

31  
2Ej.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

EFFECTO DE LOS EVENTOS LLUVIOSOS EN LA  
RESPUESTA ESTOMATICA DE *Buddleia cordata* H.B.K.  
(LOGANIACEAE) y *Verbesma virgata*, Cav  
(COMPOSITAE) DEL PEDREGAL DE SAN ANGEL.

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

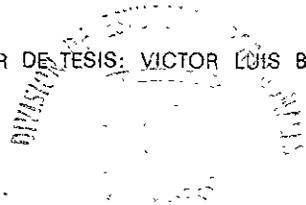
**B I O L O G A**

P R E S E N T A :

**JAINA NICKTE CORONA VELAZQUEZ**



DIRECTOR DE TESIS: VICTOR LUIS BARRADAS MIRANDA.



MEXICO, D. F. FACULTAD DE CIENCIAS  
REG. DE LIBROS

1999.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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 esta 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.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVENIDA DE  
MEXICO

M en C Virginia Abrín Batúle  
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
P r e s e n t e

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:  
Efecto de los eventos lluviosos en la respuesta estomática de Buddleia cordata  
H.B.K. (Loganiaceae) y Verbesina virgata Cav. (Compositae) del Pedregal de San  
Angel.  
realizado por Jaina Nickte Corona Velázquez

con número de cuenta 9150669-4 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis  
Propietario  
Propietario  
Propietario  
Suplente  
Suplente

Dr. Víctor Luis Barradas Miranda

Dr. Carlos Rafael Vázquez Yanes

Dra. ~~Palma Delfina Lucía Orozco~~ Segovia

M. en C. María Esther Sánchez Coronado

M. en C. Agustín de Jesús Quiroz Flores

Consejo Departamental de Biología

Dra. ~~Edna María Suárez Díaz~~

*Edna M. Suárez D.*

*[Handwritten signatures and initials corresponding to the names in the list above]*

*A mis padres Angeles y Eduardo:*

*por todo su cariño, apoyo y confianza que me dan día tras día*

*A mis hermanas:*

*Erika, por todos sus consejos*

*Lolbé, por todo lo que hemos vivido juntas*

*Dafne, por sus sonrisas que siempre me dan ánimo*

*Mariana, por su ternura*

*Melissa , mi pinga que siempre me enseña algo nuevo de la vida*

*a mi hermano Angel Eduardo, que ilumina mi camino*

*y a Eduardo Ivan, hermoso bebé que forma parte de mi corazón.*

*Una tras otra las olas presurosas  
encrespan su verde movimiento  
y chillan su alba espuma  
en lo oscuro de las playas.*

*Una tras otra las nubes vagarosas  
Rasgan su redondo movimiento  
y el sol templá el espacio  
del aire entre nubes escasas.*

*Indiferente a mí y yo a ella,  
la naturaleza de este día calmo  
apenas si hurta en mí el sentir  
que se desvanece en el tiempo.*

*Solo una vaga pena inconsecuente  
separa un momento a la puerta de mi alma  
y tras mirarme un poco  
pasa, sonriendo de la nada*

*Fernando Pessoa*

*La profecía...  
cuando amaine la tormenta, cuando la lluvia y fuego dejen en paz otra vez  
la tierra, el mundo ya no será mundo, sino algo mejor.*

*Selva Lacandona, agosto 1992*

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a el Dr. Víctor L. Barradas Miranda por todo su tiempo, enseñanzas, confianza y apoyo que me dio para la realización de este trabajo

Al Dr Carlos Vázquez Yanes, a la Dra. Alma Orozco Segovia, a la M en C. Ma. Esther Sánchez Coronado y al M en C. Agustín Quiroz por todos sus comentarios y granito de arena que ayudaron a mejorar este trabajo.

A Marithza por todos sus consejos, amistad, sonrisas, porras, por ser una gran amiga y por tantas cosas que hemos compartido juntas.

A Alfredo Ramos por sus consejos, su amistad y su ayuda incondicional.

A Daniel Degollado, Marithza y Alfredo por todo el trabajo que realizamos en el paradisiaco lugar de la Reserva del Pedregal de San Angel.

A mi banda; Gaby, Clara, Marithza, Elia, Angélica, Dolores, Alejandra, Lilia, Juan y David, por que cada uno de ellos significa una pieza clave en mi vida, por todo su cariño, sus consejos, su amistad incondicional y tantas chiquiaventuras que hemos vivido juntos.

A mis compañeros Alejandra Serrato, Paty Figueroa, Rafa, Roberto, Camilo, Luis, Alfredo Stevenson , Noé, Edi, Paula y a todos mis amigos de la Fac. por todo su cariño y amistad. A Rene (mi ídolo), por sus consejos, sonrisas, por darme ánimos, y ser un gran amigo,

A mis amigos del universum Tere, Isabel, Enrique, Aidé, Adrián (por todo el tiempo compartido y su poesía), Fabiola, Felipe, Ernesto, Armando, Ivonne, Jorge, Saul, Lulu, por su amistad, cariño, porras y apoyo.

A mis maestros de la Facultad de Ciencias que me enseñaron querer mi carrera.

A Lupita barajas (por su amistad) y al Dr Javier Álvarez por su apoyo y consejos

A mis compañeros del laboratorio, Ivonne, Angelica, esther, Nayeli, Paty, Leo, Mario, Ana, pilar, Rogelio, Cristina, América por todos sus consejos, momentos que hemos compartido, por su gran compañerismo y su apoyo.

A mi tía casilda por ser el solesito que siempre me da animo para continuar.

A toda mi familia por todo su apoyo y cariño, en especial a mis abuelitos por todo su amor y enseñanzas. A mis tíos y primos por todo los momentos que hemos compartido.

A mis cuñados Erik, Jesús del Toro y Emilio por todo su cariño, amistad y apoyo incondicional.

A Mario B., Gabriel G. M., Fernando B., Mercedes S. y Sub. Marcos que también forman parte de mi concepción del mundo.

A la Universidad Autónoma de México y al Instituto de Ecología

Este trabajo de investigación se realizó con el financiamiento otorgado por la DGAPA, UNAM en el proyecto IN2109995

## INDICE

AGRADECIMIENTOS	I
RESUMEN	i
1.- INTRODUCCION	1
2.- OBJETIVOS	2
3.- ANTECEDENTES	3
3.1 Importancia del agua para las plantas	3
3.2 Ciclo del agua	3
3.3 Disponibilidad de agua para las plantas	5
3.4 Sistema suelo-planta-atmósfera	7
3.4.1 Transpiración	10
3.4.2 Estomas	11
3.4.3 Conductividad estomática	13
4 - MATERIALES Y METODOS	15
4.1 Zona de estudio	15
4.1.1 Localización	15
4.1.2 Clima	15
4.1.3 Topografía y suelo	17
4.1.4 Vegetación	17
4.2 Material vegetal	18
4.3 Variables fisiológicas	19
4.3.1 Conductividad estomática	19
4.3.2 Conductividad promedio y máxima	20
4.3.3 Potencial hídrico	22
4.4 Precipitación	22
4.5 Evento lluvioso	23
4.6 Análisis de resultados	24
5 - RESULTADOS Y DISCUSION	26
5.1 Precipitación pluvial	26
5.2 Conductividad estomática	26
5.3 Potencial hídrico	32
5.4 Efecto de los eventos lluviosos en la conductividad estomática	37
5.5 Efecto de los eventos lluviosos en el potencial hídrico mínimo y el medido a las 09:00 h.	41
5.6 Efecto del potencial hídrico en la conductividad estomática.	45
6.- CONCLUSIONES	51
7 - REFERENCIAS	52

## RESUMEN

En este estudio se determinó el efecto de los eventos lluviosos y del potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ) en la conductividad estomática ( $g_s$ ) tanto máxima como promedio de *Buddleia cordata* y *Verbesina virgata* de la Reserva del Pedregal de San Angel. Los registros de precipitación se tomaron de la estación climatológica de la Ciudad Universitaria de la UNAM. Las mediciones de  $\Psi_f$  y  $g_s$  se realizaron a partir de julio de 1996 a marzo de 1997. Los datos de resistencia estomática se obtuvieron a través de un porómetro de estado estable (LI-1600, Licor, Ltd., Lincoln Nebraska, E.U.A.).

Desde el inicio de las mediciones en la época húmeda se encontró que los valores de conductividad máxima de *B. cordata* ( $703 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) fueron significativamente mayores comparados con los de *V. virgata* ( $286.5 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ). El potencial hídrico mínimo en ambas especies se presentó al inicio de la época seca, siendo en *B. cordata* y *V. virgata* de  $-2.12$  y  $-2.32$  Mpa, respectivamente.

Se realizaron análisis de regresión simple para determinar el efecto de los eventos lluviosos en  $g_s$  y  $\Psi_f$  de las dos especies. En el caso de la conductividad estomática *B. cordata* presentó un efecto significativo ( $P < 0.005$ ) con el evento lluvioso de un día anterior y decadal, mientras que *V. virgata* fue afectada por el evento de tres días antes y el decadal ( $P < 0.05$ ). Esto probablemente indica que la precipitación es un factor que induce el movimiento estomático, y que las variaciones de la conductividad pueden ser provocadas por cambios en la distribución de la precipitación y disponibilidad de agua en el sustrato, además es posible que éstas especies dispongan del agua de acuerdo a su distribución radical dando a éstas la capacidad de utilizarla cuando está disponible.

Por otra parte no se encontró un efecto significativo de los eventos lluviosos en el potencial hídrico foliar medido a las 09:00 h en ambas especies, probablemente porque  $g_s$  esté controlando el flujo de agua y no el  $\Psi_f$ .

Finalmente se encontró en regresiones simples que el potencial hídrico foliar presentó un efecto significativo sobre  $g_s$  durante el periodo de estudio en las dos especies. Sin embargo al realizar un análisis de regresión múltiple se observó un efecto significativo del  $\Psi_f$  pero menor comparado con las otras variables microclimáticas.

## 1. INTRODUCCIÓN

El Pedregal de San Angel es un sitio caracterizado por su alta riqueza florística, resultado de la topografía heterogénea del lugar, un marcado patrón de precipitación y su tipo de sustrato (Rzedowsky, 1954). Todo esto lo hace ser un sitio de gran interés biológico, pues resulta importante conocer como es que las plantas se adaptan para vivir en tales condiciones físicas.

Un factor muy importante para el establecimiento, crecimiento y sobrevivencia de las plantas en un lugar como este es el agua, ya que esta sustancia es esencial para la vida vegetal, y su disponibilidad influirá determinadamente en la presencia y distribución de los diferentes tipos de especies (Daubenmire, 1982). En el Pedregal de San Angel la principal fuente de agua es la precipitación, la cual se presenta durante los meses de junio a octubre (época húmeda) quedando los siguientes siete meses en tiempo de sequía (época seca) (Rzedowsky, 1954).

El control principal del flujo de agua en la planta son los estomas de las hojas, y su respuesta dependerá tanto de las condiciones climáticas como fisiológicas de la especie (Bidwell, 1993), por lo tanto resulta interesante conocer el uso del agua a través de ellos, y su comportamiento en las diferentes épocas estacionales.

Por otra parte, el sustrato del Pedregal es de tipo litosol, lo que significa que los suelos presentan poca profundidad hallándose por encima de roca basáltica. Esta característica produce una mayor infiltración y evaporación del agua disminuyendo su disponibilidad en la zona. Por ello resulta importante conocer el comportamiento estomático como una adaptación ante los diferentes períodos lluviosos en estas condiciones. Por otro lado, este tipo de sustrato afecta el contenido de agua y la disposición de las raíces, por lo que probablemente los eventos lluviosos tengan un efecto en la fisiología de las plantas del Pedregal.

Finalmente este estudio es de gran importancia ya que son pocos los trabajos que existen de este tema en condiciones naturales permitiendo conocer el uso del agua de una comunidad vegetal como el Pedregal.

Este trabajo forma parte del proyecto “Uso del agua por la vegetación de un matorral xerófilo que se desarrolla en un litosol de la subcuenca de México (Reserva del Pedregal de San Angel)” (DGAPA IN210995).

## **2. OBJETIVOS:**

### **GENERAL:**

- Determinar el efecto de los eventos lluviosos en la respuesta estomática de *Buddelia cordata* H.B.K. y *Verbesina virgata* Cav.

### **PARTICULARES:**

- Encontrar si existe una relación entre los eventos lluviosos en la conductividad estomática y el potencial hídrico de ambas especies.
- Analizar en las dos especies la relación entre el potencial hídrico y la conductividad estomática en la época húmeda y seca del Pedregal de San Angel.

### **3. ANTECEDENTES**

#### **3.1 Importancia del agua para las plantas terrestres**

Los diferentes factores ambientales que interactúan en un ecosistema afectan entre otras cosas al tipo de vegetación que puede existir en un área determinada. De éstos el agua es probablemente uno de los factores que más afectan a la vegetación (Schulze, 1991; Bidwell, 1993), ya que su disponibilidad y distribución (espacial y temporal) determinará la presencia de las diferentes especies, el desarrollo de características morfológicas y fisiológicas así como adaptaciones que puedan presentar (Medina, 1977).

El agua es la sustancia esencial para la vida de las plantas, ya que es el mayor constituyente celular (a veces hasta el 95% de su peso total), actúa como solvente y portador de los nutrientes desde el suelo hasta la planta (Tamhane, 1986; Vázquez-Yanes, 1987), y sirve como medio de reacciones bioquímicas determinantes para procesos fisiológicos y metabólicos, que influirán en conjunto en el crecimiento, desarrollo y producción de la misma (Medina, 1977; Rodríguez, 1989).

#### **3.2 Ciclo del agua**

Como el ciclo del agua juega un papel importante en las comunidades vegetales se describe a continuación. Una vez que el agua del océano y la superficie terrestre se evapora, el vapor es acarreado por los vientos hacia los continentes y a medida que se eleva se condensa por enfriamiento formando nubes, cayendo más tarde su contenido en forma de precipitación (lluvia, granizo y/o nieve). De esa agua, una parte se evapora en la superficie terrestre o es transpirada por las plantas, y la otra parte llega a la superficie produciendo aguas de escurrimiento, o se infiltra en el suelo formando corrientes y almacenes subterráneos que desembocan en ríos que llegan finalmente al océano repitiéndose así el ciclo (Fig. 1) (Tamhane, 1986; Sumner, 1988).

