciales hídricos, lo cual, provoca el cierre de sus estomas.

Tabla 11. Efecto de las variables ambientales y fisiológicas en la conductividad estomática de *D. viscosa* durante la época seca, de acuerdo con el análisis de regresión múltiple, con un nivel de significancia de 0.05% de probabilidad.

Variable independiente	coeficiente	error estandar	valor-t	nivel de significancia
Constante	14.676	11.027	1.330	0.1848
Ta	2.713	1.103	2.459	0.0148
DPV	-24.119	4.518	-5.337	0.0000
RFA	0.009	0.001	8.635	0.0000
Ψ_1	-3.532	2.065	-1.710	0.0888

$$R^2 \text{ (AJU.)} = 0.7296 \quad EE = 6.74 \quad n = 195$$

Para *S. praecox* es muy importante mantener su estatus hídrico durante la época seca ya que cierra sus estomas ante cualquier señal externa (DPV) que demande la pérdida de agua. Esto tiene una gran importancia fisiológica para la planta, ya que le permite evitar su desecación y con ello la muerte. En este análisis (Tabla 12) Ta y RFA no mostraron ningún efecto significativo sobre g, y puede deberse a que en la época seca las hojas de *S. praecox* cierran sus estomas y enrollan sus hojas al medio día, cuando la radiación fotosintéticamente activa y la temperatura del aire presentan sus valores más elevados, lo cual evita la captación de radiación solar, el sobrecalentamiento y la pérdida de agua.

Como la conductividad estomática de *S. praecox*, alcanzó su máximo en el rango de 0 - 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de RFA se decidió eliminar todos los datos mayores a este valor, y posteriormente se realizó un análisis de regresión múltiple sobre los datos restantes, de este análisis se encontró que nuevamente DPV y Ψ_1 tuvieron un efecto negativo sobre g, pero

también se encontró que **RFA** tuvo un efecto significativo, siendo este positivo (Apéndice 22A). En este análisis nuevamente **Ta** no mostró ningún efecto sobre **g**.

Tabla 12. Efecto de las variables ambientales y fisiológicas en la conductividad estomática de *S. praecox* durante la época seca, de acuerdo con el análisis de regresión múltiple, con un nivel de significancia de 0.05% de probabilidad.

Variable independiente	coeficiente	error estandar	valor-t	nivel de significancia
Constante	-34.586	18.122	-1.908	0.0595
Ta	1.679	0.999	1.679	0.0965
DPV	-14.476	3.832	-3.776	0.0003
RFA	0.001	0.001	0.670	0.5045
Ψ_1	-57.953	8.092	-7.161	0.0000

$$R^2 \text{ (AJU.)} = 0.8181 \quad EE = 5.83 \quad n = 95$$

b) Época húmeda.

En la época de lluvias también se realizaron análisis de regresión múltiple para conocer el efecto de las variables microclimáticas y fisiológicas sobre **g**. En *B. cordata* se encontró que las variables que tuvieron un efecto significativo sobre **g** fueron **Ta**, **DPV** y **RFA**, mientras que Ψ_1 no tuvo ningún efecto sobre **g** (Tabla 13). Las variables que tuvieron un efecto positivo fueron **Ta** y **RFA**, mientras que **DPV** tuvo un efecto negativo. El Ψ_1 no tuvo ningún efecto sobre **g** y posiblemente se debe a que éste fue muy constante durante esta época; ya que aunque varió en el transcurso del día, su rango de variación fue muy pequeño lo cual no afectó a **g**.

En esta misma época *D. viscosa* mostró resultados muy similares a los de *B. cordata*, ya que **Ta**, **RFA** y **DPV** fueron las variables que presentaron un efecto significativo sobre **g**, mientras que Ψ_1 no tuvo ningún efecto (Tabla 14). Donde **Ta** y **RFA** mostraron un efecto positivo sobre **g**, mientras que **DPV** presentó un efecto negativo sobre **g**.

Tabla 13. Efecto de las variables ambientales y fisiológicas en la conductividad estomática de *B. cordata* durante la época húmeda, de acuerdo con el análisis de regresión múltiple, con un nivel de significancia de 0.05% de probabilidad.

Variable independiente	coeficiente	error estandar	valor-t	nivel de significancia
Constante	-25.056	45.819	-0.546	0.5851
Ta	22.117	2.989	7.397	0.0000
DPV	-153.777	13.261	-11.596	0.0000
RFA	0.035	0.008	3.924	0.0001
Ψ_1	-6.736	23.457	-0.287	0.7743

$$R^2 \text{ (AJU.)} = 0.4921 \quad EE = 66.94 \quad n = 199$$

En *S. praecox* encontramos que las únicas variables que tuvieron un efecto significativo sobre **g** fueron **Ta** y **DPV** (Tabla 15), donde **Ta** tuvo un efecto positivo sobre **g**, mientras que **DPV** presentó un efecto negativo. Esto implica que la temperatura del aire favoreció la apertura de los estomas.

