



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

RELACIONES HIDRICAS INTERNAS DE *Cissus sicyoides* L. Y *Dodonaea viscosa* (L.) Jacq. DE LA RESERVA DEL PEDREGAL DE SAN ANGEL

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O
P R E S E N T A :

DANIEL DEGOLLADO ZALDIVAR

DIRECTOR DE TESIS: DR. VICTOR LUIS BARRADAS MIRANDA



279707

FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



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

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

**“Relaciones hídricas internas de *Cissus sicyoides* L. y *Dodonaea viscosa* (L.) Jacq.
de la Reserva del Pedregal de San Angel”**

realizado por Daniel Degollado Zaldívar

con número de cuenta 9350462-7 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario Dr. Victor Luis Barradas Miranda

[Firma manuscrita]

Propietario Dra. Alma Delfina Lucía Orozco Segovia

[Firma manuscrita]

Propietario Dra. Alicia Enriqueta Brechu Franco

[Firma manuscrita]

Suplente M. en C. María Esther Sánchez Coronado

[Firma manuscrita]

Suplente M. en C. Agustín de Jesús Quiroz Flores

[Firma manuscrita]
FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

[Firma manuscrita]
Consejo Departamental de Biología
Dra. Edna María Suárez Díaz



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

“Nadie vale más que nadie, porque por más que valga un hombre, nunca tendrá valor más grande que el valor de ser hombre ”

Antonio Machado.

Dedicatoria:

A mi madre: Olga Zaldívar Ortiz, por cuánto me has amado.

A la memoria de mi padre: José Luis Degollado Flores.

A mis hermanos: José Luis y Sandra, por el apoyo y cariño que me han brindado.

A Mine, por darme la motivación suficiente para concluir este trabajo.

A Luisito, por la pureza de su alma.

AGRADECIMIENTOS

A Dios que me dotó con la inteligencia, entereza, determinación y los medios para poder llegar hasta este momento.

A tí, quien ha sabido siempre como amar, quien ha dado todo sin pedir recompensa ó favor alguno a cambio; a tí, quien ha sabido mostrarme el camino con mano firme y predicando siempre con la fuerza del ejemplo ... A tí, de quien he recibido sólo amor, comprensión y un ejemplo del cual siempre enorgullecerme; a tí, a quien no le importó dar la vida a cambio de nosotros, de nuestro bienestar; a tí, a quien ni todas las palabras, ni todos los discursos del mundo bastarían para agradecer toda una vida llena de sacrificios, privaciones y tantos sinsabores ... A tí, dedico este trabajo que a fin de cuentas es tuyo también, es un logro de ambos. A tí, por darme la vida y ofrendarme la tuya ... Gracias Mamá.

A mis hermanos: Sandra y José Luis por todo su amor, comprensión y por todos los momentos que hemos compartido y en que nos hemos apoyado mutuamente y con la esperanza de seguir contando siempre con ellos. ¡Ah! también por jalarme las orejas para terminar el presente trabajo.

Asimismo, quiero agradecer a mis abuelos paternos ya fallecidos Manuel y Rufina; a mis abuelos maternos Francisco y Agustina, sin quienes difícilmente habría podido llegar hasta este momento.

A Mine, por su comprensión, por su enorme paciencia, por todo lo que hemos compartido y por mantenerse a mi lado.

A mis tías Irma y Rocío, por el gran apoyo que han brindado a mi familia siempre que ha estado en sus manos; a mis tíos Arturo, Enrique y Manuel por el apoyo que me han dado.

A mis camaradas de la Facultad de Ciencias (c'est a dire aux "rayas") con los que compartí mis años en la Universidad, por lo que es necesario mencionar al buen Chucho ("Sea urchin"), Sebastián, Richie, McCoy, Ame, Mayra, Nere, Paco ("Raya"), Michelle, Charlie, al Gasta (pir), Eudelia ("Pas"), Jorge ("Monstruo") y a Erika ("Kika"). Además, al mismísimo falso: Oscar FM, Itzel, Raquel CSS, al buen Noé, Jorge Sánchez F y a tantas personas más, que por falta de espacio y memoria no puedo mencionar.

A mis amigos del Museo de las Ciencias *Universum*: a Felipe (el Master), Julio, Julia Angélica (por levantarme la moral para continuar con este trabajo de tesis), al loco de Fabián, Alberto, Manuel (“Manuver”), Irmita, Reina, Ramoncho, Gabriela (Gabina), Marco Antonio y Selenia, a Liliana, Itzel, etc.

Al buen M en C Alfredo Ramos con quien desarrollé mi trabajo de campo en el Pedregal; a Jaina, Marithza, Nayeli, Ivonne y Nelly del laboratorio de Ecofisiología, por su sincera amistad.

Al Dr. Víctor Barradas por soportarme tanto tiempo con este trabajo, a pesar de las diferencias que llegamos a expresar, por la formación recibida y por todas las sugerencias realizadas al presente trabajo. Asimismo, agradezco a todos los sinodales que amablemente revisaron este trabajo y por las atenciones que tuvieron conmigo: Dra. Alicia Brechu, Dra. Alma Orozco. M en C Agustín Quiroz y M en C Esther Sánchez.

Agradezco al PAPIIT y a DGAPA (proyecto INZ10995 “Uso del agua por la vegetación de un matorral xerófilo que se desarrolla en un litosol de la Subcuenca del Valle de México, Pedregal de San Ángel”) por el apoyo económico recibido durante la realización de la presente tesis.

Por último, agradezco al grupo de universitarios conformados en lo que es el Consejo General de Huelga (CGH) de la UNAM, por haber demostrado un poco de dignidad ante el recorte presupuestal que realizó el presidente del país a la educación pública (cerca de 400 millones de pesos) y que a cambio de ello nos “empaló” a los frejados y a nuestros hijos, con una deuda de casi 100 mil millones de dólares, producto de la corrupción del sistema de poder que impera en México.

ÍNDICE

Índice	1
Agradecimientos	3
Resumen	5
1.- Justificación	6
2.- Antecedentes	8
2.1.- Importancia del Agua	8
2.2.- Continuo Suelo-Planta-Atmósfera	8
2.3.- La Deficiencia Hídrica	9
2.3.1.- Consecuencias de la Deficiencia Hídrica en la Planta	10
2.4.- Resistencia a la Sequía	13
2.4.1.- Escape a la Sequía	13
2.4.2.- Evasión a la Sequía.	14
2.4.2.1.- Adaptaciones Morfológicas	14
2.4.2.2.- Respuestas Estomáticas	15
2.4.3.- Tolerancia a la Sequía	16
2.4.3.1.- Elasticidad Celular	16
2.4.3.2.- Mantenimiento de la Turgencia por Ajuste Osmótico	16
2.4.3.3.- Acumulación de Prolina	17
2.4.3.4.- Acumulación de Ácido Abscísico	17
2.5.- Importancia Ecológica de las Relaciones Hídricas	18
3.- Objetivos	20
3.1.- Objetivo general	20
3.2.- Objetivos particulares	20
4.- Materiales y Método	21
4.1.- Fundamento Teórico	21
4.1.1.- El Potencial Hídrico	21
4.2.- Área de Estudio	26
4.2.1.- Vegetación	28
4.2.2.- Clima	28

4.3.- Descripción de las Especies	29
4.3.1.- <i>Dodonaea viscosa</i>	29
4.3.2.- <i>Cissus sicyoides</i>	29
4.4.- Método Empleado para la Determinación de las Relaciones	
Hídricas	30
4.4.1.- Descripción del Método	30
4.4.2.- Toma de Datos	31
5.- Resultados y Discusión.	33
5.1.- Variables Climatológicas	33
5.2.- Contenidos Hídricos en el Apoplasma y en el Simplasma	34
5.3.- Potenciales Hídricos Diurnos y Estacionales	36
5.3.1.- Comparación del Potencial Hídrico con Especies de otras Comunidades	41
5.4.- Potenciales de Presión Diurnos y Estacionales	46
5.4.1.- Comparación del Potencial de Presión con Especies de otras Comunidades	50
5.5.- Potenciales Osmótico a Turgencia Cero y Turgencia Total	53
5.5.1.- Comparación del Potencial Osmótico con Especies de otras Comunidades	55
5.6.- Variación Estacional de los Módulos de Elasticidad	58
5.6.1.- Comparación de los Módulos de Elasticidad con Especies de otras Comunidades	61
5.7.- Significado Ecofisiológico de las Relaciones Hídricas en <i>Dodonaea viscosa</i> y <i>Cissus sicyoides</i>	65
6.- Conclusiones	67
7.- Bibliografía	68

RESUMEN

El agua tiene un papel primordial en el mantenimiento de la vida sobre la Tierra, de forma tal que juega varias funciones en las plantas. Debido a que las plantas comúnmente se encuentran sujetas a una deficiencia hídrica, han desarrollado tres estrategias básicas para adaptarse a la sequía: la evasión, el escape y la tolerancia. La vegetación terrestre cuenta con diversos mecanismos como son adaptaciones morfológicas, respuestas estomáticas, elasticidad celular, ajuste osmótico y la acumulación de aminoácidos y de ácido abscísico para realizar tales estrategias. A partir de este punto, las relaciones hídricas nos ayudan a conocer diferentes aspectos de las plantas sometidas a la sequía, así como las posibles aplicaciones que pueden tener. El objetivo planteado fue el conocimiento de las relaciones hídricas internas diurnas y estacionales en *Dodonaea viscosa* y *Cissus sicyoides*. El estudio se desarrolló en la reserva del Pedregal de San Ángel durante la época de lluvias (de julio a octubre) de 1996 y en la temporada seca (febrero y abril) de 1997. Entre las variables consideradas dentro del estudio estuvieron: contenidos hídricos del simplasma y apoplasta, marchas diurnas y estacionales de los potenciales hídricos, de presión y osmóticos, además de los módulos de elasticidad. Con base en las variables obtenidas a partir del presente estudio, se encontró que *D. viscosa* es una planta que resiste un agobio hídrico severo, con un contenido hídrico simplásmico alto, con pérdida de la turgencia celular y en la cual se observó un ajuste osmótico muy notable, sin ajuste de los módulos de elasticidad celular; *C. sicyoides*, por su parte, es una planta trepadora que resiste un agobio hídrico moderado, presentó un contenido hídrico simplásmico bajo, logra mantener la turgencia celular en casi todos los puntos de las marchas diurnas, sólo se observó un ajuste osmótico pasivo y una falta de ajuste de los módulos de elasticidad celular. Por otro lado, al realizar múltiples comparaciones con especies de diferentes comunidades vegetales como: desierto, bosque tropical caducifolio, bosque tropical perennifolio, etc., se encontró que *D. viscosa* se halla más cercana en relaciones hídricas a *Thouinidium decandrum* que se desarrolla en el bosque tropical caducifolio (Chamela) y que *C. sicyoides* se asemeja más a *Piper lapathifolium* que se desarrolla en el bosque tropical perennifolio (Los Tuxtlas).

1. JUSTIFICACIÓN

¿Por qué desarrollar investigación básica en la Reserva del Pedregal de San Ángel?

Tradicionalmente se ha aceptado que el volcán Xitle hizo erupción hace 2500 años, sin embargo, existe nueva evidencia de que tal erupción es más reciente, acercándose a los 2000 años. A partir de entonces, el Pedregal de San Ángel ha venido desarrollando un proceso de sucesión ecológica interesante y complejo, interrumpido por los constantes incendios ocurridos casi anualmente, la interacción humana y el continuo avance de la urbanización que arrasa los últimos vestigios de la vegetación nativa de la Subcuenca del Valle de México.

La Reserva del Pedregal es el último vestigio, junto con la reserva del Ajusco Medio y los lotes baldíos, para conocer la flora nativa y característica de los pedregales del Valle de México, de la cual se desconocen aún muchos aspectos. A partir de este punto, surge la importancia del trabajo realizado con especies nativas y que representan una asociación vegetal importante en el Pedregal de San Ángel, la asociación de *Senecio praecox*.