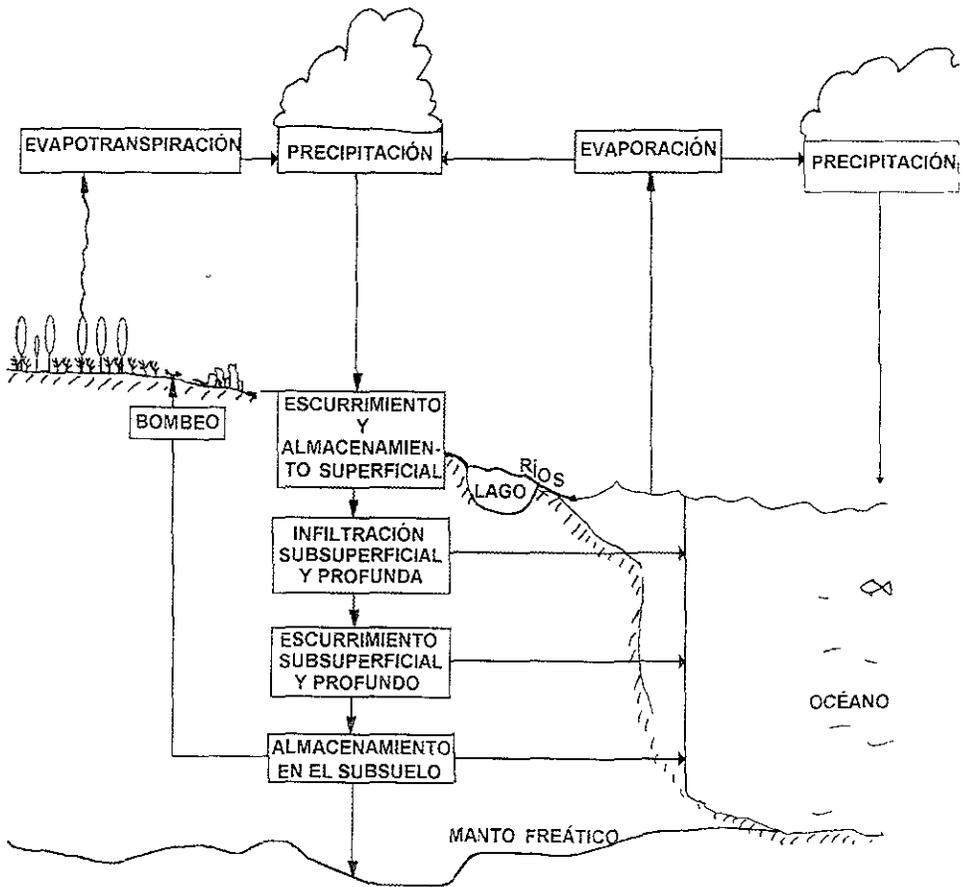


Fig. 1. Ciclo del agua.

Los elementos claves del ciclo son la precipitación, la transpiración y la evaporación (Sumner, 1988), esta última es muy importante ya que la atmósfera cercana a la superficie terrestre casi siempre está lo suficientemente seca para permitirla, y es tan grande la capacidad de retención de humedad de la atmósfera, que aproximadamente 3/4 partes de lo que se precipita en la superficie terrestre se evapora en el aire antes de que pueda ir de los continentes a los océanos (Daubenmire, 1982).

La demanda evaporativa del aire aumenta con las altas temperaturas, vientos fuertes y con baja humedad relativa. Indirectamente el poder de evaporación del aire es importante para las plantas por su influencia sobre la efectividad de la precipitación en el abastecimiento de la humedad del suelo. La evaporación de la superficie puede secar “un suelo normal” hasta una profundidad de 2 a 3 dm. Cualquier cantidad de precipitación que no penetre más allá de esta profundidad puede retornar de nuevo a la atmósfera directamente y por lo tanto, sólo está disponible para las plantas con raíces poco profundas por un periodo breve. La sequía de las capas del suelo localizadas a más de 3 dm se debe completamente a la absorción de las raíces (Daubenmire, 1982).

### **3.3 Disponibilidad de agua para las plantas**

Las plantas terrestres tienen acceso directo al agua interceptada de la lluvia o condensada del rocío, absorbiéndola a través de la superficie foliar, pero este proceso no es tan importante. El recurso hídrico principal se encuentra en el suelo (Daubenmire, 1982; Fitter, 1983; Vázquez-Yanes, 1987), ya que el agua penetra en él formándose así una reserva y con frecuencia, un exceso o déficit de agua limitan el crecimiento de la planta (Fanjul y Barradas, 1987).

Muchos estudios han demostrado que la humedad del suelo en un ecosistema natural representa un aspecto muy importante del ambiente de la planta (Tamhane, 1986; Vázquez-Yanes, 1987), ya que casi toda diferencia de lluvia que cae en la superficie terrestre (total o distribución estacional) produce una variación en las poblaciones, porque

para que una planta pueda desarrollarse en una determinada región tanto su ciclo de vida como sus requerimientos deben de concordar con el clima al grado que le permitan un buen crecimiento, así como una reproducción adecuada (Daubenmire, 1982).

Aunque toda la humedad del suelo en una comunidad vegetal natural proviene de la precipitación no toda el agua que ingresa al sistema se encuentra disponible para las plantas ya que la retención de ésta, depende del tipo de suelo y sus características como la textura, estructura, la cantidad de materiales coloidales, inorgánicos y orgánicos etc., (Ritchie, 1981; Begon, 1988). Existiendo así, un tipo de clasificación del agua del suelo, la cual se basa en las fuerzas con la que el suelo la retiene. La clasificación es la siguiente (Rojas, 1972; Daubenmire, 1982):

**Agua gravitacional:** Es cualquier cantidad de agua que se filtre a través de un suelo húmedo en respuesta a la gravedad. Este tipo de agua solo está disponible para las plantas cuando las lluvias se siguen unas a otras en una sucesión rápida.

**Agua capilar:** A medida que el agua gravitacional se filtra por las capas superiores del suelo, una parte se va quedando almacenada ya que responde a la capilaridad y que constituye la fuente principal de agua para las plantas. Al porcentaje de contenido de humedad del suelo cuando el drenaje es casi nulo se le llama capacidad de campo o capilar.

**Agua higroscópica:** Es el agua restante que no puede ser absorbida por las raíces por la fuerza de atracción que existe entre ésta y el suelo. Este tipo de agua va dejando de ser líquida y por lo tanto deja de ser activa en términos biológicos.

**Agua combinada:** Es el agua que permanece unida a óxidos hidratados de aluminio, hierro etc

Además de esto, la cantidad de agua disponible para las plantas depende también de la distribución del tamaño de los poros del suelo, la concentración de solutos, y la temperatura ya que ésta afecta a la disponibilidad del agua a través del efecto de viscosidad (Fitter, 1983).

Por otro lado, la estructura de una planta también se encuentra profundamente afectada por la cantidad de agua existente en el medio externo. Esto por ejemplo, se puede observar en las plantas xerófitas, las cuales son capaces de tolerar, al menos temporalmente

condiciones muy secas ya que poseen un sistema radical muy desarrollado que les permite explorar un gran volumen del sustrato y les asegura un suministro de agua en suelos de bajo contenido hídrico, así mismo les da la capacidad para disminuir la tasa de transpiración a un nivel extremadamente bajo durante la marchitez permanente (Daubenmire, 1982) Además, estas plantas presentan formaciones que minimizan la pérdida de agua por transpiración. Estas formaciones comprenden entre otras características estomas hundidos, pubescencia superficial en las hojas, pequeños espacios intercelulares en las hojas, enrollamiento de los limbos, etc. (Sutcliffe, 1980).

### 3.4 Sistema suelo-planta-atmósfera

El agua del suelo fluye a lo largo de la planta por el continuo suelo-planta-atmósfera, siendo este el responsable de determinar el estado hídrico de la planta (Sutcliffe, 1979)

Este continuo se genera por la diferencia de presión de succión que existe entre la planta y la atmósfera (ya que ésta última por lo general no se encuentra saturada de vapor de agua), encontrando así que el agua fluye de un menor potencial de succión a uno mayor (Medina, 1977). El potencial de succión del suelo en condiciones normales de agua varía entre 0, 1 y 10 atm; en las hojas van de 2 a 15 atm, en tanto que en la atmósfera oscilan entre 100 y 2000 atm (Milthorpe y Moorby, 1974) explicando esto por sí sólo el ascenso de la columna de agua hasta la copa de los árboles y la dirección del sistema (suelo-planta-atmósfera).

Además de la diferencia de presión de succión este continuo también se da por la existencia de un gradiente de potencial hídrico, el cual es la diferencia del potencial químico entre el agua pura y el agua de cualquier parte del sistema de la planta en las mismas condiciones de presión y temperatura (Salisbury, 1994). El gradiente se produce en consecuencia de la pérdida hídrica de las hojas a través de la transpiración, originándose así un potencial en la hoja más bajo que el potencial hídrico del xilema, este más bajo que

el de la raíz, y el último menor que el del suelo. Es decir se establece una tensión por el gradiente de potencial hídrico en la planta con el cual el agua tiende a subir del suelo a la hoja, y la vía se da desde la superficie de la raíz al sitio de evaporación que son principalmente los estomas (Fitter, 1983). La fuerza de tensión-cohesión de las partículas del agua en las columnas del xilema permiten este ascenso (Rojas, 1972; Bidwell, 1993)

Siguiendo a Van Den Honert (1948) muchos trabajos han estimado los tamaños de las resistencias del flujo ofrecidas por las diferentes secciones del camino del agua, y tratan a la planta como un sistema hidráulico de una serie simple de resistencias a través de las cuales fluye el agua en respuesta a un gradiente de potencial hídrico similar a la expresión análoga a la ley de Ohm (Fig. 2).

La ley de Ohm describe el flujo de una corriente eléctrica en respuesta a una diferencia de potencial eléctrico. La fórmula que describe este flujo es la siguiente (Fitter, 1987):

$$F = ((\Psi_{rs} - \Psi_{hoja}) / R) = (\Delta\Psi_{raiz} / r_{raiz}) = (\Delta\Psi_{tallo} / r_{tallo}) = (\Delta\Psi_{hoja} / r_{hoja})$$

donde F, es la tasa en estado estable del flujo de agua a través de la planta, R es la suma de todas las resistencias;  $\Psi_{rs}$ , es el potencial hídrico del suelo a la superficie radical,  $\Psi_{hoja}$  es el potencial hídrico de la hoja,  $\Delta\Psi$  y r representan la diferencia en el potencial hídrico, y la resistencia al flujo en diferentes secciones del sistema respectivamente (Fitter, 1987).

Como vemos este sistema análogo incluye potenciales y resistencias en el suelo, tallo y hojas, y maneja tanto el intercambio del agua como el almacenaje, es decir describe el movimiento del agua en el continuo como un flujo a través de una cadena de resistencias (Fig. 2). En este análogo el estoma tiene una influencia importante sobre las resistencias ya que emplea un control tanto en el movimiento del agua a través de todo el sistema, así como en la tasa de transpiración (Sutcliffe, 1979; Fitter, 1987).

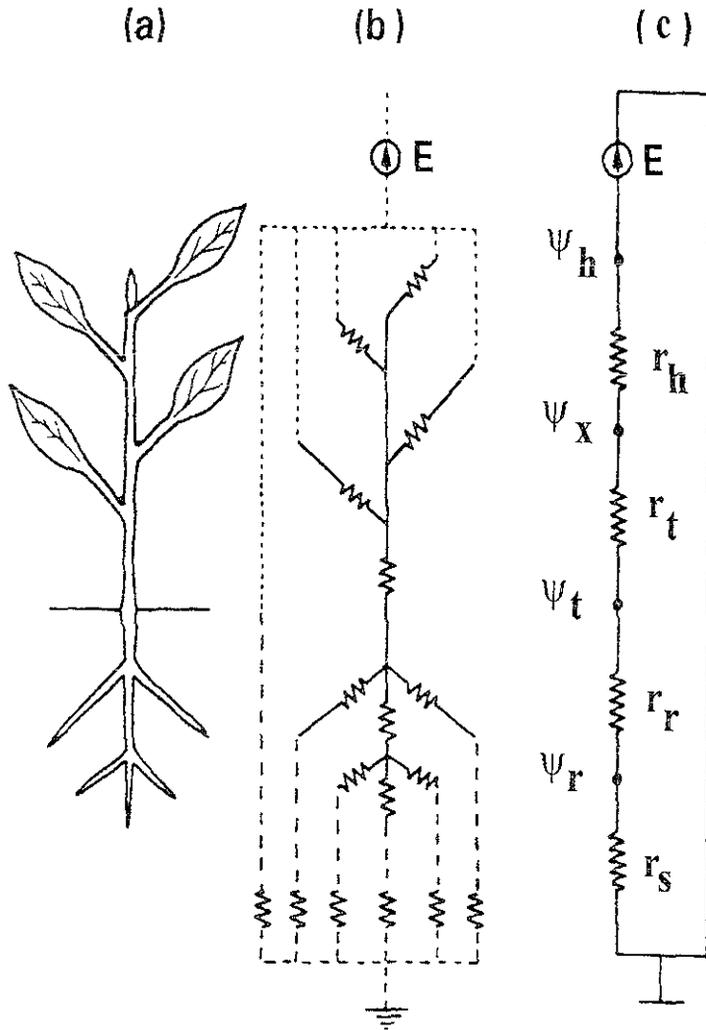


Fig 2. Sistema suelo-planta-atmósfera: (a) representación del continuo en la planta, (b) flujo del agua visto a través de un sistema análogo eléctrico, (c) diferentes potenciales ( $\Psi_r$ ,  $\Psi_t$ ,  $\Psi_x$ ,  $\Psi_h$ ) y resistencias ( $r_s$ ,  $r_r$ ,  $r_t$ ,  $r_h$ ) que presenta la planta en sus distintas secciones (según Van Den Honert modificado por Jones 1992).

### 3.4.1 Transpiración

Como se mencionó en el sistema una vez que la raíz absorbe el agua del suelo, esta pasa a lo largo del xilema hasta llegar a las células del mesófilo de la hoja donde sale por los poros estomáticos en forma de vapor a la atmósfera, a este proceso se le llama transpiración (Woo, 1966; Bidwell, 1993).

El proceso de transpiración se lleva a cabo a través de las lenticelas, cutícula y estomas de la planta. Sin embargo, la cantidad de agua depositada en la atmósfera a través de la transpiración lenticular y cuticular es insignificante en comparación con la cantidad de agua perdida por transpiración estomática (Devlin, 1980; Jones, 1992; Bidwell, 1993), aunque esto puede cambiar dependiendo del hábitat donde se sitúe la especie. Aproximadamente de un 90% a 95% del agua que transpiran las hojas se pierde a través de los estomas (Daubenmire, 1982).

La cantidad de agua empleada principalmente en la fotosíntesis es muy pequeña comparada con las grandes cantidades de agua transpirada. Se ha encontrado que la velocidad de transpiración de algunas plantas herbáceas es tan grande que en condiciones favorables, la totalidad del volumen de agua contenido en una sola planta puede renovarse por completo en un solo día (Devlin, 1980).

Las diferentes especies de plantas e incluso variedades distintas de las mismas especies poseen distintos índices de transpiración, es decir la transpiración es una característica natural de la planta (Tamhane, 1986). En condiciones óptimas de humedad del suelo la tasa de transpiración alcanza el máximo en algunas especies, pero esto depende de la especie, ya que las plantas tienen diferentes requerimientos de humedad, aún en las mismas condiciones ambientales (Schulze, 1976; Daubenmire, 1982).

El proceso de transpiración está bajo el control de la planta aunque impuesto por las condiciones del medio, por lo que representa uno de los puntos de interacción entre los dos (Bidwell, 1993). Los factores físicos que más influyen en la transpiración son: la disponibilidad de agua, la luz, la humedad del aire, la temperatura de la hoja y del aire y el viento (Devlin, 1980; Jones, 1992). De éstos la disponibilidad de agua es un factor muy

importante ya que si la absorción del agua realizada por las raíces es menor en comparación con el agua transpirada durante un lapso de tiempo corto se observan efectos notables sobre la planta. Si esta situación se prolonga, se origina un déficit hídrico donde la planta alcanza el estrés hídrico, y después de un cierto límite puede provocar la muerte de la planta (Sutcliffe, 1979; Devlin, 1980).