Tabla 14. Efecto de las variables ambientales y fisiológicas en la conductividad estomática en *D. viscosa* durante la época húmeda, de acuerdo con el análisis de regresión múltiple, con un nivel de significancia de 0.05% de probabilidad.

Variable independiente	coeficiente	error estandar	valor-t	nivel de significancia
Constante	-162.890	41.815	-3.895	0.0001
Ta	29.345	2.878	10.193	0.0000
DPV	-169.563	10.911	-15.540	0.0000
RFA	0.035	0.008	4.365	0.0000
Ψ_1	-4.668	18.916	-0.246	0.8054
<hr/>				
R^2 (AJU.) = 0.5961 EE = 54.53 n = 192				

Tabla 15. Efecto de las variables ambientales y fisiológicas en la conductividad estomática de *S. praecox* durante la época húmeda, de acuerdo con el análisis de regresión múltiple, con un nivel de significancia de 0.05% de probabilidad.

Variable independiente	coeficiente	error estandar	valor-t	nivel de significancia
Constante	-171.398	43.190	-3.968	0.0001
Ta	32.467	2.648	12.258	0.0000
DPV	-190.898	12.172	-15.682	0.0000
RFA	0.009	0.007	1.266	0.2071
Ψ_1	-9.776	32.175	-0.303	0.7616
<hr/>				
R^2 (AJU.) = 0.6272 EE = 50.48 n = 175				

El potencial hídrico de la hoja en esta época no tuvo ningún efecto sobre g . Esto se debe a que fue muy constante durante el día, probablemente a la gran disponibilidad de agua en el sustrato y almacenamiento de grandes cantidades de agua en sus tallos, lo cual provoca que las plantas mantengan altos potenciales de agua, manteniendo constante el potencial hídrico de la hoja.

La RFA no tuvo ningún efecto sobre g , de acuerdo con el análisis de regresión múltiple (tabla 15). Sin embargo, como g alcanzó su valor máximo en los primeros $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de RFA se decidió discriminar todos los datos mayores a este valor, y con los datos restantes se realizó un análisis de regresión múltiple (Apéndice 23A). Con este análisis se encontraron resultados muy similares al análisis donde se consideraron todos los datos (Tabla 15), donde T_a y DPV mostraron un efecto significativo sobre g , mientras que RFA y Ψ_l no tuvieron ningún efecto.

c) Anual.

Se juntaron los datos de la época seca y húmeda de cada especie, y se realizaron análisis de regresión múltiple, para conocer como las variables ambientales y fisiológicas afectaron la conductividad estomática de manera anual. En *B. cordata* se encontró que todas las variables estudiadas tuvieron un efecto significativo sobre g (Tabla 16). T_a , RFA y Ψ_l presentaron un efecto positivo sobre g , mientras que DPV tuvo un efecto negativo.

Este análisis nos muestra que el aumento de T_a y RFA favorecieron la apertura de los estomas, lo cual se había encontrado tanto en la época seca como en la húmeda. Pero también se encontró que Ψ_l favoreció la apertura de los estomas, lo cual no se había presentando en ninguna de las dos épocas del año por separado. Esto sugiere que el Ψ_l fue muy constante en cada época, pero cuando se analiza considerando las dos épocas juntas encontramos que el Ψ_l varía ampliamente, permitiendo una mayor g en la época húmeda que en la seca, lo cual es detectado por el análisis y esto indica que Ψ_l tiene un efecto significativo sobre g .

Tabla 16. Efecto de las variables ambientales y fisiológicas en la conductividad estomálica de *B. cordata* durante el año de 1996, de acuerdo con el análisis de regresión múltiple, con un nivel de significancia de 0.05% de probabilidad.

Variable independiente	coeficiente	error estandar	valor-t	nivel de significancia
Constante	-96.806	32.451	-2.983	0.0030
Ta	25.067	2.213	11.324	0.0000
DPV	-144.576	9.457	-15.287	0.0000
RFA	0.021	0.006	3.393	0.0008
Ψ_1	37.363	11.263	3.317	0.0010

$$R^2 \text{ (AJU.)} = 0.4629 \quad EE = 61.92 \quad n = 369$$

En *D. viscosa* encontramos que las variables que tuvieron un efecto significativo sobre *g* fueron Ta, DPV y Ψ_1 (Tabla 17), mientras que la RFA no presentó ningún efecto. Donde Ta y Ψ_1 tuvieron un efecto positivo sobre *g* mientras que DPV presentó un efecto contrario. Aunque RFA no tuvo ningún efecto significativo sobre *g* al 95% de significancia, si lo fue al 90% de significancia.