¿Por qué trabajar con estas especies y no con otras? Rzedowski desde 1954 propuso dos tipos fisionómicos para el Pedregal de San Ángel: el Arboretum y el Fruticetum, siendo esta última la mejor representada en la Reserva del Pedregal de San Ángel, en específico la asociación *Senecionetum praecosis*, la cual presenta tres estratos bien definidos: arbustivo, herbáceo y rasante. El estrato arbustivo se encuentra caracterizado por especies como: *Senecio praecox*, *Verbesina virgata*, *Wigandia urens* y *Dodonaea viscosa*. El estrato herbáceo lo representan las siguientes especies: *Muhlenbergia* spp., *Ipomea hirsutula*, *Dioscorea galeotiana* y *Cissus sicyoides*, de ahí que tales especies: *Dodonaea viscosa* y *Cissus sicyoides* hayan sido escogidas para la realización del presente trabajo, además de poder contrastar los resultados obtenidos en las relaciones hídricas con una especie caducifolia y trepadora, contra una especie perenne, arborescente y leñosa.

¿Por qué es importante el estudio de las Relaciones Hídricas desde una perspectiva ecológica? A través de las relaciones hídricas es posible conocer aspectos relacionados con éstas como son: el ajuste estacional del potencial osmótico de la planta para mantener la turgencia durante períodos de sequía, inferir el ajuste osmótico diurno

que desarrolla la planta con el fin de mantener la turgencia, tanto a lo largo del día (por la disminución del potencial hídrico) como a causa de ambientes salinos (plantas halófitas), cambios osmóticos ó en la turgencia asociados a los movimientos foliares, conocer la influencia que el fotoperíodo ejerce en los componentes del potencial hídrico (y en general de las relaciones hídricas) sobre la abscisión y la latencia; así mismo, la variabilidad del potencial hídrico entre las especies que conforman una comunidad, al igual que estudios sobre el potencial mátrico. Además, ayudan a comprender las distribuciones vegetales y las adaptaciones que se presentan en un substrato tan agobiante como lo es el litosol, también apoyan estudios relacionados con tasas de evapotranspiración y comportamiento estomático, siendo útiles en la evaluación de los efectos de la deficiencia hídrica sobre el crecimiento, la productividad y la capacidad reproductiva de las diferentes especies de plantas.

2. ANTECEDENTES .

2.1. Importancia del agua para las plantas .

Como es bien sabido, el agua juega un papel primordial en la estructura y función de los seres vivos, ya que gracias a ella es posible la vida en la Tierra, tal y como la conocemos. En este sentido, el agua no deja de ser menos importante para las plantas, sobre todo si consideramos que este elemento llega a constituir del 85 al 95% de la masa total del organismo, además de ser el principal factor limitante para su productividad. Sutcliffe (1979) menciona las funciones que desarrolla el agua en las plantas: en primer lugar, el agua es el principal constituyente del protoplasma (representando cerca del 95% del peso total) por ello, cuando el protoplasma queda deshidratado se inactiva, muriendo la célula en algunos casos, por el cambio de las sustancias orgánicas inmersas en éste, tanto en sus propiedades físicas como químicas. En segundo lugar, el agua, además de ser una fuente de átomos de hidrógeno para la reducción del CO_2 , es un producto de la respiración y sirve como medio para el desarrollo de múltiples reacciones químicas en el protoplasma. Sucesivamente, el agua al ser almacenada en las vacuolas, se encarga del mantenimiento de la turgencia en la planta; llega a formar una película superficial a la pared celular y continua entre las células, a manera de un retículo, importante en la entrada y movimiento de las sustancias disueltas y, realiza funciones adicionales como es el servir de medio para el transporte de sustancias disueltas en el xilema y el floema .

2.2. El continuo suelo-planta-atmósfera .

Diversos autores (Ritchie, 1981; Etherington, 1982; Fitter y Hay, 1987; Schulze, *et al.*, 1987; Cruiziat y Tyree, 1990; Jones, 1992) han considerado el flujo del agua desde el suelo hasta la atmósfera, pasando a través de la planta, como un continuo, en donde la ruta a seguir por el agua va a depender de las diferencias de energía libre (expresado en fisiología vegetal como diferencias de potencial hídrico) que se presentan entre los diferentes componentes del sistema, siendo menor en el componente atmosférico y mayor en el suelo (ó bien, potenciales hídricos menos negativos en el suelo y más negativos hacia la atmósfera). Además, la energía necesaria para desarrollar este

movimiento está determinada por la radiación solar, la radiación ambiental de onda larga, la transferencia de calor sensible en el continuo suelo-planta-atmósfera y la diferencia de presión de vapor del aire. Dichas fuentes energéticas se encargarán, por un lado, de la apertura estomática y, por el otro, de permitir el paso del agua, en forma de vapor, desde la cámara subestomática hacia la atmósfera (Etherington, 1982; Fitter y Hay, 1987). Es así, que este sistema (suelo-planta-atmósfera) puede ser comparado con un circuito eléctrico formado de varias resistencias en serie, en donde se presenta una resistencia determinada para el paso del agua del suelo a las raíces, otras resistencias un poco menores a lo largo del cuerpo de la planta y otras más grandes para el paso de la hoja hacia la atmósfera (Etherington, 1982; Cruiziat y Tyree, 1990). Es importante mencionar que la dinámica que presenta el agua en el sistema depende de la capacidad de almacenamiento que posea el suelo, el grado de vaciamiento y su rapidez para volver a saturarse, ya que si alguno de estos factores llegara a fallar, se verá interrumpido el circuito (Ritchie, 1981).

2.3. La deficiencia hídrica .

Tinoco (1986), Fanjul y Barradas (1987) y Jones (1992), apuntan que la deficiencia de agua en la planta, es producida por un incremento diurno en la diferencia de presión de vapor hoja-aire (dpv)¹, haciéndose más pronunciado en áreas abiertas y con la época seca. El aumento en la dpv ocasiona una mayor demanda evaporativa del ambiente. Así, al tener un gradiente mucho más pronunciado de potencial hídrico en el continuo suelo-planta-atmósfera, se tiene una mayor pérdida de agua de la planta hacia la atmósfera. Por lo tanto, si la tasa de toma de agua no iguala a la pérdida, se produce una disminución en el potencial hídrico de la planta y, con ello, una deficiencia hídrica. Al respecto, Larcher (1995) señala que la sequía provocará condiciones adversas si la planta dispone de poca agua en el estado termodinámicamente adecuado, haciendo hincapié en que dicho estado termodinámico puede ocurrir por distintas razones como son, una evaporación intensa, "atadura" osmótica del agua en suelos salinos ó en suelos

¹ La diferencia de presión de vapor hoja-aire (dpv), se calcula a partir de la siguiente expresión: $dpv = e_{sh} - e_a$ donde e_{sh} es la presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja y e_a es la presión de vapor del aire y se emplea para conocer el efecto de la humedad del aire sobre la conductividad estomática (Fanjul y Barradas, 1985; Jones, 1992).

congelados. Así mismo, un incremento gradual del agobio por sequía puede ser también ocasionado por una deficiente toma de agua por la planta, producto de la existencia de suelos someros que evitan el desarrollo de sistemas radicales adecuados. Es necesario advertir que con cierta frecuencia, la sequía del suelo está acompañada de una fuerte evaporación, resultado de la sequía del aire y de altos niveles de radiación.

¿Cómo podemos saber si la planta está ó no sometida a una deficiencia hídrica? Desde el punto de vista ecofisiológico, el conocimiento de factores externos sólo da una base parcial e insuficiente para llegar a conclusiones adecuadas acerca del grado de sequía, razón por la cual se ha desarrollado el índice relativo de sequía (RDI) (Larcher, 1995). Tal índice compara la deficiencia hídrica real con el umbral crítico de la deficiencia hídrica para las especies a tratar. El umbral crítico puede referirse tanto a los signos visibles de daño por sequía ó bien, al inicio del disturbio de una función particular, dependiendo de lo que se esté buscando. Además de la deficiencia hídrica, pueden utilizarse otros indicadores del balance hídrico como es el contenido relativo de agua, el potencial hídrico ó el potencial osmótico. Así, un bajo porcentaje del RDI es indicativo de que el agobio hídrico es ligero (Larcher, 1995). A su vez, Medina (1983) menciona que la evaluación del agobio hídrico en las plantas puede ser obtenido a través del análisis de sus relaciones hídricas en condiciones naturales, i.e. relacionando la pérdida de agua (transpiración) con la toma (absorción), ó bien, midiendo el estado hídrico de toda la planta ó en sus partes .

2.3.1. Consecuencias de la deficiencia hídrica en la planta .

Hsiao. (1973) propone la siguiente clasificación a propósito de la deficiencia hídrica, de tal suerte que sugiere algunas cifras para hablar de un agobio hídrico moderado, severo y extremo. De esta manera, un potencial hídrico (Ψ) de -1.2 a -1.5 MPa y un contenido relativo de agua (CRA) entre 90 y 80%, se considera moderado, mientras que si Ψ es menor de -1.5 y el CRA menor del 80%, entonces se toma como severo, finalmente, si el CRA es menor del 50% se considera a la planta deshidratada .

El agobio hídrico va a producir decremento en el volumen celular, mayor concentración de la savia y una pérdida continua de agua del protoplasma, además de una pérdida de turgencia por la planta y desaceleración del crecimiento (principalmente

en el crecimiento primario ó de elongación) (Larcher, 1995). Por su parte, Hale y Orcutt (1987) apuntan que entre tales efectos encontramos a la pérdida de turgencia por la planta, misma que redundará de manera negativa sobre la tasa de crecimiento, la extensión de los tallos y la apertura estomática. Así mismo, la disminución en el área foliar de la planta traerá consigo una menor producción de fotosintatos y esto, a su vez, desaceleración en el crecimiento.

Por otro lado, Fanjul y Rosher (1984) indican que, al trabajar con hojas de manzana, se observó una reducción significativa en el contenido relativo de agua del tejido, en donde, la mayor parte de la pérdida ocurrió, principalmente, en uno de los componentes del potencial hídrico, a saber, en el potencial de presión (vea secciones 4.1.1 y 5.4 de este trabajo), representando alrededor del 82% de la pérdida total, mientras que el resto se atribuyó al otro componente del potencial hídrico, es decir, al potencial osmótico (vea secciones 4.1.1 y 5.5 de este trabajo). Asimismo, tales autores, se menciona que condiciones hídricas adversas disparan un aumento del 50% en la concentración total de azúcares (80% de glucosa y 20% de fructosa). Estos resultados sugieren que la disminución del potencial osmótico en hojas sujetas a condiciones hídricas adversas no es resultado únicamente de la concentración de dichos solutos (azúcares) en un volumen celular pequeño, ocasionado por la disminución en la expansión celular, sino también a la cantidad de solutos .

En cuanto al efecto que las condiciones hídricas adversas ejercen sobre la planta está el decremento en la fijación de CO_2 atmosférico tal y como Osonubi y Davies (1980) y Giordano y Hibbs (1993) apuntan al trabajar con *Betula pendula* y *Gmelina arborea* ó *Alnus rubre*, donde observaron que el efecto consistía en la disminución de la tasa fotosintética a elevadas temperaturas, a causa del agobio hídrico, produciendo una temperatura óptima más pronunciada para la fotosíntesis a elevados niveles de radiación; así mismo, se encontró que temperaturas elevadas produjeron un desplazamiento del punto de compensación de la luz hacia un valor mayor. También se puntualizó que dichas respuestas estuvieron en función de pérdidas en la conductividad tanto del mesófilo como de los estomas, además de que el agobio hídrico redujo la temperatura a la cual la máxima tasa fotosintética ocurre.

De acuerdo con Hale y Orcutt (1987), en las plantas C_3 sometidas a deficiencias hídricas severas se observa que la fotosíntesis disminuye rápidamente, mientras que la fotorrespiración lo hace de una manera más lenta, por lo que en tales condiciones la fotorrespiración es capaz de mantenerse a altas tasas y, aunque las plantas C_4 son susceptibles de desarrollar bajas tasas de fotorrespiración, no quedan exentas de sucumbir ante situaciones como la mencionada, a causa, principalmente, de inanición. Tales autores expresan que el agobio hídrico resulta severo durante la etapa de reproducción y que las etapas más sensibles son la anthesis y la dedicada a la producción de gametos debido a que cualquier deficiencia hídrica redundará en una infertilidad total ó parcial de la planta. Por otro lado, Giordano y Hibbs (1993) indican que el efecto que ejerce sobre *Alnus rubra* el agobio hídrico es disminuir la capacidad competitiva de los individuos, por lo que decae la tasa de colonización de nuevos sitios.