La importancia de la transpiración radica en que afecta a la absorción de bióxido de carbono de la atmósfera (que es la materia prima para la realización de la fotosíntesis), ayuda en el transporte de nutrimentos, sirve como medio de enfriamiento de las hojas y tiene influencia en el crecimiento y desarrollo de las plantas (Warrit y Landsberg, 1980; Tricart, 1982, Jones, 1992; Salisbury, 1994).

Desde el punto de vista ecológico, tanto la liberación de agua como la absorción constituyen factores de gran interés, ya que estos procesos dependen en gran parte del medio ambiente (Devlin, 1980; Warrit y Landsberg, 1980; Flach, 1995).

La relación entre la absorción y la transpiración en la planta se denomina balance hídrico. Este balance está regulado por el medio ambiente y por la planta, existiendo así tanto aspectos internos como externos. Los aspectos externos consisten en la cantidad de agua disponible para los órganos absorbentes y la intensidad de los factores que estimulan la transpiración. Los aspectos internos del balance del agua dependen en gran parte de las características estructurales y funcionales de los cuerpos de las plantas que tienden a compensar o agravar las limitantes que impone el medio ambiente. La estructura de la planta parece estar más fuertemente influenciada por las condiciones del balance del agua en las cuales se ha desarrollado, que por cualquier otro factor del medio ambiente (Daubenmire, 1982).

### 3.4.2 Estomas

La mayor parte del agua transpirada por la planta se da a partir de los estomas, que se encuentran principalmente en la superficie foliar, los cuales se comunican con los

espacios intercelulares del mesófilo de la hoja permitiendo así la salida del vapor de las hojas hacia la atmósfera (Salisbury, 1994).

Los estomas son poros microscópicos que están rodeados por dos células epidérmicas llamadas oclusivas o guardas, que son las encargadas de regular el cierre y apertura del poro (una de las características distintivas de estas células consiste en la presencia de cloroplastos en su interior). Junto a cada célula guarda suele haber una o varias células epidérmicas modificadas conocidas como células subsidiarias (Devlin, 1980; Jones, 1992).

Los movimientos estomáticos tienen lugar como respuesta directa a aumentos o disminuciones del contenido osmótico de las células oclusivas, haciendo que aumente su volumen (se abran) o se tornen flácidas (se cierren). La interacción de los factores ambientales inducen tales variaciones, y entre ellos; la cantidad de luz, la disponibilidad del agua, la temperatura de la hoja y del aire, y la diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire tienen una mayor influencia sobre este comportamiento (Devlin, 1980; Warrit y Landsberg, 1980; Jones, 1992). Por medio de esta apertura o cierre de los estomas se controla la entrada de CO<sub>2</sub> y salida del vapor de agua (Salisbury, 1994). Por lo tanto, es evidente que los estomas constituyen un mecanismo homeostático que regula tanto la absorción de CO<sub>2</sub> como la transpiración (Landsberg y Butler, 1980).

En el caso de la disponibilidad del agua existen dos tipos principales de control estomático en la planta. el hidropasivo y el hidroactivo. El hidropasivo resulta del efecto del potencial hídrico foliar sobre los estomas, y el hidroactivo comprende la detección del potencial hídrico por la planta e incluye la operación de mecanismos de cierre estomático entre ellos los químicos como el ácido abscísico (ABA) (Jones 1992; Bidwell, 1993).

La importancia de la disponibilidad de agua se explica porque el agua que entra a las células oclusivas permite que éstas se vuelvan turgentes, y la presión ejercida sobre las paredes celulares hace que las paredes más delgadas se abulten hacia afuera, separando así las paredes gruesas del estoma permitiendo que éste se abra. Cuando la presión del agua de las células oclusivas disminuye ocurre lo opuesto, las paredes internas más gruesas se acercan cerrándose así el estoma (Devlin, 1980; Esau, 1985).

Por otro lado es importante mencionar que a medida que la disponibilidad del agua disminuye, el potencial hídrico se reduce causando el cierre de los estomas (Salisbury, 1994). Este patrón de comportamiento completo contribuye a un mecanismo muy efectivo en la protección de la planta contra una transpiración excesiva durante periodos de escasez de agua (Fitter, 1983).

Estudios recientes llevados a cabo tanto en laboratorios como en el campo han provisto evidencia de que el estado hídrico del suelo puede tener influencia estomática aún sin cambios en el *status* hídrico de la hoja. Esta evidencia ha sido usada en el soporte del argumento de que las raíces de la planta "detectan" la sequía del suelo por lo que envían una señal química a las hojas (ABA) donde controla en estas condiciones la apertura estomática (Correia, 1995).

### 3.4.3 Conductividad estomática

La mayoría de las medidas significativas del funcionamiento estomático son por medio de la medición de la resistencia o conductividad que presentan los estomas al paso del vapor de agua (Jones, 1992).

La conductividad estomática ( $g_s$ ) que es el inverso a la resistencia ( $r_s$ ), es directamente proporcional al diámetro de la apertura estomática, y representa la facilidad de paso del vapor de agua a través del estoma (Percy, 1991)

La conductividad estomática depende de su interacción con los factores medio ambientales (Fitter, 1983), y expresa un control regulador empleado por el estoma en la tasa de transpiración (Percy, 1991).

La gran variabilidad en el tamaño y la frecuencia estomática que existe entre diferentes especies, la edad de la hoja, la posición de la hoja, las condiciones de crecimiento, los cambios estacionales etc., corresponden a diferencias que afectan a la conductividad estomática (Jones, 1992; Fernández *et al*, 1997). En adición a las diferencias

genotípicas, la conductividad máxima ( $g_{sMAX}$ ) es fuertemente afectada por las condiciones de crecimiento y los cambios de edad de las hojas (Whitehead *et al.*, 1981; Jones, 1992).

La mayoría de las investigaciones de fisiología estomática se han realizado en plantas bajo condiciones controladas en cultivos, sólo pocos estudios se han hecho en el campo observando lo que ocurre naturalmente en las plantas (Kaufmann, 1982). De ahí su importancia, ya que se ha encontrado en estudios de relación entre  $g_s$ , el potencial hídrico y ABA que pueden haber diferencias entre las plantas que crecen en el campo y las que crecen en cámaras de control ambiental (Tardieu, 1991).

Este estudio forma parte del proyecto “Uso del agua por la vegetación de un matorral xerófilo de la subcuenca de México (Pedregal de San Angel)” y permitirá determinar como el agua (en forma de precipitación) interviene en el comportamiento estomático en diferentes condiciones ambientales (tanto en la época húmeda como seca), y como es la respuesta de especies abundantes (*Buddleia cordata* H.B.K y *Verbesina virgata* Cav.) ante este factor en condiciones de escasez de suelo (litosol) como es el caso del Pedregal de San Angel. Además de que esta clase de estudio no se ha realizado en este lugar, siendo importante ya que es uno de los primeros pasos para conocer el uso del agua en la comunidad vegetal del Pedregal.

## 4. MATERIALES Y METODO

### 4.1 Zona de estudio

#### 4.1.1 Localización

Este trabajo se realizó en La Reserva del Pedregal de San Angel (Fig. 5), que se localiza al sur del Valle de México (19°19'N, 99°11'W) a una altitud aproximada de 2,250 m.s.n.m. (Detenal, 1978). La Reserva pertenece políticamente al Distrito Federal y se encuentra ubicada dentro de los terrenos de Ciudad Universitaria de la UNAM. El área del Pedregal de San Angel era de 8000 ha (Rzedowsky, 1954), de las cuales actualmente la Reserva comprende solamente 124.5 ha (Valiente-Banuet y de Luna, 1990).

#### 4.1.2 Clima

El Pedregal de San Angel, posee rasgos climáticos característicos de esta región y según la clasificación de Köppen el clima del Pedregal se designa con la fórmula Cwbg correspondiente a un templado subhúmedo con régimen de lluvias en verano, presentando una temperatura media anual de 15.5°C (teniendo variaciones de temperatura extremas en abril y marzo), y una precipitación anual de 870 mm (Valiente-Banuet y de Luna, 1990).

La humedad absoluta del aire es por lo general baja, y la humedad relativa presenta considerables variaciones diurnas que dependen principalmente de la temperatura (Rzedowsky, 1954). Finalmente el patrón de precipitación presenta una estacionalidad muy marcada, ya que la época lluviosa va de junio a octubre (precipitación media mensual de 169.3 a 53.7 mm) y la época seca de noviembre a mayo (precipitación media mensual de 4.7 a 61.9 mm) (Sánchez-Huerta, 1990).

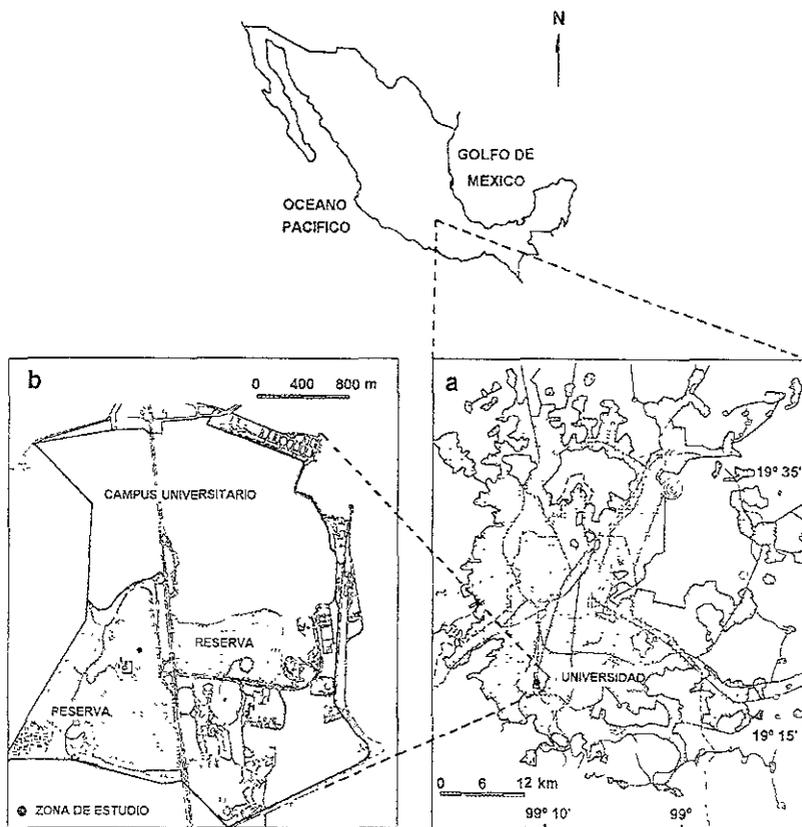


Fig. 3. Localización del Campus Universitario de la UNAM en México (a) y ubicación de la zona de estudio en la Reserva del Pedregal de San Ángel (b).

### 4.1.3 Topografía y suelo

El Pedregal de San Angel es producto de la erupción del Volcán Xitle (hace aproximadamente 2,500 años), y su topografía no es homogénea sino irregular, ya que al enfriarse la corriente de lava se solidificó atrapando burbujas de gases de varios tamaños en su interior. Así, la roca basáltica resultante se sometió a variaciones continuas de temperatura lo que provocó su fracturación, formando grietas de diferentes profundidades, hondonadas poco profundas y zonas planas de roca dura. Al parecer ésta topografía provocó que la tasa de acumulación de suelo por agentes eólicos, pluviales y orgánicos no fuera igual en todos los sitios (Rzedowsky, 1954; Rojo, 1994).

El suelo es de tipo litosol ya que se halla por encima de la roca basáltica y su espesor no sobrepasa generalmente unos pocos centímetros, pero las distintas partes del Pedregal pueden presentar diferencias al respecto (Rzedowsky, 1954)

Por otra parte Rzedowsky (1954) menciona que "los suelos sobre la lava son arenosos, moderadamente ácidos, poseen gran cantidad de materia orgánica, de potasio y de calcio, y son pobres en nitrógeno y fósforo aprovechables".

### 4.1.4 Vegetación

La Reserva del Pedregal esta considerada como un Matorral Xerófilo (Rzedowsky, 1954). La vegetación está constituida principalmente por un estrato herbáceo bien desarrollado, un arbustivo ligeramente menos predominante y pocos elementos arbóreos (Rzedowsky, 1954).

El Pedregal es considerado como un sitio de alta riqueza florística y con base en la información disponible se calcula que el número original de especies era aproximadamente de 350, encontrando en la actualidad 226 especies originales. Actualmente existe un total de 301 especies de angiospermas agrupadas en 61 familias (Valiente-Banuet y de Luna, 1990), y a pesar de que todas éstas especies están bien representadas en la vegetación

algunas pueden considerarse como dominantes, tal es el caso de *Buddleia cordata* y *Verbesina virgata*, siendo esta última no sólo abundante en el Pedregal sino también en el Valle de México (Sánchez, 1976).

#### 4.2 Material vegetal

Para la realización de este trabajo se eligieron *Buddleia cordata* H.B.K. y *Verbesina virgata* Cav. por su abundancia en la comunidad vegetal del Pedregal de San Angel.

##### ***Buddleia cordata* H.B.K**

*Buddleia cordata* H.B.K. es una Loganiaceae, que se encuentra distribuida en Chihuahua, Tamaulipas, los valles altos del centro de México, Desierto de los Leones, Texcoco, Cerro de Santa Catarina y sitios perturbados (Sánchez, 1976; Vargas, 1985). *Buddleia cordata* también es conocida comúnmente como “tepozán” y es un árbol de 1 a 6 m de alto; perenne; dioico; tallos tetragonales y densamente tomentosos-estrellados en las ramas jóvenes; sus hojas son: hipostomáticas, con líneas estipulares o en ocasiones con estipulas foliosas, peciolo de 1 a 7 cm. de largo, limbo lanceolado, oblongo, ápice agudo, acuminado, margen serrado, base obtusa, venación muy prominente en el envés, pubescencia de pelos estrellados, muy denso en el envés, de color blanco brillante, caduca con el tiempo; inflorescencia formada por grandes panículas terminales y con brácteas en cada ramificación. La floración de esta especie se presenta de agosto a octubre, sus flores son blancas ó amarillentas y su fruto es ovoide elipsoide con numerosas semillas aladas (Sánchez, 1976; Rzedowsky, 1985).

##### ***Verbesina virgata* Cav.**

*Verbesina virgata* Cav forma parte de la familia Compositae, y se encuentra ampliamente distribuida en las regiones inferiores y de mediana altitud del Valle de México. También se localiza en matorrales, pastizales, y preferentemente en lugares con

condiciones de fuerte disturbio (Rzedowsky, 1985). *Verbesina virgata* también es conocida como “Teclacote” (Sánchez, 1976), y es un arbusto de 1 a 2.5 m de alto; perenne; erecto más o menos resinoso; tallos angostamente alados o desprovistos de alas, pubérulos o glabros; hojas anfiestomáticas, alternas casi sesiles o con peciolo hasta de 13 mm de largo, a veces con aurículas corchosas en la base, limbo linear-lanceolado, pinnatinervado, nervadura media prominentes en el envés; cabezuelas en conjuntos corimbiformes terminales; involucro hemisférico, flores liguladas, fértiles, sus láminas amarillas, oblongas o elípticas (Rzedowsky, 1985) y la floración se presenta de agosto a diciembre (Sánchez, 1976).