En *S. praecox* encontramos que las variables que tuvieron un efecto significativo sobre *g* fueron Ta, DPV y Ψ_1 (Tabla 18), donde Ta y Ψ_1 tuvieron un efecto positivo, mientras que DPV tuvo un efecto negativo, en tanto que RFA no presentó ningún efecto sobre *g*.

Tabla 17. Efecto de las variables ambientales y fisiológicas en la conductividad estomática de *D. viscosa* durante el año de 1996, de acuerdo con el análisis de regresión múltiple, con un nivel de significancia de 0.05% de probabilidad.

Variable independiente	coeficiente	error estandar	valor-t	nivel de significancia
Constante	-307.022	26.177	-11.728	0.0000
Ta	43.284	1.805	23.969	0.0000
DPV	-193.660	7.699	-25.151	0.0000
RFA	0.009	0.005	1.824	0.0689
Ψ_1	82.598	6.469	12.768	0.0000

$$R^2 \text{ (AJU.)} = 0.6894 \quad EE = 47.47 \quad n = 387$$

Como g alcanzó su máximo valor a los $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ se decidió eliminar todos aquellos datos mayores de este valor, y posteriormente con los datos restantes se realizó un análisis de regresión múltiple ($P < 0.05$) para conocer si **RFA** tenía un efecto sobre g , y con este nuevo análisis se encontró que **RFA** presentó un efecto significativo sobre g (Apéndice 24A).

Tabla 18. Efecto de las variables ambientales y fisiológicas en la conductividad estomática de *S. praecox* durante el año de 1996, de acuerdo con el análisis de regresión múltiple, con un nivel de significancia de 0.05% de probabilidad.

Variable independiente	coeficiente	error estandar	valor-t	nivel de significancia
Constante	-302.785	39.374	-7.690	0.0000
Ta	40.417	2.212	18.264	0.0000
DPV	-200.932	9.207	-21.822	0.0000
RFA	0.009	0.006	1.432	0.1533
Ψ_1	63.487	23.858	2.661	0.0083

R^2 (AJU.) = 0.6508 EE = 52.82 n = 270

6. CONCLUSIONES.

Los cambios en la radiación fotosintéticamente activa afectaron la conductividad estomática de las especies vegetales *Buddleia cordata* HBK, *Dodonaea viscosa* L. Jacq. y *Senecio praecox* L. de una forma hiperbólica, tanto en la época seca como en la húmeda.

La sensibilidad de la conductividad estomática a la radiación fotosintéticamente activa fue mayor durante la época húmeda que en la seca en las tres especies estudiadas.

La conductividad estomática de las especies fue afectada por la temperatura del aire en una forma parabólica, donde se observaron dos situaciones: 1) el cierre de los estomas se presentó en las temperaturas cardinales (altas y bajas), las cuales, fueron diferentes para cada especie y época del año, y 2) se observó una temperatura óptima para la conductividad estomática, siendo muy similar en la época húmeda en las tres especies y diferente en la época seca.

La conductividad estomática de las tres especies estudiadas disminuyó al aumentar la diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire tanto en la época seca como en la húmeda.

El efecto del potencial hídrico de la hoja sobre la conductividad estomática no se observó tanto en la época seca como en la húmeda. Pero cuando éste se consideró de manera anual se observó que la conductividad estomática decrecía conforme los valores del potencial hídrico disminuían. Esto nos muestra que en sitios como la Reserva del Pedregal de San Angel, es necesario realizar mediciones del potencial hídrico todo el año para conocer su efecto sobre la conductividad estomática de las especies perennifolias.

Con relación al potencial hídrico de la hoja encontramos que *D. viscosa* desarrolló potenciales hídricos muy bajos, mientras que los de *B. cordata* fueron intermedios y los de *S. praecox* fueron altos, lo cual, nos indica que *D. viscosa* es una especie que tolera la sequía, mientras que *B. cordata* es una especie que medianamente la tolera y *S. praecox* es una especie que la evade.

La conductividad estomática fue mayor durante la época húmeda que en la seca en las tres especies estudiadas, lo cual se debe a que existe mayor disponibilidad de humedad durante la época de lluvias.

7. RECOMENDACIONES.

Es necesario realizar mayor cantidad de mediciones tanto en mayor número de especies como en mayor número de individuos para formular modelos matemáticos que simulen y pronostiquen la conductividad estomática del sistema bajo diferentes condiciones ambientales.

Como la conductividad estomática de los individuos es un factor muy importante en el proceso de la evapotranspiración, es necesario realizar mediciones de la conductividad estomática de las especies dominantes de la región junto con las demás variables y parámetros de la evapotranspiración para conocer la evapotranspiración del sistema para realizar simulaciones y predicciones de ésta ante diferentes condiciones ambientales.

Es necesario generar mayor cantidad de datos en el campo en diferentes especies de diversas comunidades vegetales del trópico templado para conocer si otras especies de sitios más secos o más húmedos tienen respuestas semejantes a las encontradas en este trabajo con respecto a las diferentes variables microambientales y fisiológicas.