Las condiciones hídricas adversas no sólo tienen efectos a nivel macroscópico sino también a un nivel mucho más fino. Algunos autores (Larcher, 1995 ó Hale y Orcutt, 1987) mencionan que plantas sujetas a agobio hídrico severo ó moderado son capaces de liberar hidrolasas (mismas que actuarían sobre substratos protegidos normalmente en compartimentos), lipasas alcalinas y ácidos que degradarán la membrana celular y/o los organelos; en maíz, por otro lado, se ha observado la liberación de los contenidos vacuolares, provocando el hinchamiento y ruptura de los cloroplastos ó bien otras plantas (como el girasol) pueden sufrir daños irreversibles en sus cloroplastos a -2.5 MPa, quizás debido a cambios en las membranas de tales organelos, mientras que otras plantas (como el sorgo) poseen cloroplastos que llegan a resistir potenciales de -3.7 MPa. En lo que se refiere a las membranas, la remoción del agua que las estabiliza resulta crítica, ya que pueden ocasionar un reordenamiento de los fosfolípidos e incluso de las mismas proteínas estructurales (las cuales pueden quedar totalmente excluidas de la membrana), dando lugar a la formación de canales dentro de las membranas .

Finalmente, el agobio hídrico puede inducir embolismo en una planta, (cuando se observan potenciales hídricos muy negativos, es decir, altas tensiones de agua en el xilema, en las plantas leñosas se provoca un fenómeno llamado cavitación; la cavitación se caracteriza por la aparición en la savia líquida de microburbujas de vapor de agua y aire, llenando súbitamente a todo el elemento conductor, bloqueando así el transporte de

agua por el sistema, fenómeno conocido como embolismo (Cruiziat y Tyree, 1990; Kolb y Davis, 1994) de manera que los niveles “normales” de embolismo se encuentran entre el 5% y el 20% (Tyree y Ewers, 1991). Kolb y Davis (1994) observaron que *S. mellifera* es más susceptible de desarrollar embolismo inducido por agobio hídrico que *Ceanothus megacarpus*, además de que los elevados niveles de embolismo fueron provocados por tales condiciones hídricas adversas. *Ceanothus megacarpus*, resultó ser muy resistente al embolismo, ya que llega a presentar un 50% de xilema embolizado al alcanzarse un potencial hídrico de -11 MPa, mientras que otras especies estudiadas alcanzan este 50% a un potencial hídrico promedio de -6 MPa. Es posible que tal resistencia al embolismo inducido por una deficiencia hídrica se dé gracias a las características anatómicas propias de la especie, como el diámetro tan pequeño que presentan los poros en las paredes celulares de los vasos y las traqueidas, mismos que evitan el ingreso de aire a dichos conductos por medio de elevadas tensiones del agua en el xilema (Tyree y Sperry, 1988). Sin embargo otros autores como Zimmermann (1983) suponen que aquellas plantas con conductividades específicas elevadas (alta eficiencia en el transporte del agua) pueden ser, de manera inherente, más sensibles al embolismo inducido por un agobio hídrico .

2.4. Resistencia a la sequía .

La resistencia a la sequía es un término empleado con el fin de englobar una serie de mecanismos mediante los cuales, las plantas responden a la falta de agua durante periodos de tiempo determinados. En términos prácticos, se mencionan tres tipos básicos de resistencia (Jones, 1980; Jones et al., 1981; Medina, 1983; Kramer, 1983; Santos y Ochoa, 1990, Jones, 1992).

2.4.1. Escape a la sequía.

El escape a la sequía se define como la capacidad de las plantas para desarrollarse en un corto periodo, evitando de esta manera una severa deficiencia hídrica. En este sentido, resulta adecuado señalar las adaptaciones que presentan los organismos al respecto:

Fischer y Turner (1978), consideran a la fenología de una planta como el tiempo en el que ocurren los principales eventos del desarrollo de éstas, a saber: germinación,

formación de brotes, floración, madurez de la semilla, caída de las hojas, etc. Constituyen este tipo de adaptaciones, todos aquellos mecanismos que limitan el desarrollo de las plantas a hábitats y épocas favorables. Es así que Turner y Begg (1981) mencionan como ejemplos a algunas plantas desérticas caracterizadas por contener inhibidores de la germinación, mismos que sólo se eliminan cuando se cuenta con agua abundante ó bien, organismos que completan su ciclo de vida en algunas semanas (plantas conocidas como efímeras), dichos organismos presentan como característica, además de su rápido y plástico desarrollo, la capacidad de producir estructuras reproductoras con el mínimo de estructura somática.

2.4.2. Evasión de la sequía, entendida como la capacidad de la planta para evitar, por cualquier medio la deshidratación de su protoplasma. Dentro de este tipo de resistencia encontramos adaptaciones morfológicas, tanto de las hojas como de las raíces, así como adaptaciones fisiológicas como lo son las respuestas estomáticas, mantenimiento de la turgencia por ajuste osmótico y la participación de algunos fitorreguladores .

2.4.2.1. Adaptaciones morfológicas.- Uno de los órganos que más modificaciones sufren, son las hojas. Entre tales cambios se encuentra la disminución del área foliar de la planta, ya sea de manera total ó parcial, en donde se substituyen hojas delgadas y grandes por hojas pequeñas y densas (Jones *et al.*, 1981; Fisher y Turner, 1978), la interpretación que se ha dado a esto es que la existencia de hojas pequeñas ubicadas a lo largo de un raquis caducifolio es probablemente una condición ventajosa en un ambiente estacional (Givnish, 1978). Sin embargo, no todas las plantas necesitan ó pueden cambiar su estructura foliar, por lo que inducen cambios en la orientación de las mismas, i.e. cambian el ángulo de incidencia de la radiación solar (Medina *et al.*, 1978; Ochoa y Santos, 1990) con lo cual además de evitarse un sobrecalentamiento de las hojas y obtener una reducción en la transpiración, se evita un posible daño por fotoinhibición, o bien, provocan el enrollamiento de éstas (Begg, 1980; Larcher, 1995). Finalmente, otras modificaciones estructurales observadas en las hojas son la presencia de vellosidades, de glándulas excretoras de sal y de ceras en la superficie de las hojas, las cuales promueven

la reducción de la transpiración y evitan que la temperatura foliar se eleve (Jones et al., 1981; Santos y Ochoa, 1990).

En las raíces también se han encontrado adaptaciones encaminadas a resistir la falta de agua, entre éstas se menciona el hecho de que la planta llega a presentar un crecimiento radicular extensivo (Schulze, et al., 1987; Larcher, 1995), con lo cual es posible lograr una adecuada captación de agua, así como tener un incremento significativo en la relación raíz/vástago; empero, Jones et al. (1981), indican que esto no es, necesariamente, un reflejo de que la planta obtenga una gran capacidad de absorción, puesto que de manera invariable, las condiciones hídricas adversas ocasionan un incremento en dicha relación; además este aumento puede ser un reflejo de la pérdida de masa del vástago, sin pérdida de masa en las raíces, más aún, un incremento en masa radical puede llegar a no ser benéfico si solamente se aumenta la densidad de éstas, en zonas ó especies donde ya se cuenta con una densidad radical máxima ó cuando no existe suficiente espacio en el suelo para el desarrollo de un sistema radical mayor. Por último, ciertas porciones considerables de estos sistemas radicales se hallan suberizadas con el fin de evitar pérdidas de agua hacia el suelo, ó bien, pueden almacenar agua, como en algunos miembros de la familia Geraniaceae ó Umbelliferae (Santos y Ochoa, 1990) .

2.4.2.2. Respuestas estomáticas.- El cierre estomático es uno de los mecanismos utilizados por las plantas para reducir la transpiración, a costa de la disminución en la productividad (debido al decremento que ocurre en la asimilación de CO₂), elevación de la temperatura foliar y reducción en el transporte de solutos dentro de la planta (Santos y Ochoa, 1990). Se ha observado que cuando las plantas crecen sometidas a deficiencias hídricas, las hojas desarrollan estomas más pequeños y que se presentan únicamente en el envés y, por lo general, escondidos en criptas (estomáticas) y bajo densas vellosidades, con lo que aumenta la densidad estomática y se obtiene un pronto descenso de la transpiración gracias a un rápido inicio de la regulación estomática (Larcher, 1995). Adicionalmente, se ha observado la existencia de una apertura estomática parcial (Ludlow, 1980) conocida como ajuste estomático. Tal adaptación es consecuencia de un ajuste osmótico (i.e., acumulación de solutos en las células como resultado de una

deficiencia hídrica), el cual abate sensiblemente la transpiración de la hoja, permitiendo la absorción de CO_2 , aunque la planta puede desarrollar potenciales hídricos muy negativos, condicionando la existencia de estas plantas a la capacidad que han desarrollado para soportar la deshidratación.

2.4.3. Tolerancia a la sequía, en donde las plantas son capaces de soportar la deshidratación de su protoplasma, gracias a la transición hacia un estado latente, reduciéndose el metabolismo de la planta, hay síntesis de proteínas estables a elevadas temperaturas (“Heat Shock Proteins”) y durante la sequía se incorporan carbohidratos a las membranas. Entre las adaptaciones fisiológicas que se mencionan están las siguientes.

2.4.3.1. Elasticidad celular.- De acuerdo con la disminución de los potenciales hídricos y contenidos relativos de agua, se ha sugerido que aquellos tejidos que presentan una mayor elasticidad parecen tener también una capacidad mayor para mantener potenciales de presión positivos con relación a aquéllos cuya capacidad elástica es menor. Por otro lado, a pesar de que las propiedades elásticas del aparato fotosintético de algunas especies sometidas a condiciones limitantes de agua, parezcan desfavorables en el mantenimiento de potenciales de presión (positivos), éstas han resultado ser muy importantes en la sobrevivencia de dichos tejidos a potenciales de presión negativos (Jones et al., 1981).

2.4.3.2. Mantenimiento de la turgencia por ajuste osmótico.- Hsiao (1973) advierte la importancia del mantenimiento de la turgencia a potenciales hídricos bajos, ya que éste es necesario para la expansión celular, crecimiento, y otros procesos morfológicos, fisiológicos y bioquímicos. En este sentido, el mantenimiento de la turgencia a bajos potenciales hídricos puede darse por las siguientes razones: acumulación de solutos, una elevada elasticidad del tejido celular, la presencia de células pequeñas y el decremento del potencial osmótico (Hale y Orcutt, 1987; Jones et al., 1981). Ahora bien, el ajuste osmótico se ve afectado por los siguientes factores: 1) la magnitud de la deficiencia hídrica, ya que sequías muy prolongadas traen como consecuencia una reducción en la capacidad de la planta para obtener un ajuste adecuado, 2) las condiciones ambientales, principalmente la temperatura, la intensidad lumínica y la concentración de CO_2

atmosférico y 3) la etapa de desarrollo de la planta, ya que éste tiende a disminuir con la edad del organismo, debido a la variación que presentan las fuentes de carbón así como la capacidad en la toma de iones (Hale y Orcutt, 1987; Santos y Ochoa, 1990) .

2.4.3.3. Acumulación de prolina.- La acumulación de prolina libre es un fenómeno común entre plantas sujetas a deficiencia hídrica, sin embargo, se desconoce si ésta es una adaptación ó una consecuencia de la falta de agua, (Joyce *et al.*, 1984). De acuerdo con las evidencias experimentales con que se cuenta, la acumulación de prolina puede ser atribuida a las siguientes causas: 1) a la estimulación de la síntesis del glutamato, que a su vez, funciona como precursor de tal aminoácido; 2) así mismo, se sugiere la inhibición de la oxidación de la prolina y 3) a una menor incorporación de la prolina en las proteínas (Santos y Ochoa, 1990). Aunque la acumulación de prolina durante la deficiencia hídrica sugiere un receso en el proceso de oxidación, es insuficiente para explicar, por sí sola, el incremento en los niveles de este aminoácido. La prolina podría funcionar como un soluto osmorregulador de tal forma que ayudara a retener agua en el interior de la célula, además de que se tienen evidencias experimentales en donde se ha observado que ayuda a mantener la estructura y estabilidad de las proteínas (Paleg *et al.*, 1984), sin embargo, existen datos un poco desconcertantes, en donde se ha visto que la acumulación de dicho aminoácido no siempre resulta en una mayor tolerancia a la sequía por parte de las plantas que la producen (Levy, 1983).

2.4.3.4. Acumulación de ácido abscísico.- La acumulación de este compuesto en las plantas sometidas a sequía (plantas con una turgencia celular muy cercana a cero (Pierce y Raske, 1980) podría ser una consecuencia de la deficiencia hídrica ó un mecanismo en contra de éste. Se ha encontrado en diferentes especies vegetales que este ácido induce el cierre estomático e inhibe la apertura de los que ya están cerrados, así mismo, puede actuar como efector *in vitro* de algunos eventos metabólicos que inducen la acumulación de prolina (Aspindall, 1980) .