### 4.3 Variables fisiológicas

#### 4.3.1 Conductividad estomática ( $g_s$ )

Se realizaron mediciones de resistencia estomática ( $r_s$ ) con un porómetro de estado estable (LI-1600, Licor, Ldt., Lincoln Nebraska, E.U.A.), en un sitio de la Reserva del Pedregal de San Angel.

Para las mediciones de  $r_s$ , se consideraron 5 hojas en 2 individuos de cada especie. Las hojas que se eligieron eran maduras, sanas y sin daños aparentes. Las mediciones se realizaron en el envés de las hojas, ya que *B. cordata* es hipostomática y *Verbesina virgata* (aunque es anfiestomática) presenta una baja  $g_s$  en el haz de la hoja, encontrando que las mediciones de  $r_s$  fueron menores al 5% de los medidos en el envés.

El período de medición comprendió la época de lluvias partiendo del mes de junio de 1996, y la época seca finalizando en el mes de marzo de 1997. Las mediciones se realizaron cuatro veces al mes, cada 15 días en dos días consecutivos, midiendo en cada día un individuo por especie. Los datos se tomaron cada hora iniciando a partir de las 08:00 hora local (hl), o después de que las hojas se secaran si estaban húmedas por rocío o lluvia, y finalizaban al atardecer (17:00 hl) o al comenzar a llover.

Una vez obtenidos los registros de las resistencias estomáticas se convirtieron estos a valores de conductividad estomática ( $g_s$ ) mediante la siguiente relación:

$$g_s = 1/r_s$$

Posteriormente los valores de  $g_s$  en  $\text{cm s}^{-1}$  se transformaron a valores de  $g_s$  en  $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  con la siguiente fórmula descrita por Barradas (1994):

$$g_s(\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}) = (g_s \text{ cm s}^{-1}) * (273/(T_a + 273)) (P/101.3) * 0.446$$

Donde  $T_a$  es la temperatura del aire en  $^{\circ}\text{C}$  y  $P$  es la presión atmosférica (que para el Pedregal es alrededor de 73.5 kPa).

Es importante hacer notar que a partir de diciembre ya no se realizaron mediciones de conductividad estomática en *V. virgata*, ya que después de este mes la mayoría de sus hojas se volvieron senescentes.

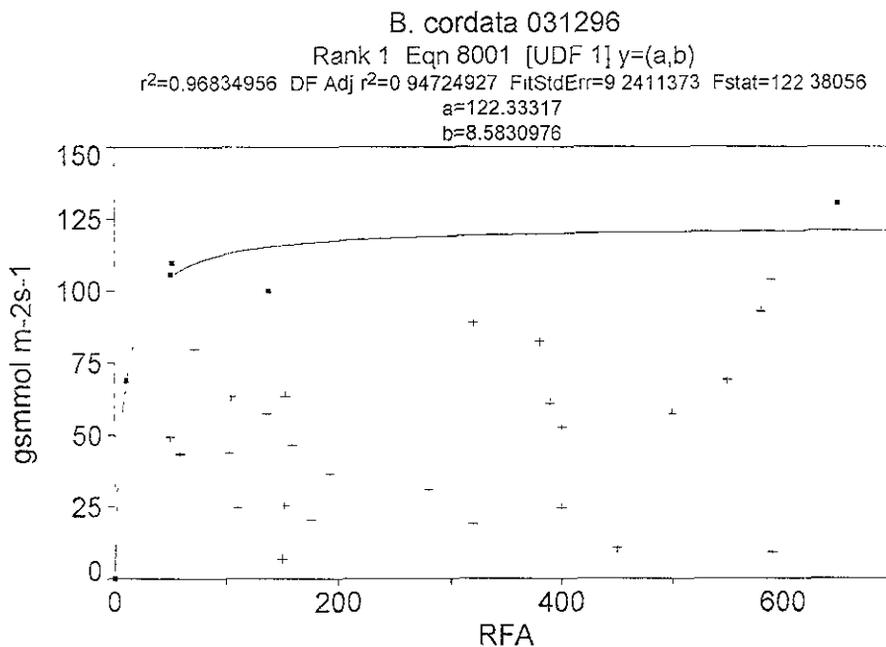
#### 4.3.2 Conductividad promedio ( $g_{s\text{prom}}$ ) y máxima ( $g_{s\text{MAX}}$ )

La conductividad promedio diaria se obtuvo dividiendo la sumatoria de las conductividades entre el número de datos.

Los valores de conductividad estomática máxima diaria para *B. cordata* y *V. virgata* se obtuvieron realizando ajustes ( $r^2 > 0.9$ ), mediante el cálculo de funciones envolventes hiperbólicas utilizando los valores diarios de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) como variable independiente, y  $g_s$  como variable dependiente (Fig. 4). Los cálculos de las funciones envolventes se realizaron a través del programa de Table Curve (Sigmaplot, 1994) utilizando la siguiente relación:

$$g_s = a * \text{RFA} / (b + \text{RFA})$$

donde  $a$  es  $g_{s\text{MAX}}$  y  $b$  es la sensibilidad estomática.



Rank 1 Eqn 8001 [UDF 1]  $y=(a,b)$

$r^2$	Coef Det	DF Adj	$r^2$	Fit Std Err	F-value
0.9683495615		0.9472492691		9.2411372926	122.38055538

Parm	Value	Std Error	t-value	99% Confidence Limits	
a	122.3331737	6.828465497	17.91517783	90.90685335	153.759494
b	8.583097624	2.98751514	2.872988829	-5.16620049	22.33239574

Date	Time	File Source
Jan 8, 1999	3:44 22 PM	a:\te120396.wkq

Fig 4. Ejemplo de la obtención de la conductividad estomáca máxima diaria en *B. cordata* por medio del programa de Table Curve, donde **a** es la conductividad estomáca máxima y **b** es la sensibilidad estomáca.

### 4.3.3 Potencial hídrico ( $\psi_f$ )

Las determinaciones de el potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ) se realizaron utilizando el método de la cámara de presión de acuerdo con Scholander (1964). La medición se hizo de la siguiente manera: Se cortaron dos hojas de cada individuo y se colocaron en seguida en bolsas de polietileno con el fin de minimizar la transpiración y no alterar las lecturas del potencial hídrico. Seguidamente se introdujo cada hoja dentro de la cámara de presión (PMS Instruments Co. Corvallis, Oregon, E.U.A.), y una vez que estuvo herméticamente cerrada se inyectó nitrógeno a presión a una velocidad constante. Al iniciar la aplicación de la presión se observaba con una lupa el corte del peciolo hasta ver la salida de agua a través del corte en el xilema, en ese momento se suspendió la entrada del gas cerrando la válvula de paso y se tomó la lectura del manómetro en bars (más tarde estos datos fueron transformados a megapascales).

Es importante señalar que se realizaron dos series de mediciones de potencial hídrico. Una serie se hizo al mismo tiempo que las mediciones de conductividad estomática para obtener los valores de potencial hídrico diurnos de las especies estudiadas, y la otra se realizó a las nueve de la mañana ( $\Psi_{f\ 09\ 00}$ ) una vez por semana. Los datos de potencial hídricos diarios se utilizaron también para obtener el potencial foliar mínimo ( $\Psi_{f\ min}$ ), que es el valor más bajo del estado hídrico que se presenta a través del día tanto en la época de lluvias como de secas. Por otra parte se utilizó el potencial de las nueve de la mañana por que se ha encontrado que el potencial de pre-amanecer tiene más relación con el cambio estacional del potencial hídrico del suelo (Ritchie, 1981; Schulze, 1991). No se realizaron mediciones antes del amanecer por razones de seguridad.

## 4.4 Precipitación

Se tomaron los datos de lluvia durante el periodo de mayo de 1996 a marzo 1997 de

los registros de la estación climatológica en Ciudad Universitaria que se encuentra a cargo del Colegio de Geografía de la Facultad de Filosofía y Letras de la UNAM.

Es importante mencionar que se utilizaron los datos de precipitación como el agua disponible para las plantas, ya que el suelo del Pedregal no es de tipo normal pues gran parte del sustrato es roca basáltica, además de que su profundidad varía según el sitio, por lo tanto es difícil determinar la capacidad de campo.

#### 4.5 Evento lluvioso

En este estudio se definió al evento lluvioso como la cantidad de precipitación acumulada en un lapso de tiempo. Por lo tanto se consideraron varios tipos de eventos lluviosos (cada uno con ciertas características y tiempo de duración), para determinar si alguno de ellos tenía un efecto significativo en la variabilidad de la conductividad estomática y el potencial hídrico de las especies estudiadas.

Los eventos lluviosos se definieron como se describe a continuación:

##### a) Precipitación del día anterior

En esta prueba se consideró la cantidad de precipitación (en mm) obtenida un día antes a la medición de  $g_s$ . Por otra parte se utilizó también en este evento la sumatoria de dos días y tres días antes, para observar la influencia de la precipitación de varios días en la respuesta estomática.

##### b) Decadal

Esta prueba consistió en considerar al evento lluvioso como la sumatoria de precipitación de diez días antes al día de medición de conductividad estomática

##### c) Días continuos

Aquí se consideró al evento lluvioso como la precipitación acumulada en días continuos

anteriores a la medición. El final del evento se estableció cuando la precipitación no se presentaba en dos días.

#### d) Días continuos acotados

Este tipo de evento fue semejante al de días continuos, sólo que se clasificaron a los datos de precipitación de acuerdo a diferentes cotas (5, 10, 15, 20, 25, 30 mm). Por ejemplo, en la cota de 5 mm se tomaban en cuenta todos los valores de precipitación menores a 5 mm o iguales independientemente de que existieran valores mayores a este.

Es importante mencionar que se propusieron estos eventos lluviosos, por que se quería determinar si existía un efecto de precipitación en la conductividad estomática, así que se abarcaron lapsos de tiempo tanto próximos (un día antes, dos, tres ...etc.) como acumulativos de precipitación (decadales y continuos), por otra parte ya que es difícil medir la humedad del sustrato se utilizaron las cotas, esto con el fin de analizar cual de esas cantidades de precipitación (5, 10 mm ... etc.) eran las que afectaban a la conductividad estomática y potencial hídrico foliar en ambas especies.

## 4.6 Análisis de resultados

Para probar si existían diferencias significativas en la conductividad estomática y potencial hídrico, tanto entre especies como temporalmente se realizó un Análisis de Varianza (ANOVA) con prueba de Duncan (Zar, 1984), mediante un programa computacional (Statgraphics Statistical Graphics System, 1991).

La determinación del efecto de los eventos lluviosos en la conductividad estomática se realizó aplicando a cada tipo de evento un análisis de regresión simple, tomando en cuenta a la conductividad promedio y máxima de las dos especies. Por otra parte se realizaron regresiones simples entre las pruebas de eventos lluviosos y el potencial hídrico foliar (mínimo y de las nueve de la mañana) para observar si existía alguna relación.

Se determinó también la relación entre el potencial hídrico y la conductividad estomática en ambas especies a través de un análisis de regresión simple. Por último se realizó un análisis de regresión múltiple para determinar el efecto de  $\Psi_f$  y otras variables independientes como la temperatura del aire ( $T_a$ ), temperatura de la hoja ( $T_h$ ) y la radiación fotosintéticamente activa (RFA) en la conductividad estomática.

## 5. RESULTADOS Y DISCUSION

### 5.1 Precipitación pluvial

Los datos de precipitación del Pedregal de San Angel, se tomaron de los registros de la estación climatológica de la UNAM del 30 de mayo de 1996 al 26 de marzo de 1997 (Fig. 5). Los datos se utilizaron a partir del mes de mayo para tener la historia previa de precipitación del lugar, ya que las mediciones de conductividad estomática empezaron a partir del 13 de julio de 1996 y finalizaron el 18 de marzo de 1997.

Las precipitaciones más frecuentes en la época de lluvias fueron menores a 10 mm, y las menos frecuentes mayores de 25 mm. Por otra parte es importante señalar que se encontraron dos valores excepcionales de precipitación, uno de 80 mm que corresponde al día 20 de septiembre y otro de 45.7 mm del día 3 de octubre de 1996.

Como se muestra en la Fig. 5, tanto la época de lluvias como en la época seca se encuentran bien delimitadas, encontrando en esta última precipitaciones esporádicas en los días del 18 a 20 de diciembre de 1996, del 12 al 13 de marzo y del 17 al 23 de marzo de 1997, con valores menores a 10 mm.

### 5.2 Conductividad estomática

A través de ANOVA se encontraron (Tabla 1) diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) de la conductividad estomática (a) entre las dos especies y (b) entre la época húmeda y seca en *Buddleia cordata*.

En la Fig. 6 se muestra la variación diurna de la conductividad estomática de *B cordata* y *V. virgata* durante dos días típicos de medición en la época húmeda (13 de julio) y en la época seca (3 de diciembre de 1996). *B cordata* alcanzó valores mayores de  $g_s$  cerca de tres veces más altos que los obtenidos por *V. virgata* en la época húmeda, y durante la época seca  $g_s$  en *B. cordata* se redujo casi seis veces y en *V. virgata* dos. Por otro lado aparentemente no existen diferencias de  $g_s$  entre las dos especies en la época seca.

Al inicio de la época de lluvias (13 de julio de 1997) *Buddleia cordata* presentó una conductividad estomática promedio ( $g_{s\text{prom}}$ ) de  $472.2 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  y conductividad estomática máxima ( $g_{s\text{MAX}}$ ) de  $708 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , mientras que *Verbesina virgata* alcanzó

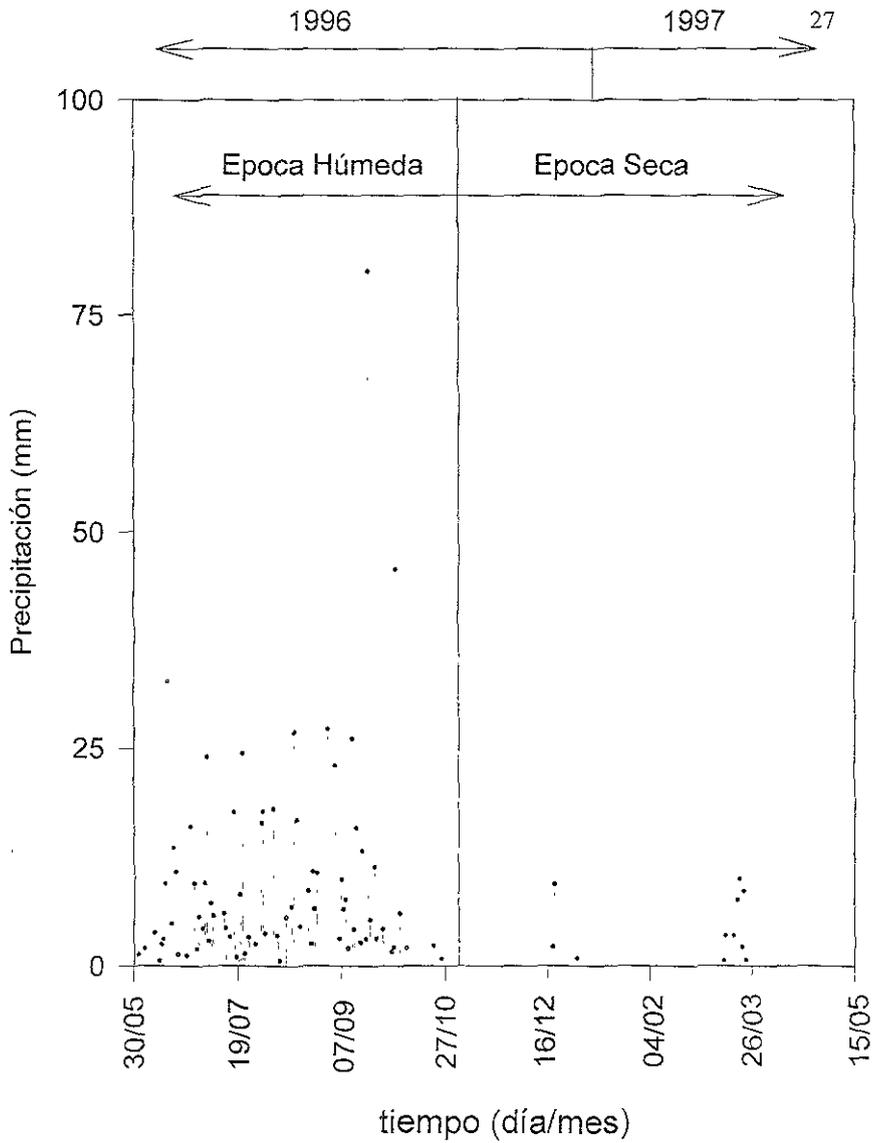


Fig. 5. Registro de la precipitación pluvial en el Pedregal de San Angel, del 30 de mayo de 1996 al 26 de marzo de 1997.