8. REFERENCIAS.

- Alvarez, F. J., Carabias, J., Meave, J., Moreno, P., Nava, D., Rodríguez, F., Tovar, C. y Valiente-Banuet, A. 1994. Proyecto para la creación de una reserva en el Pedregal de San Angel. En: Rojo, A. Ed. Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Angel: Ecología, Historial Natural y Manejo. Reimpresión. UNAM, México. Pp. 343-369.
- Aphalo, P. J. y Sánchez, R. A. 1986. Stomatal responses to light and drought stress in variegated leaves of *Hedera helix*. *Plant Physiology* 81, 768-773.
- Barradas, V. L. 1994. Instrumentación Biometeorológica. Ediciones Científicas Universitarias. Fondo de Cultura Económica. México. 113 pp.
- Barradas, V. L., Jones, H. G. y Clark, J. A. 1994. Stomatal responses to changing irradiance in *Phaseolus vulgaris* L. *Journal of Experimental Botany* 45, 931-936.
- Begg, J. E. 1980. Morphological adaptations of leaves to water stress. En: Turner N. C. and Kramer, P. J. Eds. Adaptations of Plants to Water and High Temperature Stress. John Wiley and Sons Inc. Pp. 33-42.
- Bidwell, R. 1993. Fisiología Vegetal. Ed. AGT. México. 788 pp.
- Boyer, J. S. 1989. Water potential and plant metabolism: comments on Dr. P. J. Kramer's article 'Changing concepts regarding plant water relations', Vol. 11, Number 7. pp. 565-568, and Dr. J. B. Passioura's response, pp. 569-571. *Plant, Cell and Environment* 12, 213-216
- Canny, M. J. 1990. What becomes of the transpiration stream?. *New Phytologist* 114, 341-368.
- , 1993. The transpiration stream in the leaf apoplast: water and solutes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 341, 87-100.
- Collatz, G. M., Ball, J. T., Grivet, G. y Berry, J. A. 1991. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer. *Agricultural and Forest Meteorology* 54, 107-136.
- Cutler, J. M., Rains, D. W. y Loomis, R. S. 1977. The importance of cell size in the water relations of plants. *Physiologia Plantarum* 40, 255-260.
- Daubenmire, R. F. 1990. Ecología vegetal. Ed. LIMUSA. México. Pp. 99-191.

- Davies, W. J. 1986. Plant physiology. A Treatise. Vol. IX: Water and solutes in plants (En: Steward F. C. Ed.). Academic Press, Inc. Pp. 49-114.
- Davies, W. J., Mansfield, T. A. y Hetherington, A. M. 1990. Sensing of soil water status and the regulation of plant growth and development. *Plant, Cell and Environment* 13, 709-719.
- 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.
- Devlin, R. M. 1982. Fisiología Vegetal. Ed. Pueblo y Educación. Segunda reimpresión. La Habana. Pp. 41-92.
- Enciso de la Vega, S. 1994. Las lavas de el Pedregal. En: Rojo, A. Ed. Reserva ecológica "El Pedregal" de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo. Reimpresión. UNAM, México. Pp. 123-127.
- Essau. 1970. Anatomía Vegetal. Segunda edición. Ediciones Omega S. A. Barcelona.
- Fanjul, L. y Barradas, V. L. 1985. Stomatal behaviour of two heliophile understorey species of a tropical deciduous forest in Mexico. *Journal of Applied Ecology* 22, 943- 954.
- Fitter, A. H. y Hay, R. K. M. 1987. Environmental physiology of plants. Academic Press Second edition. Pp. 150-179.
- Gollan, T., Schurr, U. y Schulze, E. D. 1992. Stomatal response to drying soil in relation to changes in the xylem sap composition of *Helianthus annuus* L. The concentration of cations, anions, amino acids in, and pH of, the xylem sap. *Plant Cell and Environment* 15, 551-559.
- Grace, J., Okali, D. U. U. y Fasehun F. E. 1982. Stomatal conductance of two tropical trees during the wet season in Nigeria. *Journal of Applied Ecology* 19, 659-670.
- Grantz, D. A. y Meinzer, F. C. 1990. Stomatal response to humidity in a sugarcane field: simultaneous porometric and micrometeorological measurements. *Plant, Cell and Environment* 13, 27-37.
- Grantz, D. A. y Zeiger, E. 1986. Stomatal responses to light and leaf-air water vapor pressure