2.5. Importancia Ecológica de las Relaciones Hídricas .

Se presentan a continuación algunos trabajos en donde destaca el papel que ha desempeñado el estudio de las relaciones hídricas dentro de las investigaciones en ecología. En ellos se mencionan algunas de las adaptaciones que desarrollan las plantas en ambientes áridos, en este sentido, Nilsen *et al.* (1984) mencionan que las freatofitas (especies vegetales capaces de utilizar el agua en el subsuelo fuera de los periodos de lluvia. En tal caso, el agua se almacena a grandes profundidades en el subsuelo) del desierto sonorense de California presentan, por ejemplo, ajuste osmótico combinado con potenciales hídricos bajos. Apuntan también que tales estudios, tanto en secuencia diaria como estacional, ayudan a elucidar mecanismos ya sea para evadir ó para tolerar el agobio hídrico, además de indicar la posible existencia de fuentes de agua disponibles para la planta (Fanjul y Barradas, 1987) ó bien, conocer si la planta resiste el agobio hídrico a través de un ajuste de la elasticidad celular, tomando como indicador de éstos a los módulos de elasticidad (Robichaux *et al.* 1984) .

Por otro lado, Fanjul y Barradas (1987) mencionan que es factible hacer comparaciones entre especies de ambientes diferentes como lo hecho en algunas especies húmedo-caducifolias y perennifolias con respecto a especies seco-caducifolias. Más aún, Robichaux (1984) argumenta que este tipo de estudios resultan ser un excelente auxiliar para la determinación del grado de variación fenotípica existente en las propiedades elásticas del tejido y los potenciales osmóticos entre especies simpátricas, determinar la relación entre las propiedades elásticas del tejido, los potenciales osmóticos y el mantenimiento diurno de la turgencia y la variación de los híbridos de dos especies, mismos que presentan propiedades osmóticas y elásticas del tejido intermedias a ambas especies, aunque su distribución ecológica no se muestra como intermedia. Por otra parte, gracias a las relaciones hídricas es posible observar fenómenos de descenso del potencial hídrico mismo que, en algunos casos, representa una respuesta de la planta a la sequía, en otros casos, tal declinación puede tener un origen ontogenético ó, como en plantas perennifolias, ocurrir como una respuesta al principio de la sequía. Asimismo, se propone que la variación en los módulos de elasticidad se presente como muy amplia y que cambie como resultado de ambientes adversos ó de modificaciones ontogénicas en

tamaño celular y modificaciones estacionales inducidas por agobios en el potencial de presión del tejido (Tyree y Jarvis, 1982).

Cheung *et al.* (1975) apuntan que se podría aplicar la relación de las curvas volumen-presión, con el fin de predecir cambios en el potencial hídrico foliar, en varios grados de pérdida de agua, dentro del hábitat del organismo en cuestión. Además, Dodd y Bell (1993) señalan que gracias a este tipo de trabajos es posible conocer el uso del agua por la planta. Cavelier (1990) expresa que las relaciones hídricas ayudan a determinar la fuerza del agobio hídrico al que estaría sujeto la planta, de forma tal que al realizar las mediciones durante el día, sería posible conocer en qué punto se presentaría la pérdida de la turgencia, así como determinar cuál ó cuáles de los mecanismos existentes en la planta juega el papel principal al momento de tolerar el agobio hídrico .

Adicionalmente, Tinoco (1986) hace notar que, además de detectar agobios hídricos diurnos y estacionales, tales estudios, son útiles para entender la distribución de las especies en los bosques tropicales perennifolios y cuantificar la sobrevivencia de las plantas en lugares ó épocas en que están expuestas al agobio hídrico, mediante el conocimiento de su capacidad para mantener potenciales de turgencia positivos.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo General.

-Conocer las relaciones hídricas internas diurnas y estacionales de *Dodonaea viscosa* y *Cissus sicyoides*.

3.2. Objetivos Particulares.

- Determinar los potenciales hídricos de tales especies.
- Determinar las presiones de turgencia para ambas especies.
- Determinar los potenciales osmóticos de dichas especies.
- Determinar los módulos de elasticidad para las especies citadas.
- Conocer los contenidos de agua apoplásmica y simplásmica de estas especies.
- Conocer la importancia ecológica de las especies estudiadas para el Pedregal de San Ángel.

4. MATERIALES Y MÉTODO

4.1. Fundamentos Teóricos .

4.1.1. Potencial hídrico .

Debido a que la energía libre de Gibbs (G) está definida como aquella parte de la energía interna de un sistema, susceptible de producir trabajo, en condiciones de presión y temperatura constantes (Lehninger, 1985) es posible así, definir al potencial hídrico en términos del potencial químico del agua (u_w), mismo que representa la cantidad por la que la energía libre de Gibbs cambia en el sistema de acuerdo a la adición ó remoción del agua, mientras la temperatura, la presión y otros constituyentes se mantienen constantes (Jones, 1992). En notación matemática, queda expresado como sigue:

$$u_w = (dG/dn_w)_{T,P,n_i} \quad (1)$$

donde n_w es el número de mol de agua agregada. El potencial hídrico, a partir de esta definición, queda expresado en unidades de energía (i.e. J/mol), sin embargo, en fisiología vegetal, por comodidad el estado hídrico se expresa a partir del potencial hídrico, empleándose unidades de presión, lo cual se obtiene dividiendo el potencial químico entre el volumen molal parcial del agua ($V_w = 18.05 \cdot 10^{-6} \text{ m}^3 \text{ mol}^{-1}$, a 20 °C) y empleando la siguiente definición para el potencial hídrico:

$$\Psi = (u_w - u_w^0) / V_w, \quad (2)$$

donde u_w^0 representa el potencial químico del agua pura en las mismas condiciones que en u_w . Esta definición tiene como consecuencia que el potencial hídrico sea "cero" cuando el agua está disponible de manera libre, por lo que potenciales hídricos "mayores", al menos en sistemas vegetales, son generalmente menos negativos (Koide et al., 1989; Jones, 1992).

Entonces, el potencial hídrico total puede ser dividido en varios componentes, uno ó más de los cuales pueden ser relevantes en cualquier sistema particular:

$$\Psi = \Psi_p + \Psi_\pi + \Psi_m + \Psi_g \quad (3)$$

donde Ψ_p, Ψ_π, Ψ_m y Ψ_g son componentes debidos a las fuerzas de presión, osmóticos, mátricos (Tyree y Jarvis, 1982) y gravitacionales (Passioura, 1982; Jones, 1992) respectivamente. El componente de presión (Ψ_p) representa la diferencia en presión hidrostática a partir de la referencia, pudiendo ser negativa ó positiva. El componente osmótico a su vez, resulta de los solutos disueltos que disminuyen la energía libre del agua, siendo invariablemente negativa. Se ha demostrado que el Ψ_π está relacionado a la fracción molar del agua (χ_w) ó a su actividad (a_w) de la siguiente manera:

$$\Psi_\pi = (RT/V_w) * \ln (\chi_w \gamma_w) = (RT/V_w) * \ln a_w \quad (4)$$

donde, γ_w es un coeficiente de actividad que mide la desviación del comportamiento ideal de la solución, mientras que R es la constante universal de los gases y T es la temperatura absoluta. Si la concentración del soluto aumenta, entonces χ_w y Ψ_π disminuyen. A pesar de que γ_w equivale a uno en soluciones muy diluidas, la mayoría de los sistemas vegetales muestran un poco de desviación del comportamiento ideal (Jones, 1992).

El potencial mátrico es idéntico al Ψ_π excepto en que la reducción del a_w resulta de las fuerzas en las superficies de los sólidos. La distinción entre Ψ_π y Ψ_m es algo arbitraria, ya que es difícil decidir si las partículas son solutos ó si son sólidos, por lo que Ψ_m está comúnmente incluido en el Ψ_π (Jones, 1992). El potencial gravitacional resulta de las diferencias en la energía potencial, debida a una diferencia en altura a partir del nivel de referencia, siendo positiva si está por encima del punto de referencia y negativa si está por debajo:

$$\Psi_g = \rho_w g h \quad (5)$$

donde, ρ_w es la densidad del agua, h es la altura por encima del punto de referencia y g es la aceleración gravitacional (Passioura, 1982; Jones, 1992). Es importante señalar que Ψ_g aumenta con la altura a razón de 0.0098 MPa m^{-1} , por lo que es recomendable incluirlo cuando se está considerando el movimiento del agua en árboles altos (Nobel, 1983).

Finalmente, el potencial hídrico resulta, para fines prácticos, de las fuerzas de presión y osmótica, a saber:

$$\Psi = \Psi_p + \Psi_\pi \quad (6)$$

Una de las principales suposiciones en que se basa la técnica de la cámara de presión es la de considerar a los potenciales mencionados (de presión y osmótico) como fuerzas uniformes en el simplasma (Tyree y Jarvis, 1982). Así, para un tejido, el potencial hídrico del simplasma en equilibrio (Ψ') se expresa como:

$$\Psi' = \Psi'_p + \Psi'_\pi \quad (7)$$

en donde, Ψ'_p y Ψ'_π están definidos como valores de peso promedio del potencial de presión y del potencial osmótico del tejido, en forma respectiva. Matemáticamente queda descrito como sigue:

$$\Psi'_p = \sum_{i=1}^n \left(\frac{W_{s_i}}{W_s} \right) \Psi_{p_i} \quad (8a)$$

$$\Psi'_\pi = \sum_{i=1}^n \left(\frac{W_{s_i}}{W_s} \right) \Psi_{\pi_i} \quad (8b)$$

donde Ψ_{p_i} , Ψ_{π_i} y W_{s_i} son los potenciales de presión y osmóticos y el peso del agua simplásmica, respectivamente en la *i*ésima célula del tejido, mientras que W_s representa al peso total del agua simplásmica en el tejido (Tyree y Jarvis, 1982).

Por otro lado, el potencial osmótico del tejido puede aproximarse a través de la ecuación:

$$\Psi'_\pi = -\phi \rho R N T / W_s \quad (9)$$

donde ϕ es un coeficiente de corrección osmótico para solutos no ideales, ρ es la densidad del agua en el simplasma, R es la constante universal de los gases, T es la temperatura absoluta y N es el número de mol de soluto en el simplasma (Tyree y Jarvis, 1982).

Además, debido a que el contenido de agua de un tejido saturado inicialmente disminuye, entonces el potencial de presión del mismo, descenderá hasta llegar a cero. En el caso de que no se presenten potenciales de presión negativos en el tejido, es posible considerar, a contenidos relativos de agua muy bajos, que: $\Psi' = \Psi_x'$. A partir de esto, es factible expresar lo siguiente:

$$\frac{1}{\Psi'} = \frac{1}{\Psi_x'} = -\frac{W_s}{\phi \rho RTN} = \left(\left(\frac{W_a}{\phi \rho RTN} \right) - \left(\frac{CRA(W_s + W_a)}{\phi \rho RTN} \right) \right) \quad (10)$$

en donde, W_a representa el peso del agua apoplásmica en el tejido, mientras que W_s , y W_a , representan el peso del agua simplásmica y apoplásmica, respectivamente, cuando el tejido se halla totalmente hidratado y, finalmente, CRA es el contenido relativo de agua del mismo (Tyree y Jarvis, 1982). Analizando la ecuación 10, en específico la tercera igualdad, se puede conocer el valor para CRA :

$$CRA = \left(\frac{W_a + W_s}{W_a + W_s} \right) \quad (11)$$

Ahora, supóngase que W_a y ϕ permanecen constantes con respecto al descenso en el contenido relativo de agua, por debajo del punto en el que $\Psi_p' = 0$, obtendremos, pues, una relación lineal entre Ψ^{-1} y CRA , por lo que se tendrá una línea recta cuando $\Psi_p' = 0$ (Tyree y Jarvis, 1982).