TABLA 1

A) Análisis de varianza (ANOVA) de la conductividad estomática entre *B. cordata* y *V. virgata* en la época húmeda ( $P < 0.05$ )

Origen de la variación	Suma de cuadrados	g.l.	Cuadrados medios	Valor de F	nivel de significancia
entre grupos	283817	1	283816.57	9.79	0.001
dentro de los grupos	16393871	566	28964.44		
total	16677688	567			

B) Análisis de varianza (ANOVA) de la conductividad estomática entre la época húmeda y la época seca en *B. cordata* ( $P < 0.05$ )

Origen de la variación	Suma de cuadrados	g.l.	Cuadrados medios	Valor de F	nivel de significancia
entre grupos	5035648.4	1	5035648.4	239.87	0.0000
dentro de los grupos	15324656	730	20992.7		
total	20360304	731			

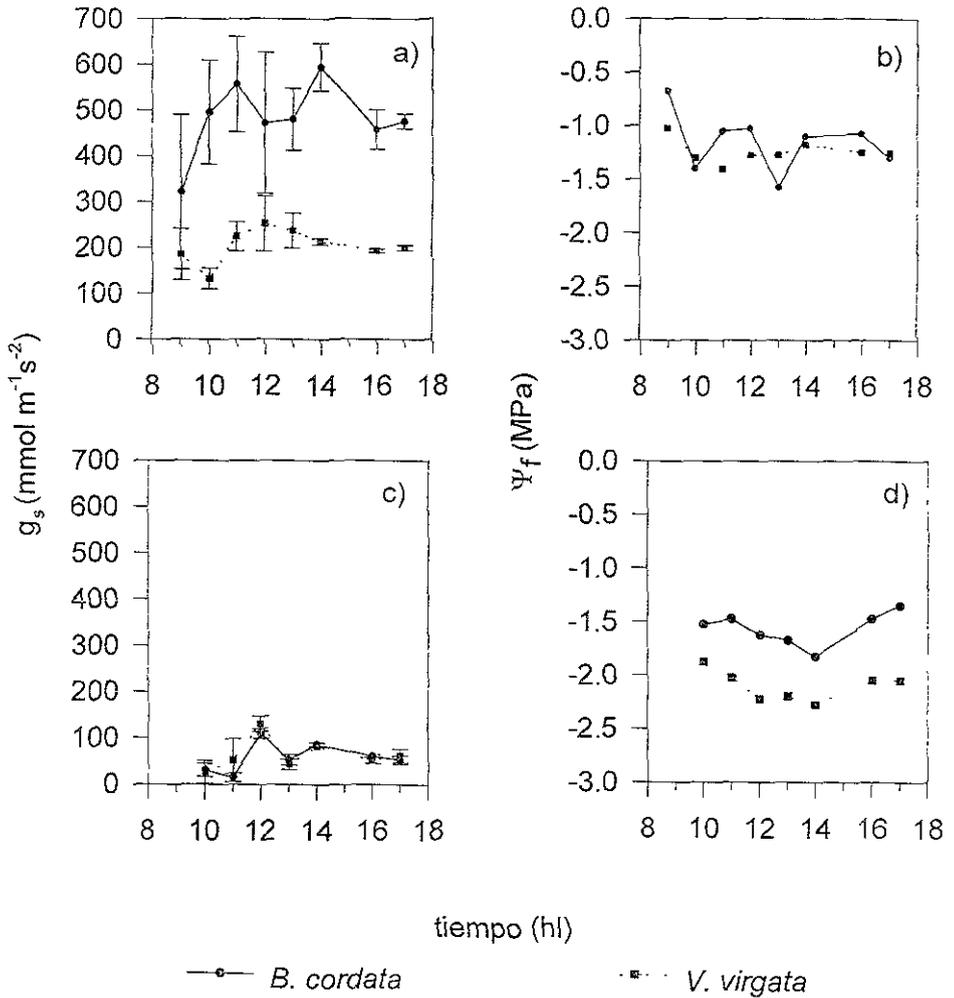


Fig. 6. Variación diaria de dos días de medición típicos en: (a y b) época húmeda (13 de julio) y (c y d) época seca (3 de diciembre), de la conductividad estomática (a y c) y potencial hídrico (b y d) de *B. cordata* y *V. virgata*. Cada punto en  $g_s$  representa el promedio de cinco hojas y en  $\Psi_f$  el promedio de dos. Las barras representan su desviación estándar, donde no hay barras la desviación fue menor que los símbolos

valores promedios de  $g_s$  de  $207 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  y máximos de  $286.5 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (Fig. 7). A mediados de la época húmeda (25 de agosto) *B. cordata* presentó un mayor valor de  $g_{s\text{prom}}$  de  $649.2 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  con una  $g_{s\text{MAX}}$  de  $739.2 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Algo similar se observó en *V. virgata* ya que el 29 de septiembre alcanzó su mayor valor de  $g_{s\text{prom}}$  de  $416 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  con una  $g_{s\text{MAX}}$  de  $621.9 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (Fig. 7). Por otra parte es importante mencionar que después del 20 de septiembre día de mayor precipitación en el Pedregal, *B. cordata* presentó el valor más alto de  $g_s$  con un valor de  $750.61 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (Fig. 7 a).

Al final de la época húmeda (23 de octubre)  $g_{s\text{prom}}$  en *B. cordata* fue de  $118.3 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  en  $g_{s\text{prom}}$  y de  $171.9 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  en  $g_{s\text{MAX}}$ , mientras que en *V. virgata*  $g_{s\text{prom}}$  fue de  $115.9 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  y  $g_{s\text{MAX}}$  de  $153 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ .

Al inicio de la época seca (03 de diciembre), se observó en ambas especies que sus conductividades estomáticas disminuyeron, encontrando en *B. cordata* valores de  $g_{s\text{prom}}$  de  $58.6 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  y  $g_{s\text{MAX}}$  de  $147.4 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , y en *V. virgata* una  $g_{s\text{prom}}$  de  $63.5 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  y una  $g_{s\text{MAX}}$  de  $199.2 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ .

En el caso de *B. cordata* se encontró que a mediados de la época seca (18 de marzo de 1997) tanto las conductividades promedio como máximas aumentaron, de  $177.52 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  a  $449.12 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  respectivamente. Es importante mencionar que antes de ésta medición de conductividad estomática se presentaron lluvias esporádicas en la zona.

En general los valores de conductividad estomática fueron más altos en *B. cordata* que en *V. virgata* a principios de la época de lluvias, y al final de esta época ambas especies mostraron una disminución en su conductividad (Fig. 7). Sin embargo, el comportamiento estomático es diferente en las dos especies, ya que la conductividad estomática de *V. virgata* no presentó tantas oscilaciones en sus conductividades máximas y promedios como *B. cordata*, sino que mostró una tendencia de ir aumentando los valores de  $g_s$  conforme avanza la época de lluvias y ya dentro de ella disminuyen sin importar la intensidad, presencia o ausencia de precipitación. Por otro lado en *B. cordata*  $g_s$  disminuye a finales de la época húmeda pero a mediados de la época seca aumenta tanto su conductividad promedio como máxima alcanzando valores mayores al presentarse las lluvias extraordinarias.

Por otra parte, Jones (1992) muestra algunos valores típicos de  $g_{s\text{MAX}}$  de plantas de diferentes hábitats, y al comparar estos valores con las conductividades en la época húmeda que presentan *B. cordata* ( $750.6 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) y *V. virgata* ( $621.9 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) observamos que estos son más semejantes a los encontrados en cultivos de plantas herbáceas que alcanzan valores de  $600 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Estos mismos valores altos también

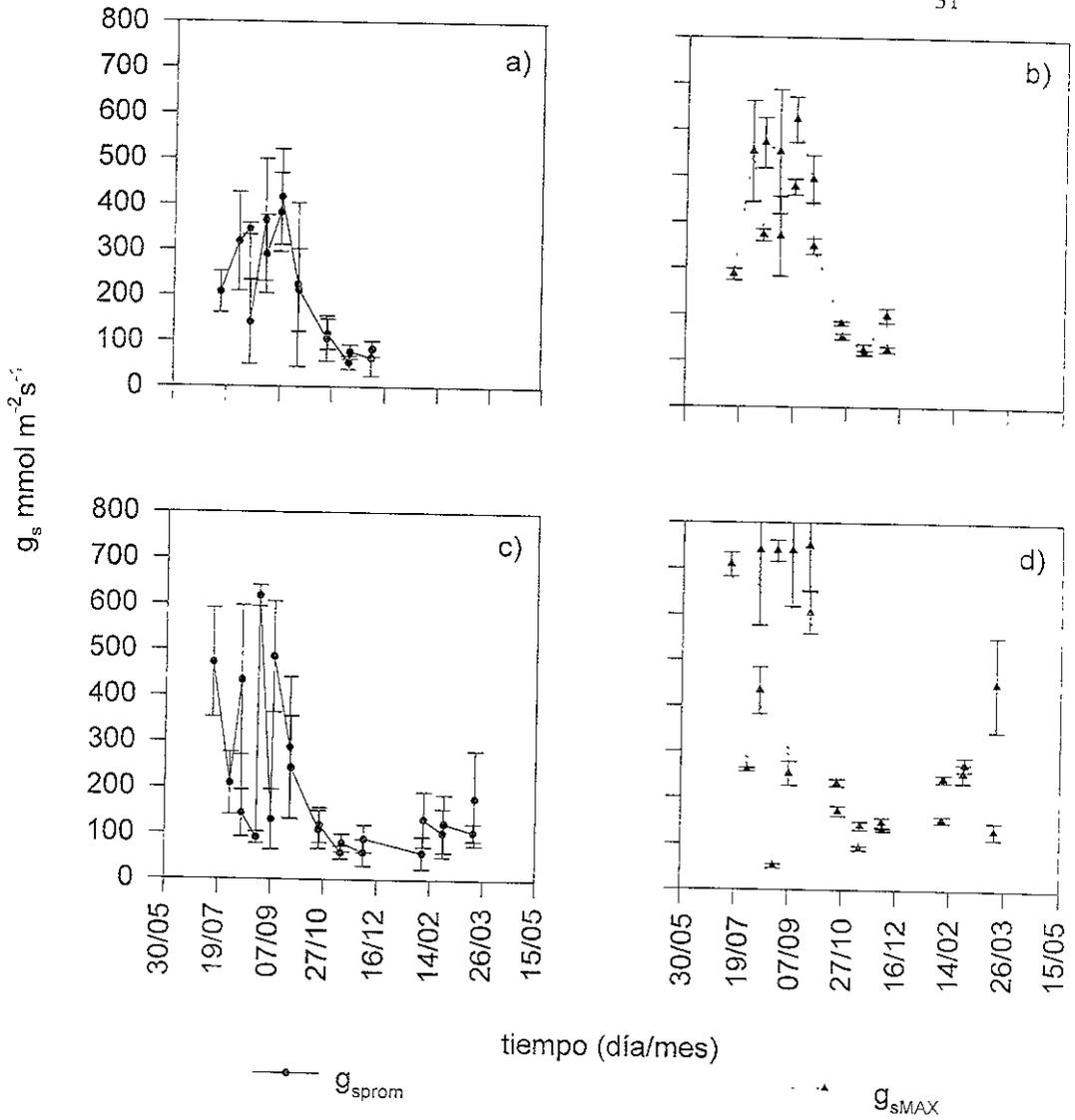


Fig. 7. Variabilidad de la conductividad estomática promedio y máxima de *B. cordata* (a, b) y *V. virgata* (c, d) de julio de 1996 a marzo de 1997. Cada punto representa el valor diario por individuo y las barras su desviación estándar.

se han encontrado en lianas herbáceas (*Cyclanthera multifoliata*) de un bosque tropical caducifolio en donde la conductividad estomática alcanzó un valor de  $700 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Fichtner y Schulze, 1990) y en *Helianthus annuus* (girasol) que alcanza conductividades de aproximadamente  $650 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Gollan, 1987; citado por Schulze, 1991). En estas comparaciones se puede observar que existe mayor semejanza entre los valores de conductividad estomática en época húmeda de *B. cordata* y *V. virgata* con plantas de cultivo y bosques caducifolios. Sin embargo, al comparar los valores de  $g_{s\text{MAX}}$  en la época seca de *B. cordata* y *V. virgata* con las especies de desierto ( $g_{s\text{MAX}} < 200 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; Jones op. cit.), se observa que ambas especies presentan valores similares, por lo que al analizar este comportamiento se puede deducir que probablemente el Pedregal se asemeja en época húmeda a un bosque tropical y a un desierto en época seca.

En cuanto al comportamiento de disminuir drásticamente la conductividad estomática en la época seca a valores de  $177.52 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y  $63.5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en *B. cordata* y *V. virgata*, respectivamente, es común ya que el control estomático es un mecanismo que restringe la pérdida de agua por las especies debido a que la disponibilidad de ésta bajo condiciones de sequía disminuye. Este mismo comportamiento ha sido observado también por Ramírez-Gerardo (1997) en *D. viscosa* y *S. preacox*, donde los valores de conductividad máxima oscilan entre los 80 y 150  $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en los meses de enero y febrero de 1996 (época seca) en ambas especies.

### 5.3 Potencial hídrico

A través de ANOVA (Tabla 2) se denotaron diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) en el potencial hídrico foliar entre las dos especies estudiadas (a) y entre épocas en *Buddleia cordata* (b).

En la Fig. 6 se observa la variación diurna del potencial hídrico foliar de las dos especies en días típicos de la época húmeda y de la época seca. En la época húmeda (Fig. 6b) *B. cordata* presentó variación del  $\Psi_f$  manteniendo en general valores más altos que *V. virgata*. Este resultado es similar en la época seca (Fig. 6d), ya que *B. cordata* disminuye su  $\Psi_f$ , pero este no alcanza valores de  $-2.32 \text{ MPa}$  como *V. virgata*, ésta última especie disminuyó sus valores de potencial hídrico foliar a casi lo doble a lo obtenido en la época húmeda.