- difference show similar kinetics in sugarcane and soybean. *Plant Physiology* 81, 865-868.
- Guehl, J. M. y Aussenac G. 1987. Photosynthesis decrease and stomatal control of gas exchange in *Abies alba* Mill. in response to vapor pressure difference. *Plant Physiology* 83, 316-322.
- Hale, M. G. y Orcutt, D. M. 1987. *The Physiology of Plants under Stress*. John Wiley & sons USA. Pp. 5-43.
- Hand, J. M., Young, E. y Vasconcelos, A. C. 1982. Leaf water potential, stomatal resistance, and photosynthetic response to water stress in peach seedlings. *Plant Physiology* 69, 1051-1054.
- Hartung, W., Heilmann, B. y Gimmler, H. 1981. Do chloroplasts play a role in abscisic acid synthesis? *Plant Sci. Lett.* 22, 235-242.
- Jarvis, P. G. 1976. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* 273, 593-610.
- , 1980. Stomatal Response to Water Stress in Conifers. En: Turner, N. C. and Kramer, P. J. Eds. *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. John Wiley and Son. Inc. USA. Pp. 105-122.
- Jones, H. G. 1992. *Plant and microclimate*. Cambridge University Press. Cambridge. Pp. 131-162.
- Kaufmann, M. R. 1976. Stomatal response of Engelmann spruce to humidity, light and water stress. *Plant Physiology* 57, 898-901.
- , 1982a. Leaf conductance as a function of photosynthesis photon flux density and absolute humidity difference from leaf to air. *Plant Physiology* 69, 1018-1022.
- , 1982b. Evaluation of season, temperature and water stress effects on stomata using a leaf conductance model. *Plant Physiology* 69, 1023-1026.
- Kramer, P. J. 1980. Drought, stress and the origin of adaptations. En: Turner, N. C. and Kramer, P. J. Eds. *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. John Wiley and Sons Inc. USA. Pp.10-20.

- Landsberg, J. J. y Butler, D. R. 1980. Stomatal response to humidity: implications for transpiration. *Plant, Cell and Environment* 3, 29-33.
- Levitt, J. 1972. Physiological Ecology. Responses of Plants to Environmental Stresses. Academic Press. Printed in USA. Pp. 323-423.
- Ludlow, M. M. 1980. Adaptative significance of stomatal responses to water stress. En: Turner N. C. y Kramer, P. J. Eds. Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress. John Wiley and Sons Inc. USA. Pp. 123-154.
- MacRobbie, E. A. C. 1987. Ionic relations of guard cells. En Zeiger et al., 1987. Pp. 125-162.
- Mansfield, T. A. 1973. The role of stomata in determining the response of plants to air pollutants. *Current Adv. Plant Science* 2, 11-20.
- Mansfield, T. A. 1986. Plant Physiology. The Physiology of Stomata: New Insights into old Problems. En: Steward, F. C. Ed. Vol IX. Academic Press, INC. Pp. 155-224.
- Mansfield, T. A., Hetherington, A. M. y Atkinson, C. J. 1990. Some current aspects of stomatal physiology. *Annual Review Plant Physiology* 41, 55-75.
- Meinzer F. C., Goldstein, G., Holbrook, N. M., Jackson, P. y Cavelier, J. 1993. Stomatal and environmental control of transpiration in a lowland tropical forest tree. *Plant, Cell and Environment* 16, 429-436.
- Monteith, J. L. 1965. Evaporation and environment. En: Soc. Exp. Biol. Symposium XIX. Ed. State and movement of water in Organism. Cambridge University Press, Cambridge. Pp 205-234.
- Mott, K. A. 1988. Do stomata respond to CO₂ concentrations other than intercellular?. *Plant Physiology* 86, 200-203.
- Neilson, R. E. y Jarvis, P. G. 1975. Photosynthesis in Sitka Spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.). VI. Response of stomata to temperature. *Journal of Applied Ecology* 12, 879-891.
- Odum, E. P. 1987. Ecología. Ed. Interamericana. Tercera edición. México. pp. 418-446.
- Pearson, M., Davies, W. J. y Mansfield, T. A. 1995. Asymmetric responses of adaxial and abaxial stomata to elevated CO₂: impacts on the control of gas exchange by leaves. *Plant, Cell and Environment* 18, 837-843.