Resulta importante mencionar la posibilidad existente de calcular el módulo de elasticidad del tejido en forma indirecta, a partir de la relación entre Ψ_p' y CRA . Así mismo, la masa promedio pesada del módulo de elasticidad del tejido puede ser descrita como el cambio en el potencial de presión en el tejido en respuesta a un cambio fraccional dado en el contenido hídrico del simplasma, expresado matemáticamente como sigue:

$$E = \left(\frac{d\Psi_p'}{dW_s} \right) W_s \quad (12)$$

Si consideramos además, que W_a se mantiene constante cuando W_s cambia, obtenemos que:

$$E = \left(\frac{d\Psi_p}{dCRA} \right) (CRA - CRA') \quad (13)$$

en donde CRA' es el contenido relativo de agua apoplásmica (ó la fracción apoplásmica) (Tyree y Jarvis, 1982). De esta forma, el valor de CRA' puede calcularse a partir de la gráfica de Ψ^{-1} vs CRA , considerando a $\Psi^{-1} = 0$, en la ecuación 10 de donde obtenemos lo siguiente:

$$CRA = CRA' = \frac{W_a}{W_s} + W_a \quad (14)$$

Curva Volumen - Presión

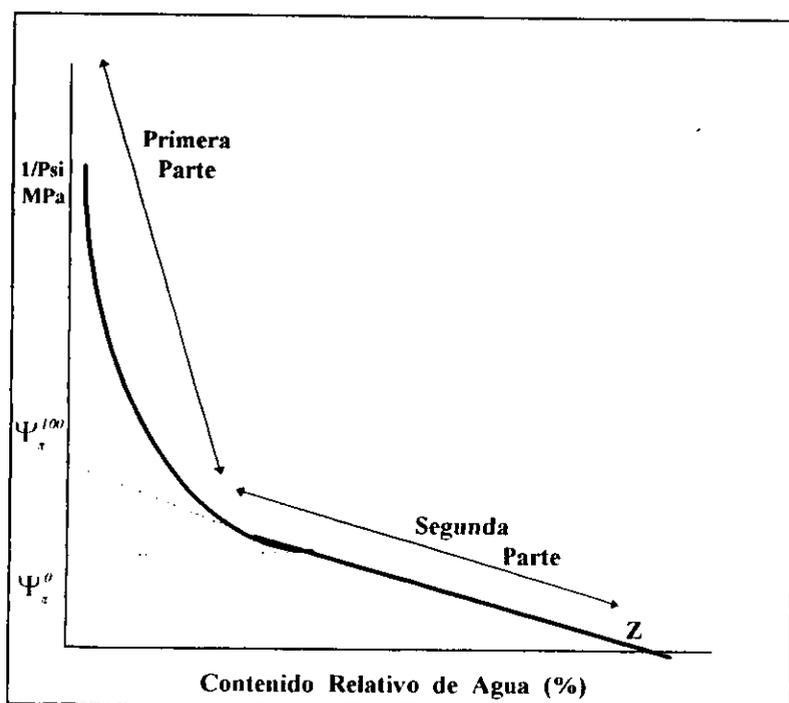


Figura 1. Curva teórica Volumen-Presión en donde se observan dos partes esenciales de la misma. En la primera parte de la curva Ψ está compuesto por Ψ_p y Ψ_s , mientras que en la segunda parte de la curva está compuesta sólo por el Ψ_s , dado que en la intersección (Z) de la curva con la recta Ψ_p es cero. El punto de intersección (Z) es importante porque sirve para calcular los potenciales osmóticos (Ψ_s), tanto a turgencia total Ψ^{100} , como a turgencia cero Ψ^0 .

4.2. Área de Estudio

El estudio realizado en este trabajo se desarrolló en la reserva del Pedregal de San Ángel, cuyas coordenadas son: 19° 19' N y 99° 11' O (DETENAL, 1978), ubicado al sur de la ciudad de México. El Pedregal de San Ángel presenta como intervalo altitudinal los 2250 - 3100 msnm; así mismo, el manto de lava sobre el que se desarrolla dicha comunidad tradicionalmente ha sido datada con una edad aproximada de 2500 años (Enciso de la Vega, 1979), producto de la erupción del volcán Xitle y demás cráteres adyacentes. El área de interés del presente trabajo forma parte de la comunidad denominada por Rzedowski (1954) como *Senecionetum praecosis*, misma que se ubica en la parte más baja, y cuyo límite altitudinal superior se localiza alrededor de los 2600 msnm.

En un principio, dicha asociación vegetal ocupaba una superficie equivalente al 50% (40.45 km²) del derrame de lava, mismo que contaba con una superficie de 80 km², sin embargo, debido al incesante crecimiento de la ciudad, tal asociación vegetal (el *Senecionetum praecosis*) ha sido restringida a menos del 10% (2.9 km²) de su porción original (Álvarez, et al., 1982). Así, desde la creación de la Reserva del Pedregal de San Ángel, en 1983, con una superficie total de 124.5 ha, ésta se ha incrementado en tamaño en dos ocasiones, la primera en 1990 y se pasó de una superficie de 124.5 a 146.9 ha (Rojo, 1993) y la segunda en 1996, aumentando de 146.9 a 176.1 ha (Gaceta UNAM, 1996) (Figura 2)

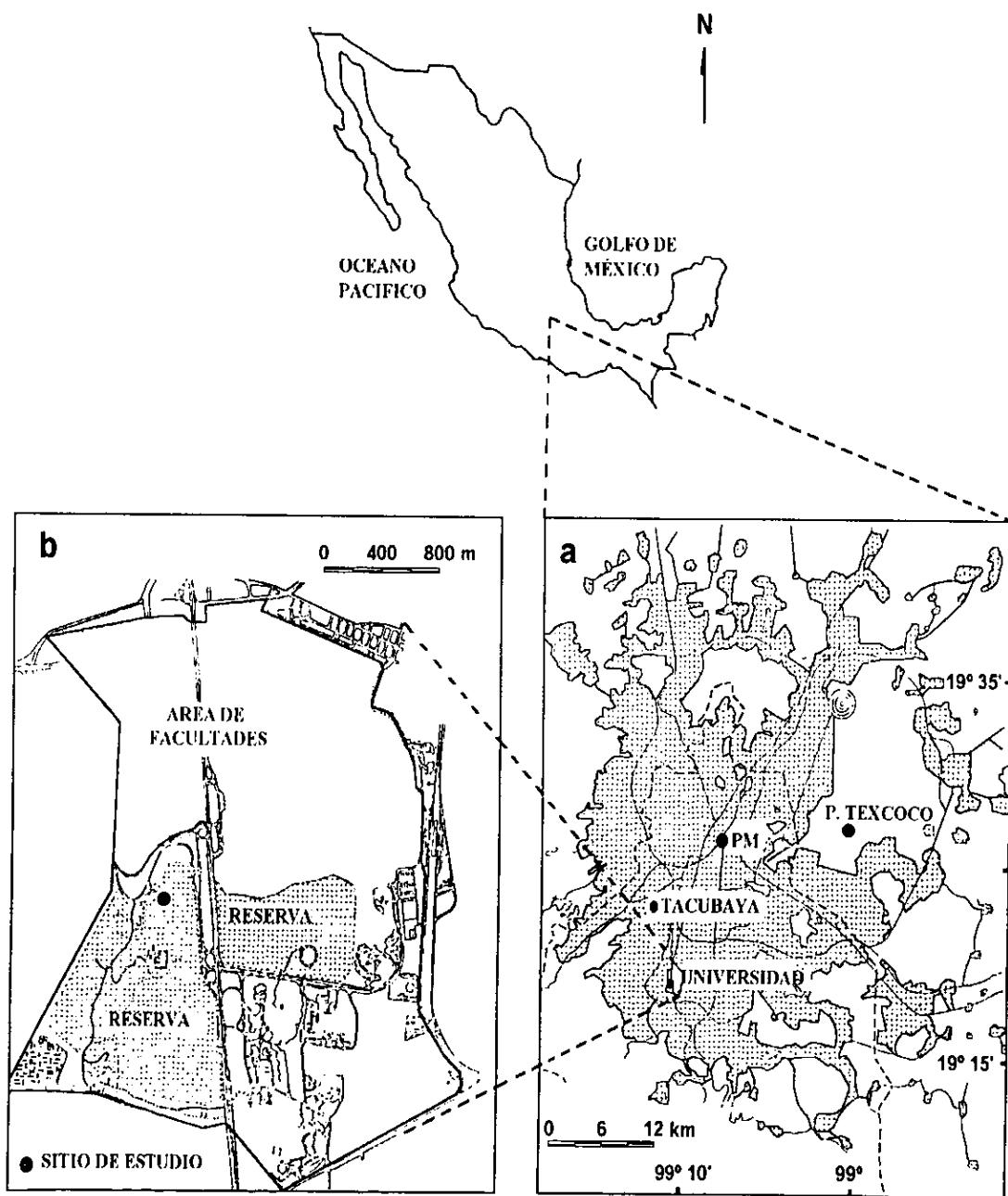


Figura 2. Ubicación de la zona de estudio, en un contexto nacional.

4.2.1. Vegetación

La vegetación del Pedregal de San Ángel muestra las siguientes particularidades. En primer lugar, una elevada riqueza florística, representada por 319 especies de plantas vasculares Rzedowski (1954) y Valiente-Banuet y de Luna (1990), reportan 301 especies de fanerógamas, en un área muy reducida, lo cual representa una de las más altas en todo el país. Gracias a esta característica, varios autores han tratado de explicar esta diversidad florística de diferentes maneras, entre los cuales cabe destacar a Álvarez *et al.* (1982) quienes mencionan que tal variedad es producto de los siguientes factores: primeramente, la relación que se presenta tanto con las montañas mexicanas y centroamericanas así como con las montañas y zonas áridas de América del Sur. Por otro lado, la existencia de endemismos de los matorrales xerófilos y pastizales, la presencia de algunas especies con afinidades termófilas, además de la diversidad de macro y microhábitats. En segundo lugar, se menciona el tipo de substrato sobre el que se desarrolla dicha vegetación, mismo que ha sido descrito como un suelo de litosol en donde se observa una amplia gama de microambientes como pueden ser grietas, cuevas, hondonadas, planos, etc. Y, finalmente, la diversidad de asociaciones vegetales, en parte resultado del gradiente altitudinal sobre el que se desarrolla el derrame de lava.

4.2.2. Clima

Con base en los estudios realizados en el Pedregal de San Ángel se ha reportado que éste presenta un clima templado y húmedo y, de manera más específica, Sánchez (1990), basándose en la clasificación propuesta por Köppen, describe el clima como del tipo *Cwx'bg*, es decir, templado subhúmedo con lluvias en verano y principios de otoño, con poca oscilación térmica y con una temperatura tipo Ganges.

En cuanto a las temperaturas observadas para el Pedregal de San Ángel, existen un par de épocas bien definidas: una época cálida, que abarca el periodo comprendido de marzo a septiembre, y una época fría durante los meses restantes. Además, la temperatura media mensual, de acuerdo con Sánchez (1990) presenta sus valores máximos y mínimos en mayo (con 17.6 °C) y en diciembre (con 11.7 °C) respectivamente, y una temperatura media anual de 15.1 °C. Por otro lado, la temperatura promedio anual más elevada que se ha reportado fue de 26.4 °C obteniendo

su máximo durante abril con un valor de 29.5 °C, mientras que la temperatura promedio anual más baja tuvo un valor de 3.9 °C y el mes más frío (enero) presentó un valor promedio de -1.0 °C (Sánchez, op. cit.).

La precipitación pluvial en el sitio presenta claramente dos períodos: uno seco y otro húmedo ó lluvioso, siendo su valor acumulado medio anual de 803.1 mm de precipitación. Cerca del 80% de ésta se presenta en los mes de julio a septiembre y el porcentaje restante se distribuye en los demás meses. El mes más seco es febrero con 4.7 mm y el más lluvioso es julio con 169.3 mm de precipitación (Sánchez, 1990) .

4.3. Descripción de las especies

4.3.1. *Dodonaea viscosa* (L.) Jacq. (Sapindaceae) .

Árboles ó arbustos ramificados de 1 a 3 m de alto, perennifolio, hojas sésiles ó cortamente pecioladas, láminas simples, linear oblongeoladas ú oblongo-lanceoladas de 5 a 12 cm de largo, agudas ó redondas en el ápice, glabras y resinosas en el haz, pubescentes a glabras en el envés; flores unisexuales, amarillentas, dispuestas en cortos corimbos laterales; tépalos de 3 mm de largo; cápsula sammanoide, trialada, trilocular, glabra, de 1.5 a 2.5 cm de ancho. Se asocia a las comunidades secundarias, etapas sucesionales de bosques perturbados (especialmente de los encinares) y tipos de vegetación mesófila, bordes de arroyos, barrancas y taludes, claros de bosque, lugares expuestos, pastizales deteriorados, terrenos erosionados y matorrales (Rzedowski y Rzedowski, 1985)

4.3.2. *Cissus sicyoides* L. (Vitaceae).