TABLA 2

A) Análisis de varianza (ANOVA) de el potencial hídrico foliar entre *B. cordata* y *V. virgata* en la época húmeda ( $p < 0.05$ )

Origen de la variación	Suma de cuadrados	g.l.	cuadrados medios	Valor de F	Nivel de significancia
Entre grupos	7.535	1	7.535	113.680	0.0000
Dentro de los grupos	37.520	566	0.066		
total	45.056	567			

B) Análisis de varianza (ANOVA) de el potencial hídrico foliar entre la época lluviosa y época seca de *B. cordata* ( $p < 0.05$ )

Origen de la variación	Suma de cuadrados	g.l.	cuadrados medios	Valor de F	Nivel de significancia
Entre grupos	18.615244	1	18.615244	316.624	0.0000
Dentro de los grupos	42.918855	730	0.058		
total	61.534	731			

Al inicio de la época de lluvias *B. cordata* presentó un potencial hídrico foliar mínimo ( $\Psi_{f \text{ min}}$ ) en un rango de -1.4 a -1.57 MPa y *V. virgata* de -1.4 a -1.65 MPa (Fig. 8) A finales de esta época *B. cordata* obtuvo un potencial de -1.25 a -1.9 MPa y *V. virgata* de -1.72 a -1.92 MPa. En cuanto a la época seca se encontró que al inicio los valores de  $\Psi_{f \text{ min}}$  de *B. cordata* y *V. virgata* fueron de -1.3 a -2.12 MPa y de -1.82 a -2.32 MPa, respectivamente, y por último se obtuvo que a mediados de la época seca *B. cordata* presentó valores de  $\Psi_{f \text{ min}}$  en un intervalo de -1.55 a -1.87 MPa (Fig. 8a).

La Fig. 9 muestra los valores del potencial hídrico medidos a las 09:00 h ( $\Psi_{f \text{ 09:00}}$ ), encontrando que al inicio de la época húmeda los valores oscilaron en un rango de -0.67 a -1.5 MPa en *B. cordata* y de -1.02 a -1.35 MPa en *V. virgata*. A mediados de esta época los valores para *B. cordata* y *V. virgata* fueron del rango de -0.8 a -1.25 MPa y -0.85 a -1.5 MPa, respectivamente. A finales de la época húmeda los valores en *B. cordata* se situaron en un intervalo de -0.45 a -0.85 MPa y en *V. virgata* de -0.7 a -1.35 MPa. En la época de transición el  $\Psi_{f \text{ 09:00}}$  en *B. cordata* fue de -0.8 a -1.05 MPa y de -1 a -1.67 MPa en *V. virgata*, y finalmente en la época seca *B. cordata* presentó potenciales en un intervalo de -1.22 a -1.62 MPa .

En general los  $\Psi_{f \text{ min}}$  alcanzaron su valor más negativo al inicio de la época seca en ambas especies, siendo en *B. cordata* y *V. virgata* de -2.12 y -2.32 MPa, respectivamente (Fig. 8). Es importante señalar que en *B. cordata* los valores de  $\Psi_{f \text{ min}}$  fueron muy variables en las dos épocas, y que después de alcanzar su valor más bajo de -2.12 MPa, la planta a mitad de la época seca alcanzó un valor de -1.87 MPa. Es decir hubo una recuperación en el potencial hídrico antes de las lluvias esporádicas (Fig. 8a). Esto mismo concuerda con los estudios realizados por Pozos-Hernández (1991) en esta misma especie, ya que en la época seca *B. cordata* recupera la turgencia de sus hojas, y además sus potenciales de turgencia no presentaron diferencias significativas en la estación seca. Quizás ésta recuperación pueda estar relacionada con las características del sistema radical de la especie. En el caso de *V. virgata* se observó que al paso del tiempo el potencial hídrico foliar mínimo se vuelve más negativo, terminando en la última medición con un valor de -2.32 MPa, encontrando también que después de este momento la planta empieza a presentar cambios en sus hojas (volviéndose no funcionales hasta secarse), probablemente esto se deba a que la planta experimenta un marcado estrés hídrico (Fig. 8b).

En cuanto al potencial hídrico medido a las 09:00 h (Fig. 9) se encontró que existen pequeñas diferencias de éste en la época húmeda tanto en *Buddleia cordata* como *Verbesina virgata*, obteniendo datos de potencial hídrico más altos en *B. cordata* que en *V. virgata*. Además se encontró que ambas especies presentaron sus valores mayores de  $\Psi_f$  a

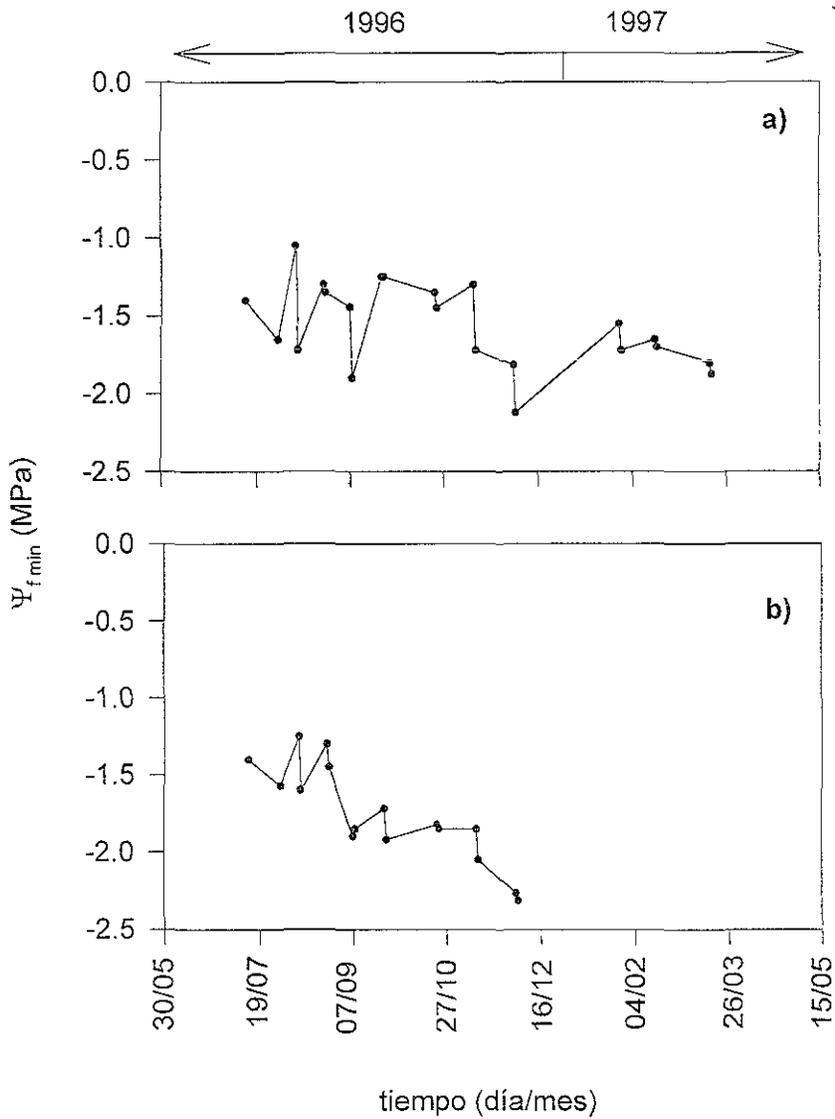


Fig. 8. Variación diurna del potencial hídrico mínimo foliar de *B. cordata* (a) y *V. virgata* (b) de julio de 1996 a marzo de 1997. Cada punto representa el  $\Psi_{f \min}$  por individuo.

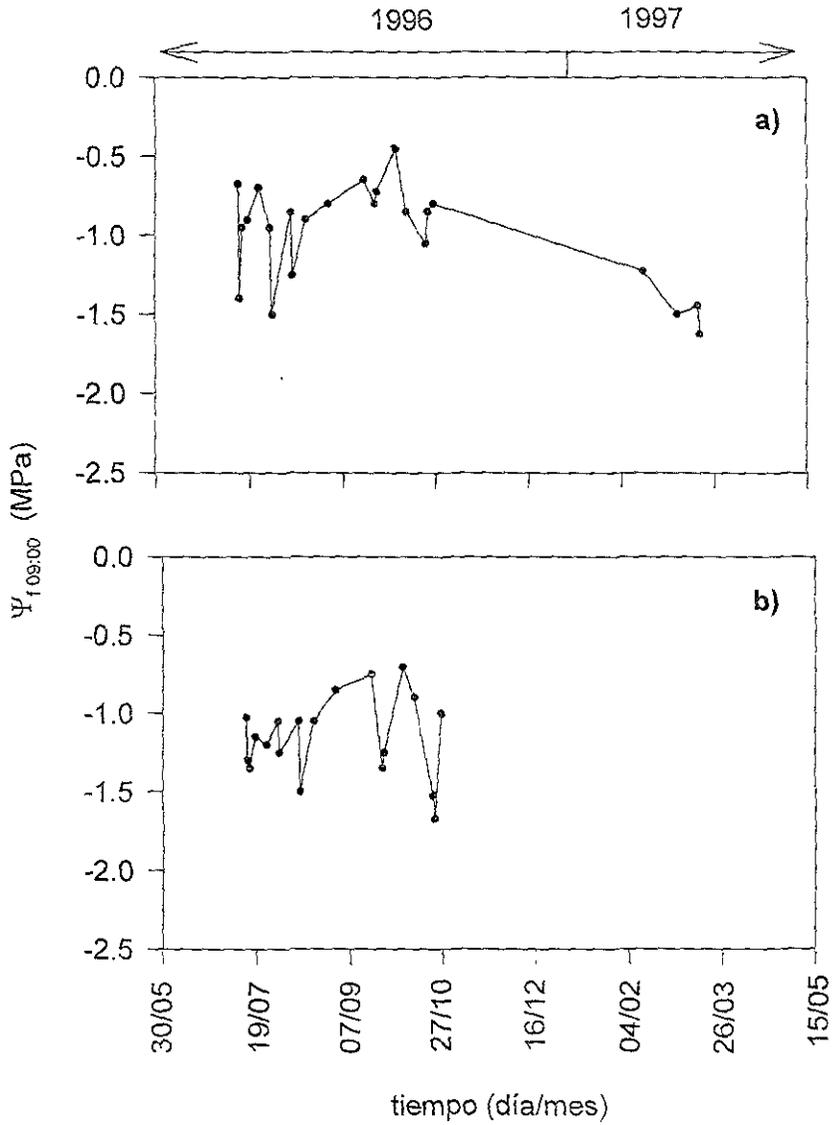


Fig. 9. Variación diurna del potencial hídrico foliar medido a las 09:00 h de *B. cordata* (a) y *V. virgata* (b) durante el periodo de medición. Cada punto representa el promedio de dos hojas por individuo.

finales de la época húmeda, obteniendo también que *B. cordata* alcanza valores de -0.45 MPa a finales ésta época mientras que *V. virgata* llega hasta -0.7 MPa. Finalmente se observó en *B. cordata* una disminución en los valores del potencial hídrico foliar de las 09:00 hl en la época seca, posiblemente esto se deba a la disponibilidad de agua en el sitio.

Al comparar el potencial hídrico mínimo de *B. cordata* y *V. virgata* con otras especies leñosas, encontramos que sus valores de potencial hídrico foliar (al igual que  $g_s$ ) son similares a los registrados en una selva tropical caducifolia, por ejemplo *Trichilia trifolia* (caducifolia en época seca) presenta potenciales de aproximadamente -2.5 MPa igual que *V. virgata*, y *Thouinidium decandrum* (perenne) presenta  $\Psi_f$  no mayores de -2.5 MPa similar a *B. cordata* (Fanjul y Barradas, 1987). Sin embargo al comparar a *B. cordata* y *V. virgata* con especies leñosas (perennes) de desierto, encontramos que las especies de desierto presentan valores de  $\Psi_f$  más bajos (-4.52 a -1.15 MPa) (Nilsen *et al.*, 1990) que las especies estudiadas. Con esto se puede decir que *B. cordata* y *V. virgata* no tolerarían aridez semejante al del desierto. No obstante en el Pedregal existen especies que presentan  $\Psi_f$  tan bajos (*D. viscosa* -3.3 a -4 MPa) (Ramírez-Gerardo, 1997) como las especies del desierto.

#### 5.4 Efecto de los eventos lluviosos en la conductividad estomática

Los análisis de regresión simple entre los eventos lluviosos y  $g_s$ , demostraron los siguientes resultados (Tabla 3 y Tabla 4):

##### a) Precipitación del día anterior.

Existe un efecto significativo entre la precipitación del día anterior y la conductividad promedio ( $P < 0.0001$ ) y máxima ( $P < 0.00007$ ) en *B. cordata* con un coeficiente de determinación de  $r^2 = 0.5$ . Sin embargo en *V. virgata* no hubo un efecto significativo de la precipitación del día anterior ( $P > 0.05$ ) en ambas  $g_{s\text{prom}}$  y  $g_{s\text{MAX}}$ , cuyos coeficientes de determinación fueron bajos de  $r^2 = 0.17$  y  $r^2 = 0.14$ , respectivamente.

##### b) Decadal

Los eventos lluviosos decadales tuvieron un efecto significativo en la conductividad estomática de ambas especies, siendo en *B. cordata* significativamente más alto ( $g_{s\text{MAX}}$   $P < 0.0001$  y  $g_{s\text{prom}}$   $P < 0.005$ ), que en *V. virgata* ( $g_{s\text{MAX}}$   $P < 0.005$  y  $g_{s\text{prom}}$   $P < 0.05$ ). En cuanto

a los coeficientes de determinación se encontró que tanto *B. cordata* como *V. virgata* presentaron mayor relación en  $g_{sMAX}$  con valores de  $r^2=0.52$  y  $r^2=0.42$ , respectivamente.

c) Días continuos

Este evento sólo afectó a  $g_{sMAX}$  ( $P<0.005$ ) de *B. cordata* sin tener un efecto en  $g_{sPROM}$ . Sin embargo en *V. virgata* estos eventos lluviosos no afectaron a ambas conductividades ( $g_{sPROM}$  y  $g_{sMAX}$ ).

d) Días continuos acotados.

Este evento sólo afectó significativamente ( $P<0.05$ ) a la  $g_{sMAX}$  de *B. cordata*, con un coeficiente de determinación de  $r^2=0.3$ .

Estos resultados reflejan indudablemente que la precipitación es un factor que induce al movimiento estomático en ambas especies, encontrando que las variaciones en  $g_s$  tanto máxima como promedio pueden ser afectadas por cambios en la distribución de la precipitación y disponibilidad de agua en el sustrato.

En el caso particular de *B. cordata*, es el evento de un día anterior el que está más directamente asociado en la respuesta de la conductividad estomática (máxima y promedio), aunque también se encuentre una respuesta significativa ante los eventos decadales. Probablemente esto se deba a que *B. cordata* presente raíces superficiales y profundas permitiéndole esto una mayor exploración del agua contenida en el sustrato. Además la respuesta de la conductividad estomática muestra una marcada capacidad de esta especie para el uso rápido del agua cuando ésta está eventualmente disponible. Por otra parte es importante mencionar que probablemente la  $g_{sMAX}$  sea más sensible a los eventos lluviosos que la  $g_{sPROM}$ .