- Penman, H. L. 1972. El ciclo del agua. La biosfera. Scientific American. Ed. Alianza. Editorial. . A. Madrid. Pp. 80-101
- Pitman, J. I. 1996. Ecophysiology of tropical dry evergreen forest, Thailand: measured and modelled stomatal conductance of *Hopea ferrea*, a dominant canopy emergent. *Journal of Applied Ecology* 33, 1366-1378.
- Raschke, K. y Humble G. D. 1973. No uptake of anions required by opening stomata of *Vicia faba*: Guard cells release hydrogen ions. *Planta* 115, 47-57.
- Raschke, K. 1975. Stomatal action. *Annu. Rev. Plant Physiology* 26, 309-340.
- Rojo, A. 1994. Plan de manejo reserva ecológica "El Pedregal" de San Angel. En: Rojo, A. Ed. Reserva ecológica "El Pedregal" de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo. UNAM, México. pp. 371-382.
- Rzedowski, J. y G. C. de Rzedowski. 1985. Flora Fanerogámica del Valle de México. Vol. II. C. E. C. S. A. México.
- Rzedowski, J. 1994. Vegetación del Pedregal de San Angel (Distrito Federal, México). En: Rojo, A. Ed. Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo. Reimpresión. UNAM, México. Pp. 9-65.
- Salisbury, F. B. y Ross, C. W. 1994. Fisiología Vegetal. Grupo Editorial Iberoamérica. México. Pp. 71-97.
- Sánchez, J. B. C. 1990. Análisis de algunas variables meteorológicas y su área de influencia en Ciudad Universitaria, D. F. durante el periodo 1963-1983. Tesis de Licenciatura en Geografía. Facultad de Filosofía y Letras. UNAM. México D. F. 115 p.
- Schnabl, H. y Zeigler, H. 1977. The mechanism of stomatal movement in *Allium cepa* L. *Planta* 136, 37-43.
- Schulze, E. D., Lange, O. L., Evenari, M., Kappen, L. y Buschbom, U. 1974. The role of air humidity and leaf temperature in controlling stomatal resistance of *Prunus armeniaca* L. under desert conditions. I. A simulation of the daily course of stomatal resistance. *Oecology* 17, 159-170.
- Schulze, E. D. 1986. Carbon dioxide and water vapour exchange in response to drought in the atmosphere and soil. *Annual Review of Plant Physiology* 37, 247-274.

- Sharkey, T. D. y Raschke, K. 1981a. Separation and measurement of direct and indirect effects of light on stomata. *Plant Physiology* 68, 33-40.
- , 1981b. Effect of light quality on stomatal opening in leaves of *Xanthium strumarium* L. *Plant Physiology* 68, 1170-1174.
- Street, H. E. y Öpik H. 1984. The Physiology of Flowering Plants their Growth and Development. Ed. Edward Arnold. Third edition. Pp. 53-72.
- Tardieu, F., Katerji, N., Bethenod, O., Zhang, J. y Davies, W. J. 1991. Maize stomatal conductance in the field: its relationship with soil and plant water potentials, mechanical constraints and ABA concentration in the xylem sap. *Plant, Cell and Environment* 14, 121-126.
- Treshow, M. y Anderson, F. K. 1989. Plant Stress from Air Pollution. John Wiley & Sons. Pp. 51-132.
- Turner, N. C. 1979. Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants. In: Mussell, H. and Staples, R. C. Eds. Stress physiology in crop plants. Wiley-Interscience, New York.
- , 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant and soil* 58: 339-366.
- , 1991. Measurement and influence of environmental and plant factors on stomatal conductance in the field. *Agricultural and Forest Meteorology* 54, 137-154.
- Warrit, B., Landsberg, J. J. y Thorpe, M. R. 1980. Responses of apple leaf stomata to environmental factors. *Plant, Cell and Environment* 3, 12-22.
- Whitehead, D., Okali, D. U. U. y Fasehun, F. E. 1981. Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria. *Journal of Applied Ecology* 18, 571-587.
- Woodward, F. I. y Bazzaz, F. A. 1988. The responses of stomatal density to CO₂ partial pressure. *Journal of Experimental Botany* 39, 1771-1781.
- Woodward, F. I. y Kelly, C. K. 1995. The influence CO₂ concentration on stomatal density. *New Phytol.* 131, 311-327.

- Zhang, J. y Davies, W. J. 1990. Changes in the concentration of ABA in xylem sap as a function of changing soil water status can account for changes in leaf conductance and growth. *Plant, Cell and Environment* 13, 277-285.
- Zimmermann, M. H. 1980. Transport in the xylem. En: Zimmermann, M. N. and Brown, C. L. Eds. *Tress Structure and Function*. Springer-Verlag. Fourth printing. Pp. 169-216
- Zimmermann, U., Meinzer, F. C., Benkert, R., Zhu, J. J., Schneider, H., Goldstein, G., Kuchenbrod, E. y Haase, A. 1994. Xylem water transport: is the available evidence consistent with the cohesion theory?. *Plant, Cell and Environment*. pp. 1169-1181.

9. APENDICE.

Apéndice 1A. Análisis de Varianza de la temperatura del aire que se presentó en *B. cordata*, *D. viscosa* y *S. praecox* en la época seca, con un nivel de significancia del 0.05% de probabilidad.

Fuente de variación	suma de cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signif.
Ent. gru.	41.272	2	20.635	0.936	0.3928
Den. gru.	11176.623	507	22.044		
Total	11217.895	509			

Apéndice 2A. Análisis de Varianza de la diferencia de presión de vapor hoja-aire en *B. cordata*, *D. viscosa* y *S. praecox* en la época seca, con un nivel de significancia del 0.05 de probabilidad.