Liana herbácea ó leñosa, flexible, rastrera, sarmentosa ó trepadora, hasta de varios metros de largo, pubescente, hojas alternas, estípulas caedizas, peciolo evidente, relativamente grueso, láminas simples, ovadas, a veces simétricas, de 3 a 16 cm de largo y de 2 a 12 cm de ancho, ápice obtuso, ó acuminado, borde aserrado, base por lo común cordada, casi glabra ó frecuentemente pubescente, especialmente en las venas, sobre todo en el envés, con cierta tendencia a doblarse logitudinalmente sobre si misma; cimas pedunculadas, por lo común densas flores verdosas ó amarillentas; cáliz de una pieza, con lóbulos levemente picudos; pétalos 4, libres de 2 a 3 cm de largo; fruto en baya,

globoso-ovoide de 6 a 8 mm de largo, negro en la madurez, semilla una. Bien distribuida en el Valle de México. Altitud 2250 a 2500 msnm. Más bien escasa, principalmente en algunas zonas pedregosas con vegetación de matorral xerófilo ó pastizal. De amplia distribución en América Tropical, desde México hasta América del Sur (Rzedowski y Rzedowski, 1985) .

4.4. Método empleado en la determinación de las Relaciones Hídricas .

4.4.1. Descripción del método .

Las curvas volumen-presión cuya técnica se explicó en la fundamentación teórica, y la toma de potenciales hídricos diurnos y estacionales se realizaron con una cámara de presión (PMS Instruments Co. Corvallis, Oregon) de 40 bar, siguiendo el método propuesto por Dixon (1914) y desarrollado por Scholander (1964) .

La técnica de la cámara de presión se basa en la suposición que en la planta existe una tensión ejercida por el xilema, la cual al ser interrumpida (en el momento de cortar el peciolo), provocará que el agua retroceda un poco, permitiendo así la entrada de aire a los elementos conductores de la planta. Seguidamente, se introduce la hoja en la cámara y se ejerce una presión sobre ésta, asumiendo que es numéricamente igual a la presión existente cuando se tenía en la planta intacta. Esto se considera cuando sale una gota de agua por el xilema de la hoja escindida (Zimmermann *et al.*, 1994). Por otro lado, se supone que no van a sucederse potenciales de presión negativos (i. e. $\Psi_1 \geq 0$), la concentración de los solutos va a incrementarse en forma ideal, con lo que $\phi = \text{constante}$ y, finalmente, el agua que llegue a perderse, va a proceder, en forma exclusiva del simplasma, así: $W_a = W_{a_i} = \text{constante}$ (Robichaux *et al.*, 1984).

No obstante, recientemente Zimmermann *et al.* (1994) han puesto de manifiesto el hecho de que la técnica de la cámara de presión de Scholander sobreestima substancialmente la tensión existente en el xilema de hojas intactas, en especial, en tejidos parcialmente deshidratados en plantas sujetas a la sequía. Por ello, propone un método alternativo y directo con el fin de conocer la presión del xilema, denominado sonda de presión del xilema, la cual consiste, básicamente, de un tubo micro-capilar que puede ser insertado en una célula en donde es posible cuantificar la presión en el líquido dentro del

tubo capilar, y en contacto con la savia, con un transductor de la presión y el cambio en la presión por medio de un “*plunger*” automático (Jones, 1992).

4.4.2. Toma de datos .

Las mediciones de los potenciales hídricos tomados durante las marchas diurnas en las dos especies se hicieron en la temporada de lluvias de 1996 (entre julio y octubre) y la temporada seca de 1997, llegando hasta abril de dicho año.

Con este fin, se emplearon al menos dos hojas (con todo y peciolo) por individuo, considerando 8 individuos, medidos en dos días consecutivos, desarrollando las mediciones cada dos horas, a partir de las 8:00 y hasta las 18:00 hora local. Las hojas se colectaron siguiendo las recomendaciones de Koide *et al.* (1989), de tal manera que las hojas se envolvieron con bolsas de polietileno antes de cortarlas reduciendo así la transpiración de ésta. En seguida, las hojas se colocaron en un tapón de hule, mismo que se introdujo en la cámara de presión para obtener así el potencial hídrico correspondiente. Se cerró la cámara y se empezó a aumentar la presión lentamente hasta observar, con ayuda de una lupa, la salida de una gota de agua por el xilema, en este momento se dejó de aplicar la presión, tomándose este dato numérico como una medida del potencial hídrico .

En las mediciones realizadas para desarrollar las curvas de V - P, se consideraron al menos dos hojas por individuo, en 4 individuos de cada especie. Las mediciones se realizaron de acuerdo con Robichaux (1984) durante los meses de julio, agosto y diciembre de 1996 y en febrero y abril de 1997, desarrollándose una medición por cada mes citado. Las hojas fueron cortadas al atardecer y puestas en bolsas de polietileno para reducir la transpiración de éstas. Posteriormente, las hojas se rehidrataron en agua destilada, sumergiendo únicamente el peciolo durante un periodo mayor ó igual a 12 h, con luz blanca (de 3 a 10 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$) constante y dentro de bolsas de polietileno. Esta rehidratación se realizó en el laboratorio. Al día siguiente, se efectuaron las mediciones correspondientes, iniciándolas con el peso de la hoja (peso turgente) e introduciéndola inmediatamente en la cámara de presión, obteniendo así el potencial hídrico respectivo. El peso de la hoja a diferentes intervalos sirvió para conocer el contenido relativo de agua de la misma. Además, las mediciones de los potenciales hídricos se efectuaron hasta

que el cambio en el peso de la hoja fue despreciable y su potencial hídrico constante. Todas las determinaciones del peso de las hojas se hicieron con una balanza analítica (Ohaus Brainweigh B 300, de 0.001g - 300g).

Finalmente, las hojas se colocaron sobre papel absorbente y se secaron en un horno-estufa a 65 °C por 48 h para obtener así su peso seco y se calculó el contenido relativo de agua (CRA) (Slavik, 1974):

$$CRA = \left(\frac{Pa - Ps}{Ph - Ps} \right) \times 100 \quad (15)$$

donde Pa, Ph, y Ps representan el peso actual, húmedo y seco del tejido, respectivamente.

5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1. Variables Climatológicas.

La Figura 3 muestra el comportamiento observado para la precipitación pluvial durante el período comprendido de enero de 1996 a marzo de 1997, en donde se nota la escasez de lluvia durante los tres primeros meses, posteriormente de junio a octubre se tuvo la mayor cantidad de lluvia, como era de esperarse (si recordamos que en estos meses se concentra la mayor precipitación) alcanzando su máximo valor en septiembre con 222.2 mm.

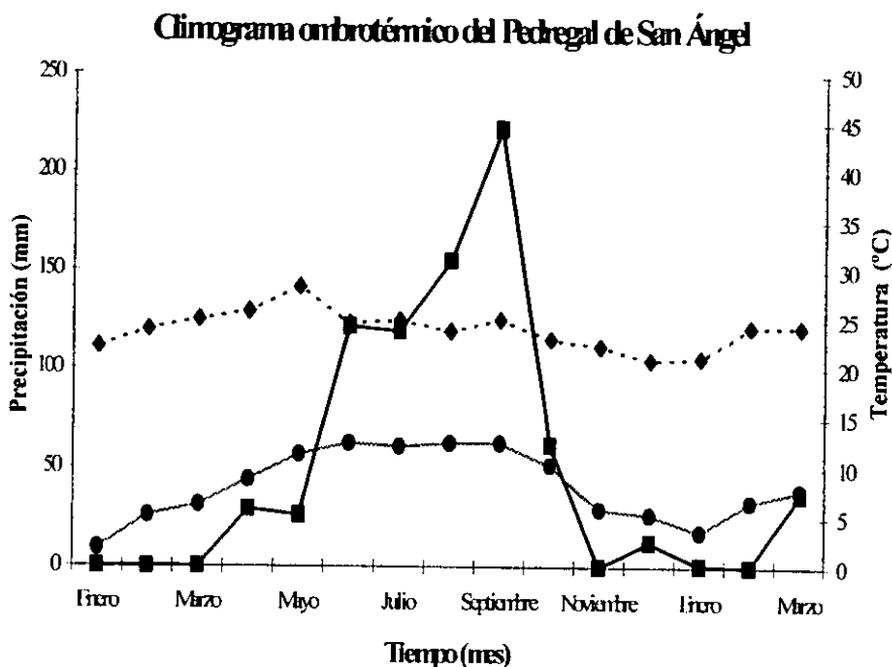


Figura 3.- Precipitación pluvial (■), temperatura máxima (▲) y mínima (●) mensual en el Pedregal de San Ángel durante el periodo de estudio, de enero de 1996 a marzo de 1997.

Nuevamente, se observa una ausencia de lluvia en noviembre con un ligero repunte en diciembre (12.6 mm) y vuelve a ser nula los dos meses siguientes. En marzo de 1997 se tiene registro de 36.7 mm.

La misma Figura 3 muestra las fluctuaciones de las temperaturas máxima y mínima para el mismo período reportado, de tal forma que la temperatura máxima más alta que se presentó en el período reportado fue de 28.3 °C en mayo y la más baja de 20.9 °C en diciembre. En lo que respecta a la temperatura mínima más alta observada en el mismo período fue de 12.5 °C en agosto y septiembre, mientras que la más baja ocurrió en enero de 1996 (1.8 °C).

En lo referente a las fechas en las que se realizaron las mediciones (marchas diurnas), se tuvo que durante julio, agosto y principios de septiembre, ocurrieron eventos lluviosos, pero la mayoría de las veces no interfirieron con las determinaciones. Durante diciembre, el día en que se tomaron las mediciones no llovió y la temperatura máxima fue de 28.8 °C. En febrero fue de 24.3 °C sin precipitación, mientras que en marzo, la temperatura máxima promedio fue de 24.3 °C y 36.7 mm de precipitación. En abril continuó lloviendo, aunque no se cuenta con registros completos para dicho mes.

5.2. Contenidos Hídricos en el Apoplasma y en el Simplasma.

Los contenidos apoplásmicos y simplásmicos de agua se obtuvieron a partir del análisis de las curvas de volumen-presión para las especies y épocas estudiadas (Cuadro 1).

Cuadro 1. Contenidos hídricos del apoplasma y simplasma en *D. viscosa* y *C. sicyoides* en el Pedregal de San Ángel. Se expresan los datos promedio en forma porcentual, \pm la desviación estándar.

Contenido hídrico del Simplasma	Julio	Agosto	Diciembre	Febrero	Abril
<i>D. viscosa</i>	94.7 \pm 2.97	88.6 \pm 3.6	-----	82.1 \pm 6.8	82.9 \pm 13.1
<i>C. sicyoides</i>	-----	54.6 \pm 15.1	48.02 \pm 9.78	-----	59.2 \pm 5.2
Contenido hídrico del Apoplasma	Julio	Agosto	Diciembre	Febrero	Abril
<i>D. viscosa</i>	5.63 \pm 2.4	11.4 \pm 4.4	-----	17.9 \pm 6.8	17.1 \pm 13.1
<i>C. sicyoides</i>	-----	45.4 \pm 15.1	51.97 \pm 9.78	-----	40.75 \pm 5.2

Al estudiar los contenidos de agua en el simplasma para *D. viscosa*, se encontró que el mes con la mayor cantidad de agua fue julio (época de lluvias) con 94.7%, mientras que el mes con el menor porcentaje de este líquido resultó ser febrero (época seca) con 82.1%. Así mismo, cabe resaltar el hecho de que se presenta una diferencia, entre julio y agosto, del 6%, mientras que entre febrero y abril, las diferencias fueron mucho menores. En lo que concierne a *C. sicyoides*, se halló que en estos datos existieron mayores diferencias entre los meses de diciembre y abril, en donde se observaron valores de 48.02 y 59.2% respectivamente, y en agosto se tuvo un valor intermedio de 54.6%. Destaca que en diciembre los contenidos de agua en el simplasma fueron inferiores al 50%, debido probablemente a que estas mediciones se realizaron en plena época seca, cuando esta especie ya está perdiendo las hojas.