Esto mismo también se ha encontrado en estudios previos realizados en lianas herbáceas y leñosas (*C. multifoliata*, *E. polystachya* y *S. brachycarpa*) donde han demostrado que tanto las variaciones de  $g_{sMAX}$  como  $g_{sPROM}$  pueden ser debidas a una mejor disponibilidad de agua en el suelo del sitio donde se encuentre la planta y a la distribución de su sistema radical (Fichtner y Schulze, 1990).

Tardieu (1991, 1992) por su parte encontró esto mismo en hojas de maíz, ya que los cambios en la conductividad estomática fueron provocados por la disponibilidad de agua en el suelo y las características del sistema radical, especialmente a su distribución espacial.

Fernández *et al.* (1997) encontraron también en cultivares de olivo, que las características del sistema radical dan una gran adaptabilidad a condiciones de estrés hídrico, y que éstas

TABLA 3.

Resultados de los análisis de regresiones simples del efecto de los eventos lluviosos en la conductividad promedio y máxima de *B. cordata* ( $P < 0.05$ )

Tipo de evento lluvioso	$G_{s\text{prom}}^{-1}$ mmol m <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> r <sup>2</sup>	$G_{s\text{prom}}^{-1}$ mmol m <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> F	$G_{s\text{prom}}^{-1}$ mmol m <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> P	$G_{s\text{MAX}}^{-1}$ mmol m <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> r <sup>2</sup>	$G_{s\text{MAX}}^{-1}$ mmol m <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> F	$G_{s\text{MAX}}^{-1}$ mmol m <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> P
Pp. de un día antes	0.533	22.8	0.00011	0.554	24.9	0.00007
Pp. de dos días antes	0.423	14.7	0.001	0.460	17.1	0.0005
Pp. de tres días antes	0.265	7.2	0.014	0.281	7.8	0.0111
Decadal	0.322	9.5	0.005	0.523	22	0.0001
Días continuos	0.045	0.95	0.341	0.328	9.8	0.0052
Cota 5	0.088	1.94	0.179	0.318	9.4	0.0061
Cota 10	0.092	2.04	0.168	0.323	9.6	0.0057
Cota 15	0.084	1.85	0.188	0.319	9.4	0.0061
Cota 20	0.088	1.77	0.198	0.317	9.3	0.0063
Cota 25	0.076	1.66	0.212	0.309	9	0.0071
Cota 30	0.073	1.60	0.221	0.304	8.8	0.0077

TABLA 4.

Resultados de los análisis de regresiones simples entre la conductividad estomática (promedio y máxima) y los eventos lluviosos en *V. virgata* ( $P < 0.05$ )

Tipo de evento lluvioso	$G_{s\text{prom}}^{-2-1}$ mmol $\mu\text{g}^{-1}$ s $r^2$	$G_{s\text{prom}}^{-2-1}$ mmol $\text{m}^{-1}$ s F	$G_{s\text{prom}}^{-2-1}$ mmol $\text{m}^{-1}$ s P	$G_{s\text{MAX}}^{-2-1}$ mmol $\mu\text{g}^{-1}$ s $r^2$	$G_{s\text{MAX}}^{-2-1}$ mmol $\text{m}^{-1}$ s F	$G_{s\text{MAX}}^{-2-1}$ mmol $\text{m}^{-1}$ s P
Pp. de un día antes	0.171	2.89	0.111	0.14	2.28	0.153
Pp. de dos días antes	0.327	6.82	0.020	0.233	4.3	0.581
Pp. de tres días antes	0.453	11.6	0.004	0.303	6.1	0.026
Decadal	0.356	7.77	0.014	0.429	10.5	0.005
Días continuos	0.060	0.9	0.359	0.171	2.90	0.110
Cota 5	0.033	0.477	0.501	0.098	1.52	0.237
Cota 10	0.035	0.511	0.486	0.100	1.57	0.230
Cota 15	0.033	0.486	0.497	0.100	1.57	0.230
Cota 20	0.035	0.512	0.485	0.104	1.63	0.223
Cota 25	0.034	0.496	0.492	0.101	1.57	0.230
Cota 30	0.031	0.461	0.508	0.097	1.57	0.239

pueden ser parcialmente responsables de la rápida recuperación del  $\Psi_f$  y  $g_s$ . Este mismo autor (Fernández, 1994) observó que la raíz del olivo que crece bajo condiciones secas está bien desarrollada explorando grandes volúmenes de suelo, teniendo a la vez mayor rapidez en la maduración de los tejidos cercanos al ápice permitiendo con esto incrementar el movimiento de agua a través del sistema radical, debido al aumento de flujo del agua asociado con el desarrollo vascular secundario.

Actualmente con la utilización de isótopos del agua es posible determinar la fuente hídrica de que la planta hace uso en las épocas del año. Este método está basado en que la composición isotópica del hidrógeno y oxígeno del agua no se altera cuando ésta es absorbida por las raíces y es transportada por el xilema a las hojas. Estudios realizados con deuterium (isótopo del agua) en *Eucalyptus marginata* (Farrington y Turner, 1996), han demostrado que el uso de agua del sustrato varía estacionalmente, y que esto puede estar relacionado con el patrón radical, ya que esta especie utiliza sus raíces horizontales en época húmeda, y las verticales profundas en la época seca. Un mecanismo semejante puede estar actuando en *B. cordata*, en el Pedregal de San Angel.

En cuanto a la respuesta de la conductividad estomática a los eventos lluviosos en *V. virgata*, se observó que existe una relación entre la conductividad estomática y los eventos de tres días antes y decadal. Probablemente esto se debe a que el agua sea limitante en el sitio donde se encuentra la especie (ya que esta se encontraba en claros y grietas a diferencia de *B. cordata* que se situaban en hondonadas) ó presente solo raíces profundas, provocando con esto que *V. virgata* sólo responda al evento lluvioso hasta después de varios días de acumulación de agua en el sustrato.

Estudios anteriores realizados por Ellsworth (1992) en plántulas de *Acer sacharum* de varios sitios (claro grandes, grietas pequeñas y sotobosque), han demostrado que existe diferencias de  $g_s$  entre estos lugares, ya que las conductividades estomáticas máximas fueron similares entre claros y grietas, pero significativamente más altas que las  $g_s$  del sotobosque.

### **5.5 Efecto de los eventos lluviosos en el potencial hídrico mínimo y el medido a las 09:00 h.**

Los análisis de regresión simple entre los eventos lluviosos y los dos tipos de potencial hídrico (mínimo y el medido a las 09:00 h) en este trabajo mostraron lo siguiente (Tabla 5 y 6):

## a) Precipitación del día anterior.

No se encontró un efecto significativo ( $P > 0.05$ ) de este evento en el potencial hídrico tanto mínimo como el de las 09:00 hl de *B. cordata* y *V. virgata*, presentando también coeficientes de determinación muy bajos en las dos especies.

Es importante mencionar que se encontró un efecto significativo entre la precipitación de tres días antes y el  $\Psi_{f\ 09\ 00}$  de *B. cordata*, con  $r^2 = 0.17$ ,  $P < 0.044$

## b) Decadal

No se encontró efecto significativo del evento decadal en  $\Psi_{f\ 09\ 00}$  de las dos especies, presentando a la vez valores de coeficientes de determinación bajos. Sin embargo este evento lluvioso tuvo un efecto significativo ( $P < 0.01$ ) en el  $\Psi_{f\ min}$  de *B. cordata* con  $r^2 = 0.28$ .

## c) Días continuos

Este tipo de evento tampoco afectó significativamente al  $\Psi_{f\ 09\ 00}$  de las dos especies, presentando correlaciones bajas de  $r^2 = 0.16$  en *B. cordata* y  $r^2 = 0.08$  en *V. virgata*.

En el caso del  $\Psi_{f\ min}$  se encontró una respuesta semejante al evento anterior ya que sólo se encontró un efecto significativo ( $P < 0.05$ ) en *B. cordata*.

## d) Días continuos acotados.

No se encontró efecto significativo entre las diferentes cotas y el potencial hídrico de las 09:00 hl de las dos especies. Sin embargo se encuentra respuesta en el potencial hídrico mínimo de *B. cordata*, encontrando un efecto significativo en las cotas de 5 a 20 mm con coeficientes bajos.

En general se puede decir que no se encontró un efecto significativo entre los eventos lluviosos y el potencial hídrico foliar de las 09:00 hl de ambas especies. Sin embargo encontramos efecto significativo entre algunos eventos lluviosos y el potencial hídrico mínimo de *B. cordata*

Estudios realizados por Golluscio *et al.* (1998) del efecto de los eventos lluviosos de verano en arbustos (raíces profundas) y pastos (raíces superficiales) en una estepa de Patagonia, han mostrado que existe un efecto de los eventos lluviosos en el potencial hídrico foliar en pastos pero no en los arbustos. Los arbustos solamente responden cuando el potencial hídrico del suelo es relativamente bajo en el lugar donde se localizan sus raíces, es decir su respuesta aumenta con el estrés hídrico, encontrando a la vez que los

TABLA 5

Resultados del análisis de regresión simple entre el potencial hídrico (mínimo y el medido a las 09.00 hl) y los eventos lluviosos en *Buddleia cordata*

Tipo de evento lluvioso	$\Psi_f$ 09:00 $r^2$	$\Psi_f$ 09:00 F	$\Psi_f$ 09:00 P	$\Psi_f$ min $r^2$	$\Psi_f$ min F	$\Psi_f$ min P
Pp. de un día antes	0.005	0.124	0.727	0.10	2.32	0.143
Pp. de dos días antes	0.127	3.073	0.094	0.18	4.42	0.048
Pp. de tres días antes	0.175	4.548	0.044	0.15	3.72	0.068
Decadal	0.052	0.936	0.367	0.28	8.05	0.010
Días continuos	0.163	4.09	0.055	0.23	6.12	0.022
Cota 5	0.070	1.580	0.222	0.18	4.47	0.047
Cota 10	0.087	2.008	0.171	0.17	4.34	0.050
Cota 15	0.111	2.629	0.119	0.175	4.26	0.052
Cota 20	0.131	3.165	0.252	0.17	4.15	0.054
Cota 25	0.150	3.714	0.067	0.16	4.02	0.058
Cota 30	0.160	4.025	0.057	0.16	4.01	0.058

TABLA 6

Resultados del análisis de regresión simple entre el potencial hídrico (mínimo y el medido a las 09:00 hl) y los eventos lluviosos en *Verbesina virgata*

Tipo de evento lluvioso	$\Psi_f$ 09:00 $r^2$	$\Psi_f$ 09:00 F	$\Psi_f$ 09:00 P	$\Psi_f$ min $r^2$	$\Psi_f$ min F	$\Psi_f$ min P
Pp. de un día antes	0.0008	0.013	0.909	0.09	1.48	0.24
Pp. de dos días antes	0.138	2.734	0.116	0.13	2.10	0.16
Pp. de tres días antes	0.099	1.880	0.188	0.06	0.98	0.338
Decadal	0.052	0.936	0.346	0.19	3.45	0.084
Días continuos	0.08	1.643	0.217	0.025	0.37	0.551
Cota 5	0.0193	0.334	0.570	0.002	0.03	0.86
Cota 10	0.0001	0.002	0.963	0.0015	0.02	0.88
Cota 15	0.011	0.19	0.668	0.0008	0.010	0.919
Cota 20	0.027	0.476	0.449	0.0004	0.005	0.943
Cota 25	0.040	0.722	0.401	0.0001	0.0009	0.976
Cota 30	0.050	0.910	0.353	0.0000	0.0003	0.98

arbustos no responden cuando el suelo en la región de sus raíces está húmedo Golluscio *et al.* (op. cit.) sugiere que esta falta de respuesta se deba probablemente a que el potencial hídrico foliar presenta sus valores máximos, que por otro lado esto también se deba al estado fenológico de la planta (latencia), y a que la lluvia no penetre lo suficiente en el suelo cuando está seco para alcanzar las raíces ó que la sequía del suelo no sea tan alta para causar diferencias detectables en el potencial hídrico del suelo donde exploran las raíces de la planta.

Estos resultados concuerdan con lo obtenido en este trabajo, ya que tanto *B. cordata* (leñosa) como *V. virgata* (arbustiva) no muestra un efecto del potencial hídrico foliar a los eventos lluviosos. Esta falta de respuesta de *B. cordata* y *V. virgata* quizás se deba a la disposición de sus raíces (profundas), ya que probablemente estas se localizan en donde el suelo se encontraba húmedo, no detectando con esto diferencias en el potencial hídrico del suelo obteniendo una respuesta constante. Además en el caso del  $\Psi_f$  09 00 esta respuesta también se deba a que a esta hora se da una amplia conductividad estomática por disponibilidad de agua en el medio, permitiendo esto que sea  $g_s$  y no  $\Psi_f$  09 00 quien controle el flujo de agua.

Por otra parte encontramos que algunos eventos lluviosos afectan significativamente al potencial hídrico mínimo foliar de *B. cordata*, esta respuesta se puede deber a que la especie probablemente presente también raíces superficiales, ya que quizás el potencial hídrico foliar de *B. cordata* responde cuando el potencial hídrico del suelo es relativamente bajo en el lugar donde se localizan sus raíces.

## 5.6 Efecto del potencial hídrico en la conductividad estomática.

Al realizar un análisis de regresión simple entre  $g_s$  y  $\Psi_f$ , se encontró que este último tiene un efecto significativo en la respuesta estomática de *B. cordata* durante el periodo anual y en las dos épocas, mientras que en *V. virgata* el  $\Psi_f$  tiene un efecto significativo en el periodo anual y durante la época de seca (Tabla 7).

Sin embargo al realizar un análisis de regresión múltiple tomando en cuenta a otras variables microclimáticas como:  $T_a$  (Temperatura del aire),  $T_h$  (Temperatura de la hoja), y RFA (Radiación fotosintéticamente activa) y  $\Psi_f$ , se encontró que el potencial hídrico foliar tiene un efecto en la respuesta estomática en el periodo anual, pero no tan altamente significativo como otras variables en la época húmeda y seca (Tabla 8 y 9).

En la época húmeda son la temperatura del aire y de la hoja, junto con la radiación fotosintéticamente activa las variables que tienen un efecto significativo en la respuesta estomática de las dos especies, y en la época seca es la radiación fotosintéticamente activa la variable que influye más en la respuesta estomática de *B. cordata*, mientras que en *V. virgata* son el  $\Psi_f$  y RFA las variables que afectan significativamente  $g_s$ .

En general podemos decir con estos resultados que ambas especies poseen mecanismos (como el control estomático) que les permite aclimatarse a las condiciones estacionales que se presentan en el Pedregal de San Angel.

En el caso particular de *B. cordata* observamos que esta especie presenta un uso en corto y mediano plazo del agua, esto se ve en los resultados de regresión simple entre la conductividad estomática y el evento de un día anterior y decadal, es decir, *B. cordata* responde a los cambios diarios y de cada diez días de precipitación. Probablemente esto puede indicar que presenta un eficiente control estomático y un adecuado sistema radical. Esto último lo podemos observar en sus potenciales hídricos foliares mínimos ya que esta especie los mantiene altos, tanto en la época húmeda como seca, siendo probablemente un indicador de que sustrae el agua de un gran volumen de sustrato a través de su sistema radical, y por otra parte regula esta pérdida por medio de su control estomático lo que le permite a la especie enfrentar la sequía.