Fuente de variación	suma de cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signif.
Ent. gru.	0.641	2	0.320	0.283	0.7540
Den. gru.	575.756	507	1.135		
Total	576.398	509			

Apéndice 3A. Análisis de Varianza de la radiación fotosintéticamente activa en *B. cordata*, *D. viscosa* y *S. praecox* en la época seca, con un nivel de significancia del 0.05% de probabilidad.

Fuente de variación	suma de cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signif.
Ent. gru.	6.449	2	322469.5	1.199	0.3023
Den. gru.	1.363	507	268892.0		
Total	1.369	509			

Apéndice 4A. Análisis de Varianza de la temperatura del aire que se presentó en *B. cordata*, *D. viscosa* y *S. praecox* en la época húmeda, con un nivel de significancia del 0.05% de probabilidad.

Fuente de variación	suma de cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signif.
Ent. gru.	18.819	2	9.409	0.899	0.4074
Den. gru.	6581.880	629	10.464		
Total	6600.699	631			

Apéndice 5A. Análisis de Varianza de la diferencia de presión de vapor hoja-aire en *B. cordata*, *D. viscosa* y *S. praecox* en la época húmeda, con un nivel de significancia del 0.05% de probabilidad.

Fuente de variación	suma de cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signif.
Ent. gru.	0.876	2	0.438	0.883	0.4139
Den. gru.	312.003	629	0.496		
Total	312.879	631			

Apéndice 6A. Análisis de Varianza de la radiación fotosintéticamente activa en *B. cordata*, *D. viscosa* y *S. praecox* en la época húmeda, con un nivel de significancia del 0.05% de probabilidad.

Fuente de variación	suma de cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signif.
Ent. gru.	1.690	2	844979.1	2.684	0.0691
Den. gru.	1.951	620	314818.7		
Total	1.968	622			

Apéndice 7A. Análisis de Varianza de la temperatura del aire entre la época seca y húmeda en *B. cordata*, con un nivel de significancia del 0.05% de probabilidad.

Fuente de variación	suma de cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signif.
Ent. gru.	110.542	1	110.542	6.062	0.0142
Den. gru.	7567.944	415	18.236		
Total	7678.487	416			

Apéndice 8A. Análisis de Varianza de la diferencia de presión de vapor hoja-aire entre la época seca y húmeda en *B. cordata*, con un nivel de significancia del 0.05% de probabilidad.

Fuente de variación	suma de cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signif.
Ent. gru.	14.541	1	14.541	16.329	0.0001
Den. gru.	369.561	415	0.890		
Total	384.103	416			

Apéndice 9A. Análisis de Varianza de la radiación fotosintéticamente activa entre la época seca y húmeda en *B. cordata*, con un nivel de significancia del 0.05% de probabilidad.

Fuente de variación	suma de cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signif.
Ent. gru.	3.522	1	3522124.3	11.511	0.0008
Den. gru.	1.269	415	305981.5		
Total	1.305	416			

Apéndice 10A. Análisis de Varianza de la diferencia de presión de vapor hoja-aire entre la época seca y húmeda en *D. viscosa*, con un nivel de significancia del 0.05% de probabilidad.

Fuente de variación	suma de cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signif.
Ent. gru.	18.106	1	18.106	24.444	0.0000
Den. gru.	303.694	410	0.740		
Total	321.800	411			

Apéndice 11A. Análisis de Varianza de la radiación fotosintéticamente activa entre la época seca y húmeda en *D. viscosa*, con un nivel de significancia del 0.05% de probabilidad.

Fuente de variación	suma de cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signif.
Ent. gru.	5.392	1	5392493	20.749	0.0000
Den. gru.	1.065	410	259887		
Total	1.119	411			

Apéndice 12A. Análisis de Varianza de la diferencia de presión de vapor hoja-aire entre la época seca y húmeda en *S. praecox*, con un nivel de significancia del 0.05% de probabilidad.

Fuente de variación	suma de cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signif.
Ent. gru.	11.542	1	11.542	16.734	0.0001
Den. gru.	214.503	311	0.689		
Total	226.045	312			

Apéndice 13A. Análisis de Varianza de la radiación fotosintéticamente activa entre la época seca y húmeda en *S. praecox*, con un nivel de significancia del 0.05% de probabilidad.

Fuente de variación	suma de cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signif.
Ent. gru.	1538774	1	1538773	4.743	0.0302
Den. gru.	97979638	302	324435		
Total	99518412	303			

Apéndice 14A. Análisis de Varianza de la temperatura del aire entre la época seca y húmeda en *D. viscosa*, con un nivel de significancia del 0.05% de probabilidad.

Fuente de variación	suma de cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signif.
Ent. gru.	48.646	1	48.646	3.279	0.0709
Den. gru.	6082.659	410	14.835		
Total	6131.306	411			

Apéndice 15A. Análisis de Varianza de la temperatura del aire entre la época seca y húmeda en *S. praecox*, con un nivel de significancia del 0.05% de probabilidad.