Comparando a las especies estudiadas, es fácil notar que *D. viscosa* presenta una mayor cantidad de agua en el simplasma, tanto en la época de lluvias como en la época seca, mientras que *C. sicyoides* no llega a presentar ni siquiera el 60% de agua en el simplasma en ninguna de las dos épocas.

En un principio se sugirió que el agua apoplásmica actuaba como una reserva que protegería a las células de la pérdida de agua, ya que serviría como un amortiguador del agua simplásmica (Carr y Graff, 1961; Graff y Carr, 1961). Otros autores como Cuttler (1977), proponen que un alto contenido de agua en el apoplasto es una característica común de las plantas adaptadas a la sequía.

Por otro lado, Tyree y Jarvis (1982), proponen la improbabilidad de que el agua apoplásmica en la hoja actúe como un amortiguador contra la pérdida de agua en el simplasma, como lo confirman estudios hechos por Jarvis en 1975, quien calculó las tasas de transpiración para diferentes tipos de vegetación, encontrando que la reducción diurna normal en el agua apoplásmica de las hojas podría suplir totalmente la transpiración de 15 a 70 minutos; más aún, dado que la mayoría del agua apoplásmica en la pared celular requiere mucha energía para removerla, ésta agua apoplásmica debe considerarse como no disponible, por lo que las reducciones diarias en el agua apoplásmica de la hoja deben ser principalmente a expensas del agua simplásmica: el agua apoplásmica en las paredes celulares estaría retenida y sólo estaría disponible en condiciones de sequía extrema, por lo que el significado del agua apoplásmica de la

pared celular debe estudiarse desde otra perspectiva (Tyree y Jarvis, 1982). Con base en lo anterior, es posible mencionar que el mayor contenido de agua simplásmica tal vez sea debido a una mayor capacidad de *D. viscosa* para retener el agua dentro de sus células y, por tanto, le permita mantener sus hojas durante todo el año, mientras que esto no podría estar ocurriendo en *C. sicyoides* dadas las características de contenidos simplásmicos y apoplásmicos.

Al comparar los contenidos hídricos del simplasma y apoplasma con otras especies del Pedregal de San Ángel, se encontró lo siguiente. En *Buddleia cordata*, un árbol perenne del Pedregal de San Ángel, alcanzó su mayor contenido hídrico en el simplasma en octubre con un valor de 81.4%, mientras que su nivel más bajo lo presentó en enero con 68.8% (Pozos-Hernández, 1991) Cabe resaltar que el valor más bajo obtenido para *D. viscosa* resulta ser el más alto observado en *B. cordata*. En lo que a *C. sicyoides* respecta, la comparación se hizo con *Senecio praecox*, observando que dicha especie contó con la menor captitud de agua simplásmica en septiembre con 45.9%, en plena época de lluvias, y su mayor contenido en octubre con 96.8% (Pozos-Hernández, op. cit.); *C. sicyoides* registró, a su vez, el mayor contenido simplásmico de agua en abril con un valor de 59.2% y la cifra más baja en diciembre con 48.02%, datos que contrastan con los de *Senecio praecox*, donde los valores más bajos se presentan en la época de lluvias a diferencia de la especie en estudio en donde los valores más bajos se registraron en la época seca. Así mismo, los valores más altos se registraron para *S. praecox* en octubre cuando la precipitación ha disminuido en forma considerable, mientras que en *C. sicyoides* su más alto registro se obtuvo en abril, cuando ya había comenzado a llover. En *S. praecox* se presenta una amplísima variabilidad entre los valores máximo y mínimo (más del doble entre el valor más bajo y el más alto) y en *C. sicyoides* dicha variabilidad es de sólo una quinta parte del máximo valor presentado. Esta conducta disimil probablemente se deba a la succulencia de *S. praecox*.

5.3. Potenciales Hídricos Diurnos y Estacionales

Los potenciales hídricos desarrollados por una planta, indican la fuerza de succión que ésta ejerce para obtener agua del suelo. Los potenciales hídricos son, por convención, invariablemente negativos (ó cero, en la minoría de los casos) Asimismo, el potencial

hídrico es un indicador del agobio hídrico al que está sometida la planta, con base en lo mencionado en el punto 2.3.1.

A continuación se presenta el Cuadro 2 con los potenciales hídricos máximos (menos negativos) y mínimos (más negativos) obtenidos a lo largo de las diferentes mediciones realizadas.

Cuadro 2. Valores promedio menos negativos (Ψ máximo) y más negativos (Ψ mínimo) de potenciales hídricos en *D. viscosa* y *C. sicyoides* en el Pedregal de San Ángel. Unidades en MPa \pm la desviación estándar.

Ψ (máximo)	Julio	Agosto	Diciembre	Febrero	Abril
<i>D. viscosa</i>	-1.27 ± 0.087	-1.083 ± 0.6	-----	-2.525 ± 0.31	-1.97 ± 0.357
<i>C. sicyoides</i>	-----	-0.5 ± 0	-0.55 ± 0.071	-----	-0.74 ± 0.043
Ψ (mínimo)	Julio	Agosto	Diciembre	Febrero	Abril
<i>D. viscosa</i>	-1.83 ± 0.104	-1.79 ± 0.329	-----	-2.86 ± 0.422	-2.72 ± 0.311
<i>C. sicyoides</i>	-----	-0.89 ± 0.237	-0.95 ± 0.11	-----	-0.91 ± 0.072

En la Figura 4 y en el Cuadro 2 se observa la variabilidad diurna y estacional de *C. sicyoides*, de manera tal que para el mes de agosto encontramos que los potenciales hídricos menos negativos se presentaron a las 8:00, 17:00 y 18:00 h (con -0.5 MPa, respectivamente) y los más negativos hacia las 12:00 y 13:00 h con un potencial hídrico de -0.9 MPa. Por otro lado, en diciembre se observa que los potenciales hídricos menos negativos se presentan hacia las 18:00 h con un valor de -0.54 MPa, aunque la marcha se inicia con un valor de casi -0.8 MPa a las 9:00 h y el valor más negativo se presentó, al igual que en agosto, a las 13:00 h con un potencial hídrico de -0.95 MPa. Finalmente, en abril el valor menos negativo se registró a las 10:00 h (-0.74 MPa), mientras que el más negativo observado fue de -0.91 MPa a las 15:00 h; resalta el hecho de que en esta época se presenta la menor variabilidad de todas las fechas estudiadas.

Los comportamientos diurnos del potencial hídrico en los meses de abril y diciembre resultaron muy similares en *C. sicyoides*, a diferencia de lo observado en agosto, donde encontramos un comportamiento un poco diferente, sobre todo hacia los extremos de la marcha, es decir, al principio y término de la misma (Figura 4).

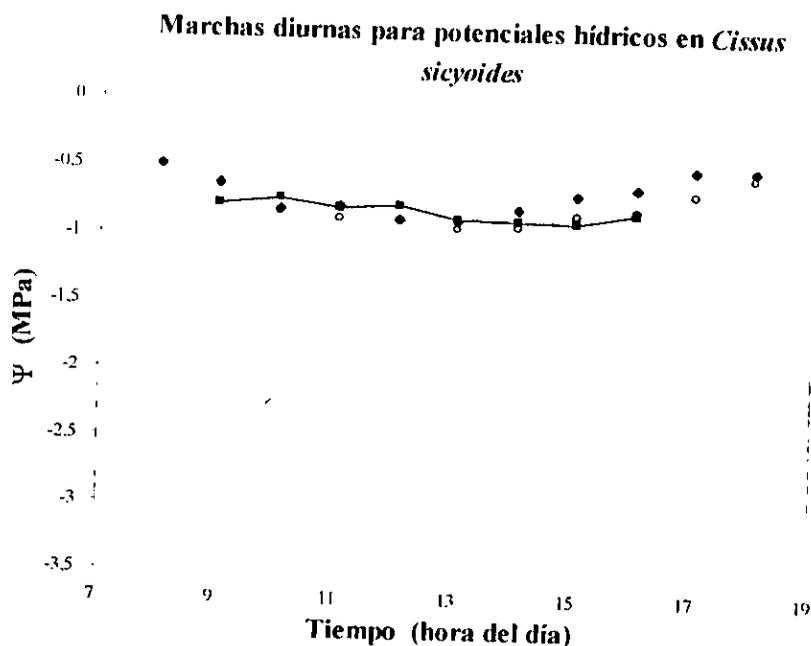


Figura 4. Marchas diurnas del Potencial hídrico para *C. sicyoides* en el Pedregal de San Ángel en agosto (●), octubre (○) de 1996 y mayo de 1997 (■).

En *D. viscosa*, (Cuadro 2 y Figura 5), encontramos que el potencial hídrico presenta una variabilidad mayor con respecto a *C. sicyoides* tanto en la variación estacional como en la diurna, ya que en julio tenemos el valor menos negativo a las 8:00 y 17:00 h (-1.27 MPa) y el más negativo se registró a las 10:00 h (-1.83 MPa). Durante agosto el valor menos negativo se encontró a las 18:00 h (-1.08 MPa) y el valor más negativo a las 12:00 h (-1.79 MPa). En abril, el valor menos negativo fue de -1.97 MPa a las 16:00 h y el más negativo de -2.72 MPa al inicio de la marcha (8:00 h). En febrero, el potencial hídrico menos negativo resultó ser de -2.53 MPa, a las 18:00 h, mientras que el más negativo fue de -2.86 MPa hacia las 15:00 h, observándose la menor fluctuación

registrada dentro de todo el estudio para esta especie. Más aún, en la época de lluvias, tenemos un intervalo de 0.7 MPa (1.083 a 1.79 MPa) en tanto que en la época seca, los valores van de 1.98 a 2.86 MPa (intervalo 0.88 MPa), además resulta útil señalar que no hay traslape entre los potenciales hídricos de una época con la otra. En abril, los potenciales hídricos aumentaron un poco, pero aún así, los valores son diferentes a los de la época de lluvias, probablemente esta relativa recuperación del potencial hídrico sea debida a las lluvias esporádicas ocurridas antes y durante los días de la medición

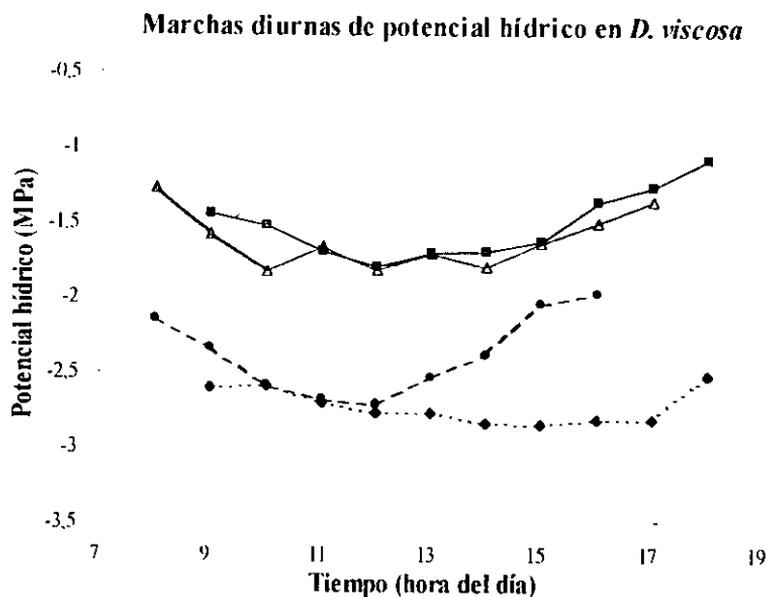


Figura 5. Marchas diurnas del Potencial hídrico para *D. viscosa* en el Pedregal de san Ángel en julio (▲), agosto (■) de 1996, febrero (●) y abril de 1997 (◆).

Al realizar una comparación interespecífica es posible notar que *C. sicyoides* no llega a desarrollar potenciales hídricos tan negativos como *D. viscosa* y, tomando como base las consideraciones que hace Hsiao (1973, punto 2.3.1), vemos que *C. sicyoides* tolera un agobio hídrico moderado (equivalente a valores mayores ó iguales a -1.2 MPa y menores de -0.5 MPa) ya que el valor más negativo registrado fue de -0.95 MPa, mientras que *D. viscosa* es capaz de soportar un agobio hídrico más severo, ya que alcanza potenciales hídricos mucho menores (más negativos) que -1.5 MPa (-2.86 MPa), además de observarse en dicha especie intervalos de potencial hídrico más amplios, hechos que apuntan hacia un agobio hídrico más pronunciado y una mayor resistencia a la sequía.