Lamentablemente no se pudo observar la disposición de las raíces, ya que el tipo de sustrato lo impide, pero como se mencionó anteriormente es posible también inferir que esta especie tenga un desarrollo radical profundo y superficial por los resultados de las relaciones simples entre los eventos lluviosos y el potencial hídrico de las 09:00 h y mínimo en el tiempo de medición.

En este tipo de estudios es difícil determinar el efecto de todos los factores en la conductividad estomática, ya que en ésta interactúan tanto factores fisiológicos como del medio ambiente, sin embargo los análisis de regresión muestran en el caso de *B. cordata* que entre las variables climatológicas y fisiológicas que medimos, es la precipitación una variable que afecta significativamente el comportamiento estomático ( $r^2=0.5$ ;  $P<0.005$ ).

En el caso de *Verbesina virgata* encontramos un efecto significativo de los eventos lluviosos hasta tres días antes y decadal, es decir su respuesta no es tan rápida como la otra especie, quizás esto se deba al lugar donde se encontraba esta especie (grieta y claro) y a su disposición radical.

Por otra parte, la respuesta estomática de *V. virgata* está más ligada a otros factores tales como RFA y el  $\Psi_f$  (regresión múltiple) en la época seca llevando con ello un

excelente control de la pérdida de agua. Sin embargo, la planta al entrar en estrés hídrico pierde gran parte de sus hojas en esta época utilizando, por otro lado, el mecanismo de senescencia foliar para evadir la sequía y mantener su estado interno de agua a un nivel razonable en un ambiente árido como el Pedregal en la época seca.

Probablemente estos mecanismos pueden ser uno de los causantes de que las especies estudiadas sean tan abundantes en el Pedregal, ya que con estas características pueden aprovechar el agua cuando ésta es disponible y resistir la sequía

**TABLA 7**

Análisis de regresión simple ( $P < 0.05$ ) del efecto del potencial hídrico en la conductividad estomática de las dos especies durante las dos épocas de estudio.

a) *Buddleia cordata*

Epoca	$r^2$	F	Nivel de significancia
Anual	0.09	79	0.00000
Húmeda	0.03	9.4	0.0023
Seca	0.018	8.28	0.004

b) *Verbesina virgata*

Epoca	$r^2$	F	Nivel de significancia
Anual	0.208	132	0.0000
Húmeda	0.001	0.271	0.603
Seca	0.035	7.96	0.005

TABLA 8

Análisis de regresión múltiple ( $P < 0.05$ ) del efecto de diferentes variables microclimáticas y fisiológicas en la conductividad estomática de *Buddleia cordata* en:

a) Anual

$r^2 = 0.1867$        $EE = 150.50$        $n = 731$

Variable independiente	Coficiente	Error estandar	Valor de t	Nivel de significancia
Constante	398.791	37.440	10.651	0.0000
Ta	29.894	3.970	7.528	0.0000
Th	-27.456	3.704	-7.412	0.0000
RFA	0.070	0.011	6.184	0.0000
$\Psi_f$	232.973	22.342	10.427	0.0000

b) Epoca húmeda

$r^2 = 0.08$        $EE = 188.16$        $n = 363$

Variable independiente	Coficiente	Error estandar	Valor de t	Nivel de significancia
Constante	485.41	70.71	6.864	0.0000
Ta	20.69	5.807	3.563	0.0004
Th	-25.90	5.077	-5.102	0.0000
RFA	0.08	0.021	3.710	0.0002
$\Psi_f$	103.847	45.924	2.261	0.0243

c) Epoca seca

$r^2 = 0.224$        $EE = 53.115$        $n = 368$

Variable independiente	Coficiente	Error estandar	Valor de t	Nivel de significancia
Constante	-36.301	23.324	-1.556	0.120
Ta	0.490	4.704	0.104	0.917
Th	2.679	4.652	0.575	0.565
RFA	0.036	0.005	6.231	0.0000
$\Psi_f$	-14.179	15.27	-0.928	0.353

ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA

TABLA 9

Análisis de regresión múltiple ( $P < 0.05$ ) del efecto de factores microclimáticas y fisiológicos en la conductividad estómatomática de *Verbesina virgata* en:

a) Anual

$r^2=0.345$        $EE=108.45$        $n=502$

Variable independiente	Coefficiente	Error estandar	Valor de t	Nivel de Significancia
Constante	348.416	37.334	9.332	0.0000
Ta	25.913	3.109	8.334	0.0000
Th	-21.761	3.334	-6.526	0.0000
RFA	0.052	0.012	4.332	0.0000
$\Psi_f$	192.089	18.594	10.330	0.0000

b) Epoca húmeda

$r^2=0.035$        $EE=128.28$        $n=288$

Variable independiente	Coefficiente	Error estandar	Valor de t	Nivel de Significancia
Constante	284.751	58.253	4.888	0.0000
Ta	13.058	4.641	2.813	0.0053
Th	-12.280	4.609	-2.664	0.0082
RFA	0.041	0.019	2.175	0.0304
$\Psi_f$	56.755	46.206	1.228	0.2204

c) Epoca seca

$r^2=0.049$        $EE=37.87$        $n=212$

Variable independiente	Coefficiente	Error estándar	Valor de t	Nivel de Significancia
Constante	156.604	23.546	6.650	0.0000
Ta	1.439	3.286	0.438	0.6618
Th	-2.152	3.352	-0.642	0.5215
RFA	0.018	0.007	2.640	0.0089
$\Psi_f$	33.882	11.555	2.932	0.0037

## 6. CONCLUSIONES

Los eventos lluviosos son un factor que induce el movimiento estomático en *B. cordata* y *V. virgata*, ya que  $g_s$  es afectada por la distribución temporal del agua en el sustrato. El evento lluvioso de un día anterior y decadal afectó significativamente a la conductividad estomática de *B. cordata*. La conductividad estomática de *V. virgata* fue afectada principalmente por el evento lluvioso de tres días antes y decadal.

*B. cordata* y *V. virgata* probablemente presentan este comportamiento estomático ante los eventos lluviosos debido a la distribución de su sistema radical y a la disponibilidad de agua en el sustrato.

La conductividad estomática máxima es más sensible a los eventos lluviosos que la promedio.

Aparentemente los eventos lluviosos no afectan al potencial hídrico medido a las 00:09 hl en las especies estudiadas.

Los eventos lluviosos decadales afectaron al potencial hídrico foliar mínimo de *B. cordata* mas no a los de *V. virgata*.

El potencial hídrico foliar afectó significativamente la conductividad estomática durante todo el periodo de estudio en las dos especies, sin embargo este efecto es menor al compararlo con otras variables microclimáticas .

Finalmente se concluye que hacen falta más estudios de comportamiento estomático en condiciones naturales, ya que permite conocer aspectos del uso del agua en comunidades vegetales como es el caso del matorral xerófilo del Pedregal de San Angel.

## 7. REFERENCIAS

- BARRADAS, V. L. (1994). **Instrumentación Biometeorológica**, Fondo de Cultura Económica, S. A, México. D. F. 113 pp.
- BIDWELL, R. (1993). **Fisiología Vegetal**. AGT Editor, México, D.F. 784 pp.
- BEGON, M. (1988). **Ecología Individuos, Poblaciones y Comunidades** Editorial Omega, Barcelona. 886 pp.
- CORREIA, M. (1995). The control of leaf conductance of white lupin by xylem ABA concentration decreases with the severity of water deficits. **Journal of Experimental Botany** 46:101-110
- DAUBENMIRE, R. F. (1982). **Ecología Vegetal, Tratado de Autoecología en Plantas**. Editorial Limusa, México. 496 pp.
- DETENAL (1978). **Carta Topografica de la Ciudad de México**. Instituto Nacional de Geografía, Estadística e Informática de la Secretaría de Programación y Presupuesto. México, D.F.
- DEVLIN, R. (1980). **Fisiología Vegetal**. Editorial Omega, Barcelona. 468 pp.
- ELLSWORTH, D. (1992). Water relations and gas exchange of *Acer saccharum* seedlings in contrasting natural light and water regimes. **Tree Physiology** 10:1-20.
- ESAU, K. (1985). **Anatomía Vegetal**. Editorial Omega, Barcelona. 779 pp.
- FANJUL, L. y V. L. BARRADAS. (1987). Diurnal and seasonal variation in water relations of some deciduous and evergreen trees of a deciduous dry forest of the western coast of México. **Journal of Applied Ecology** 24:289-303
- FARRINGTON, J. y TURNER V. (1996). Tracing water uptake by Jarrah (*Eucalyptus marginata*) trees using natural abundances of deuterium. **Trees** 11:9-15
- FERNANDEZ, J. (1994). Anatomical response of olive roots to dry and irrigated soils. **Adv. Hort. Sci** 8:141-144
- FERNANDEZ, J., F. MORENO y O. M. BLAZQUEZ. (1997). Stomatal control of water use in olive tree leaves. **Plant and Soil** 190:179-192

- FLACH, B. (1995). Transpiration and water uptake of *Senecio madley-* woody and *Aloe jucunda* changing environmental conditions: measurements with a potometric water-budget-meter. **Journal of Experimental Botany** 46:1615-1624
- FICHTNER, K y SCHULZE, E. (1990). Xylem water flow in tropical vines as measured by a steady state heating method. **Oecologia** 82:355-361
- FITTER, A. (1983). **Environmental Physiology of Plants**. Academic Press, London. 423 pp.
- FITTER, A. (1987). **Environmental Physiology of Plants**. Academic Press. second edition, London. 424 pp.
- GOLLUSCIO R.A, O.E. SALA y W. K. LAUENROTH. (1998). Differential use of large summer rainfall events by shrubs and grasses: a manipulative experiment in the Patagonian steppe. **Oecologia** 115:17-25
- JONES, H.G. (1992). **Plants and Microclimate**. Cambridge University Press, Cambridge. 428 pp.
- KAUFMANN, M. (1982). Leaf conductance as a function of photosynthetic photon flux density and absolute humidity difference from leaf to air. **Plant Physiology** 69:1018-1022.
- LANDSBERG, J. y D. BUTLER. (1980). Stomatal response to humidity implications for transpiration. **Plant, Cell and Environment** 3:29-33
- MEDINA, E. (1977). **Introducción a la Ecofisiología Vegetal**. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington, D. C. 102 pp.
- MILTHORPE, F. L. y MOORBY, J. (1974). **An Introduction to Crop Physiology**. Cambridge University Press, Londres. 202 pp.
- NILSEN, E.T., M. R. SHARIFI y P.W. RUNDEL. (1990). Water relations of stem succulent trees in north-central Baja California. **Oecologia** 82:299-303
- PEARCY, R. W. (1991). **Plant Physiological Ecology**. Chapman and Hall, New York. 457 pp.
- POZOS-HERNANDEZ, B. A. (1991). **Relaciones hídricas internas en *Senecio praecox* D.C. y *Buddleia cordata* H.B.K. de la Reserva del Pedregal de San Angel**. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 77 pp.

- RAMIREZ-GERARDO, M. G. (1997). **Comportamiento estomático en *Senecio praecox* D.C. (Compositae) y *Dodonea viscosa* Jacq. (Sapindaceae) de la Reserva del Pedregal de San Angel.** Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 64 pp.
- ROJAS, M. G. (1972). **Fisiología Vegetal.** McGraw-Hill, México, D.F. 272 pp.
- ROJO, A. (1994). Compilador. **Reserva Ecológica "El Pedregal de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo"**. UNAM. México, D.F. México. 410 pp.
- RITCHIE, J. (1981). Water dynamics in the soil-plant-atmosphere system. **Plant and Soil** 58:81-96
- RODRÍGUEZ, C. (1989). La Tasa de Uso de Agua y del Nutriente. En: **El Agua en las Plantas cultivadas.** A. Larque-Sánchez. Centro Botánico. Colegio de Postgraduados. Chapingo-Montecillo, México. 117 pp.
- RZEDOWSKY, J. (1954). Vegetación del Pedregal de San Angel. **Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN** 8:59-129
- RZEDOWSKY, J. (1985). **Flora Fanerogámica del Valle de México.** Instituto de Ecología, A.C. México. 674 pp.
- SALISBURY, B. (1994). **Fisiología Vegetal.** Grupo Editorial Iberoamericano, USA. 759 pp.
- SÁNCHEZ, S. O. (1976). **La Flora del Valle de México.** Herrera, México., 519 pp.
- SÁNCHEZ-HUERTA, B. J. (1990). **Análisis de algunas variables meteorológicas y su área de influencia en Ciudad Universitaria, D.F. durante el período de 1963 a 1983.** Tesis de licenciatura en Geografía. Facultad de Filosofía y Letras. UNAM, México. 115 pp.
- SCHULZE, E. D. (1976). Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in the desert. **Planta** 108:259-270
- SCHULZE, E. D. (1991). Water and Nutrient Interactions with Plant Water Stress. En: **Response of Plants to Multiple Stresses.** Mooney, H. A., Winner, W. E. y Pell, E. Academic Press, Inc. United States. 422 pp.
- SCHOLANDER P. P. (1964). Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. **National Academy of Science** 52:119-125

- SUMNER, G. (1988). **Precipitation, Process and Analysis**. John Wiley & Sons Press, Great Britain. 455 pp.
- SUTCLIFFE, J. (1979). **Plants and Water**. The Camelot Press, Great Britain. 122 pp.
- SUTCLIFFE, J. (1980). **Las Plantas y El Agua**. Editorial Omega, Barcelona. 85 pp.
- TAMHANE, R. V. (1986). **Suelos: Su Química y Fertilidad en Zonas Tropicales**. Editorial Diana, México, D.F. 483 pp.
- TARDIEU, F. (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.
- TARDIEU, F. (1992). Xylem ABA controls the stomatal conductance of field-grown maize subjected to soil compaction or soil drying. **Plant, Cell and Environment** 15:193-197.
- TRICART, J. (1982). **La Eco-Geografía y la Ordenación del Medio Natural**. Editorial Anagrama, Barcelona, España. 288 pp.
- VALIENTE-BANUET, A. y E. DE LUNA (1990). Una lista florística actualizada para la Reserva del Pedregal de San Angel. **Acta Botánica Mexicana** 9:13-30
- VAN DEN HONERT. (1948). Water transport as a catenary process. **Disc. Faraday Soc.** 3:146-53
- VARGAS, N. A. (1985). Loganiaceae. En: **Flora Fanerogámica del Valle de México Vol. II**. J. Rzedowsky (ed.). Escuela Nacional de Ciencias Biológicas e Instituto de Ecología, México, D.F. pp 212-215.
- VAZQUEZ-YANES, C. (1987). **Como Viven las Plantas**. Serie La Ciencia desde México N°. 48. Fondo de Cultura Económica, México, D.F., México. 94 pp.
- WARRIT, B. y J. J. LADSBERG. (1980). Responses of apple leaf stomata to environment factors. **Plant, Cell and Environment** 3:13-22
- WHITEHEAD, D., U. OKALI y F. FASEHUN (1981). Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria. **Journal of Applied Ecology** 18:571-587
- WOO, K. B. (1966). Dynamic simulation model of the transpiration process. **Water Resources Research** 2(1): 156-160