Fuente de variación	suma de cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signif.
Ent. gru.	1.487	1	1.487	0.113	0.7410
Den. gru.	4107.899	311	13.208		
Total	4109.386	312			

Apéndice 16A. Análisis de Varianza del potencial hídrico de la hoja entre la época seca y húmeda en *B. cordata*, con un nivel de significancia del 0.05% de probabilidad.

Fuente de variación	suma de cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signif.
Ent. gru.	2.345	1	2.345	25.308	0.0000
Den. gru.	34.947	377	0.092		
Total	37.293	378			

Apéndice 17A. Análisis de Varianza del potencial hídrico de la hoja entre la época seca y húmeda en *D. viscosa*, con un nivel de significancia del 0.05% de probabilidad.

Fuente de variación	suma de cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signif.
Ent. gru.	27.368	1	27.368	173.506	0.0000
Den. gru.	61.517	390	0.157		
Total	88.885	391			

Apéndice 18A. Análisis de Varianza del potencial hídrico de la hoja entre la época seca y húmeda en *S. praecox*, con un nivel de significancia del 0.05% de probabilidad.

Fuente de variación	suma de cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signif.
Ent. gru.	0.126	1	0.126	5.917	0.0156
Den. gru.	5.939	277	0.021		
Total	6.066	278			

Apéndice 19A. Análisis de Varianza del potencial hídrico de la hoja en *B. cordata*, *D. viscosa* y *S. praecox* en la época seca, con un nivel de significancia del 0.05% de probabilidad.

Fuente de variación	suma de cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signif.
Ent. gru.	145.300	2	72.650	510.72	0.0000
Den. gru.	65.718	462	0.142		
Total	211.019	464			

Apéndice 20A. Análisis de Varianza del potencial hídrico de la hoja en *B. cordata*, *D. viscosa* y *S. praecox* en la época húmeda, con un nivel de significancia del 0.05% de probabilidad.

Fuente de variación	suma de cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signif.
Ent. gru.	72.578	2	36.289	642.20	0.0000
Den. gru.	32.322	572	0.056		
Total	104.900	574			

Apéndice 21A. Análisis de Varianza del rango de la temperatura del aire que se presentó en los meses de la época seca y húmeda de 1996. Los datos fueron proporcionados por la estación meteorológica de Ciudad Universitaria. UNAM, México. D. F.

Fuente de variación	suma de cuadrados	g. l.	cuadrado medio	razón-F	nivel de signif.
Ent. gru.	81.900	1	81.900	15.48	0.0043
Den. gru.	42.320	8	5.290		
Total	124.221	9			

Apéndice 22A. Efecto de las variables ambientales y fisiológicas en la conductividad estomática de *S. praecox* durante la época seca con datos menores de $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, de acuerdo con un análisis de regresión múltiple, con un nivel de significancia de 0.05% de probabilidad.

Variable independiente	coeficiente	error estandar	valor-t	nivel de significancia
Constante	-34.792	21.303	-1.633	0.1150
Ta	2.216	1.311	1.690	0.1033
DPV	-17.548	5.738	-3.057	0.0053
RFA	0.051	0.007	7.318	0.0000
Ψ_1	-38.844	11.545	-3.364	0.0025

R^2 (AJU.) = 0.9431 EE. = 3.167 n = 30

Apéndice 23A. Efecto de las variables ambientales y fisiológicas en la conductividad estomática de *S. praecox* durante la época húmeda con datos menores de $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, de acuerdo, con un análisis de regresión múltiple, con un nivel de significancia de 0.05% de probabilidad.

Variable independiente	coeficiente	error estandar	valor-t	nivel de significancia
Constante	-165.314	68.002	-2.431	0.0178
Ta	31.696	5.818	5.447	0.0000
DPV	-175.646	28.737	-6.112	0.0000
RFA	-0.050	0.034	-1.455	0.1503
Ψ_1	24.683	29.216	0.844	0.4012

R^2 (AJU.) = 0.4536 EE. = 30.000 n = 71

Apéndice 24A. Efecto de las variables ambientales y fisiológicas en la conductividad estomática de *S. praecox* durante el año de 1996 con datos menores de $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, de acuerdo con un análisis de regresión múltiple, con un nivel de significancia de 0.05% de probabilidad.

Variable independiente	coeficiente	error estandar	valor-t	nivel de significancia
Constante	-251.092	50.333	-4.988	0.0000
Ta	44.765	3.078	14.540	0.0000
DPV	-232.042	14.570	-15.925	0.0000
RFA	-0.144	0.042	-3.424	0.0008
Ψ_1	121.142	33.447	3.621	0.0004

R^2 (AJU.) = 0.6869 EE. = 50.291 n = 101