Si ahora comparamos estas especies (*D. viscosa* y *C. sicyoides*) con otras especies del mismo pedregal de San Ángel, se observa lo siguiente. Tratándose de *C. sicyoides* y comparándola con *S. praecox* se encuentra que la primera especie llega a desarrollar potenciales hídricos más negativos con relación al *S. praecox*, ya que éste mantiene un intervalo aún más estrecho (-0.4 a -0.57 MPa, para septiembre de 1989) que el intervalo de *C. sicyoides* (-0.5 a -0.89 MPa en agosto) o bien, si se comparan los intervalos de octubre en *S. praecox* (-0.4 a -0.68 MPa) con *C. sicyoides* en diciembre (-0.55 a -0.95 MPa) el intervalo para la segunda especie siempre es mayor así como los potenciales hídricos más negativos.

Comparando las variaciones diurnas y estacionales de *D. viscosa* y *B. cordata*, hallamos que esta última especie tiene como valor menos negativo de potencial hídrico -0.68 MPa (en septiembre) durante toda la etapa de mediciones y el valor más negativo fue de -1.7 MPa (en febrero). Así mismo, para *B. cordata* se obtuvieron intervalos de -0.68 a -1.33 MPa (-0.65 MPa de diferencia) en la temporada de lluvias, y de -0.98 a -1.7 MPa (-0.72 MPa de diferencia) durante la temporada seca. Por su parte, *D. viscosa* presenta potenciales hídricos más negativos de hasta -2.86 MPa, aunque los intervalos entre los que oscilan las marchas diurnas (-0.7 MPa para lluvias y -0.88 MPa para la estación seca) no son muy distintos. Cabe señalar que el valor más negativo para todo el período de estudio de *B. cordata* no es ni siquiera el más negativo obtenido durante la época de lluvias en *D. viscosa*.

probable que esta especie presente mecanismos mucho más eficaces al agobio hídrico con respecto a las otras tres especies mencionadas.

5.3.1. Comparación de los Potenciales hídricos con especies de diferentes Comunidades Vegetales.

A continuación se realiza la comparación de *D. viscosa* con especies de climas áridos, bosque tropical perennifolio, que crecen en flujos de lava y con especies de bosque tropical caducifolio, tratando de encontrar ciertas afinidades.

Cuadro3. Características generales de las especies en otras comunidades vegetales con las que se realizan las comparaciones de las especies en estudio del Pedregal de San Ángel.

Lugar/Sitio	Temperatura	Pp (mm)	Substrato	Especie	$\Psi_{\text{máx}}$ MPa	$\Psi_{\text{mín}}$ MPa
Desierto Sonorense	48-50°C (T_M diaria)	75	Arenisca (clay loam)	<i>Prosopis glandulosa</i>	-2.8	-1.7
Desierto Sonorense	48-50°C (T_M diaria)	75	Arenisca (clay loam)	<i>Larrea tridentata</i>	-2.8	-6.4
Mt. Sta. Elena	19.2 máx 5.5 mín	265.6	Piroclástico	<i>Polygonum newberryi</i>	-0.63	-1.3
Mt. Sta. Elena	19.2 máx 5.5 mín	265.6	Piroclástico	<i>Eriogonum pyrolifolium</i>	-0.8	-1.7
Chamela	25	916 mm	Entisol	<i>Thouinidium decandrum</i>	-1.0	-3.0
Chamela	25	916 mm	Entisol	<i>Thouinia paocidentata</i>	-0.8	-3.4
Hawaii	----	1000-800 mm	Litosol	<i>Dubautia scabra</i>	-0.11	-0.78
Hawaii	----	400 mm	Litosol	<i>Dubautia ciliolata</i>	-0.61	-1.57
Los Tuxtlas	23.4 °C	4500 mm		<i>Piper lapathifolium</i>	-0.066	-0.925
Los Tuxtlas	23.4 °C	4500 mm		<i>Piper auritum</i>	-0.026	-1.125

Cuando se compara a *D. viscosa* con *Larrea tridentata*, se encuentra que ésta última especie llega a presentar Ψ tan negativos como -6.4 MPa y hasta $\Psi = -2.8$ MPa como máximo, ambos valores observados durante el mes de febrero (Nielsen, et al., 1984), lo cual indica un agobio hídrico realmente significativo si se considera lo propuesto por Hsiao (1973). Adicionalmente, en *D. viscosa* no se observó un agobio

hídrico tan severo, y sólo existe un empalme entre los puntos máximos de *Larrea tridentata* y los mínimos presentados por *D. viscosa* (Cuadro 3), implicando una mayor resistencia a la sequía por parte de *Larrea tridentata* con respecto a la especie en estudio (*D. viscosa*).

Se estudió los potenciales hídricos de *D. viscosa* y *Eriogonum pyrolifolium*, encontrándose que *D. viscosa* presentó potenciales hídricos mucho más negativos, a pesar de existir en un clima con mayor precipitación ($P_p \geq 800$ mm/año). Es fácil suponer que la clave de estas diferencias radique en otros factores involucrados además de la precipitación, como son los tipos de sustratos en los que se desarrolla cada especie, la temperatura promedio de cada sitio y la retención ó almacenamiento de agua en el sustrato, ya que el sustrato de tefra² logra una buena retención de agua (Chapin y Bliss, 1988).

Cuando se comparó a *D. viscosa* con una especie de la selva baja caducifolia (Bosque Tropical Caducifolio según Rzedowski y Rzedowski, (1985)) como es *Thouinidium decandrum*, misma que presentó un $\Psi_{\text{mínimo}} = -2.2$ MPa en febrero, valor menos negativo a los observados en *D. viscosa*, y durante febrero presentó su máximo potencial hídrico ($\Psi_{T \text{ decandrum}} = -0.3$ MPa), a pesar de que las temperaturas máximas y mínimas promedio son mayores y menores, respectivamente, que en el Pedregal de San Ángel (Fanjul y Barradas, 1987). Con base en lo anterior, se sugiere nuevamente que el sustrato influye en forma decisiva en el potencial hídrico y el agobio hídrico que experimentan una ú otra especie.

Por otro lado, cuando se compara a *D. viscosa* con especies hawaiianas que crecen sobre flujos de lava como es el caso de *Dubautia ciliolata*, se encontraron potenciales hídricos menos negativos con relación a *D. viscosa*, ya que en agosto la especie hawaiiana presenta sus máximo y mínimo (i.e. valores menos y más negativos, respectivamente) potenciales hídricos con los siguientes valores: $\Psi_{\text{máximo}} = -0.61$ MPa y $\Psi_{\text{mínimo}} = -1.57$ MPa (Robichaux, 1984), observándose que el agobio hídrico sufrido es severo, aunque no llega a los niveles desarrollados por *D. viscosa*, en donde ésta

² El sustrato de tefra es característico del monte Santa Elena y se distingue por presentar una elevada retención de agua ($\Psi_{\text{suelo}} = 0.1$ MPa), además de funcionar como un efectivo amortiguador del agobio hídrico, durante los períodos de sequía (Chapin y Bliss, 1988). Tal sustrato se compone de arena volcánica, arcilla y materia orgánica en bajo contenido.

desarrolló potenciales hídricos cercanos a los -3.0 MPa en febrero (un poco menos del doble de la primera especie). Sin embargo, destaca la diferencia en agobio hídrico a la que está sometida *Dubautia ciliolata*, dadas las similitudes de precipitación (800-1000 mm en Hawaii contra 800 mm en el Pedregal) y de sustrato (litosol) que presentan ambas especies, así como las temperaturas promedio anuales.

Por último, al comparar a la especie en cuestión con una especie del bosque tropical perennifolio de los Tuxtlas, *Piper auritum*, se observa que esta especie presenta potenciales hídricos muy poco negativos ($\Psi_M = -0.026$ MPa) en septiembre, mientras que su mínimo valor lo alcanza en enero (época seca) con un Ψ de -1.125 MPa, a partir de lo cual es posible decir que el agobio hídrico al que está sometido *Piper auritum* es de ligero a moderado, sin llegar a ser severo, a diferencia de *D. viscosa*, en donde sí lo es.

Dadas las características de potencial hídrico que mantiene *D. viscosa*, se observa una mayor semejanza con *Thouinidium decandrum*, del bosque tropical caducifolio de Chamela, cuyo intervalo (-0.3 a -2.2 MPa), es muy similar al de la especie estudiada, a pesar de las diferencias en temperaturas (media, máxima y mínima) y en los tipos de sustratos que presenta cada sitio (para mayor referencia, vea el Cuadro 3).

Enseguida, corresponde realizar la comparación de *C. sicyoides* con especies de comunidades vegetales distintas al Pedregal de San Ángel, con el fin de caracterizarlo al nivel de relaciones hídricas, de tal forma que será comparada con organismos como *Prosopis glandulosa*, arbusto caducifolio, freatofita, habitante del desierto de Sonora. Dicho arbusto presenta un Ψ_M de -2.8 MPa y un Ψ_m de -4.5 MPa (Nielsen et al., 1983) estos valores resultan muy negativos, dado que se trata de una planta cuyas raíces son capaces de crecer hasta encontrar agua en el subsuelo, además de indicarnos el agobio hídrico al que está sometida la planta y al momento de revisar los datos obtenidos en *C. sicyoides*, encontramos que esta especie no sufre una deficiencia hídrica tan acentuada.

Continuando con la comparación, se halla que *Thouinia paocidentata*, planta caducifolia del bosque tropical caducifolio de Chamela, presenta un Ψ_M de -0.8 MPa y un Ψ_m de -1.5 MPa (Fanjul y Barradas, 1987) lo cual la acerca un poco a *C. sicyoides*, de manera que el punto más alto (menos negativo) de esta especie se traslapa con el punto más bajo (más negativo) de la especie antes citada ($\Psi = -0.95$ MPa), aunque ambas especies experimentan un agobio hídrico moderado, pero con diferentes

intervalos. En el caso de *Thouinia pacioidentata*, su intervalo abarca de -0.8 a -1.5 MPa (0.7 MPa), a diferencia de *C. sicyoides* con un intervalo de -0.5 a -0.95 MPa (0.45 MPa), un poco más de la mitad del anterior, dato que nos indica el ligero agobio que es capaz de tolerar *Thouinia pacioidentata*.

Si se considera ahora a *Polygonum newberryi*, planta pequeña, semierecta y caducifolia que se desarrolla en el monte Santa Elena, con un Ψ_M de -0.63 MPa y un Ψ_m de -1.3 MPa (Chapin y Bliss, 1988) vemos que esta especie, a pesar de la baja cantidad de agua que recibe, es capaz de mantener potenciales hídricos relativamente altos (menos negativos) y, por ello, presentar una deficiencia hídrica moderada, con un intervalo de potencial hídrico más estrecho (0.67 MPa), acercándose bastante a los valores que presenta *C. sicyoides*, sobretodo en su punto menos negativo de potencial hídrico ($\Psi_{C_{\text{tissue sicyoides}}} = -0.5$ Mpa, $\Psi_{\text{Polygonum newberryi}} = -0.63$ MPa), cuya diferencia es de tan sólo 0.13 MPa, realmente muy baja; sin embargo, la diferencia en el Ψ es de 0.35 MPa, es decir, más del doble de la primera, lo cual nos dice que *Polygonum newberryi* es un poco más tolerante a la deficiencia hídrica que la especie en estudio, aunque las diferencias no son muy altas.

Se continúa la comparación con *Dubautia scabra* planta compuesta que se desarrolla sobre un flujo de lava en Hawaii y presenta un Ψ menos negativo de -0.11 MPa y un Ψ más negativo de -0.78 MPa (Robichaux, 1984), valores inferiores a los *C. sicyoides*, pero con un mayor intervalo de Ψ (0.67 MPa) que la especie en estudio, hecho digno de resaltar, ya que a pesar del tipo de sustrato en el que se desarrolla *Dubautia scabra*, es capaz de mantener potenciales hídricos menos negativos, con una deficiencia hídrica también media.

Por otro lado, cuando se comparan *C. sicyoides* y *Piper lapathifolium*, el cual posee valores de $\Psi_{\text{máximo}}$ de -0.066 MPa y $\Psi_{\text{mínimo}}$ de -0.925 MPa (Tinoco, 1986), y que además presenta un intervalo de 0.859 MPa (casi el doble del intervalo de *C. sicyoides*), se observa un traslape en casi todo momento con el intervalo correspondiente a *C. sicyoides*, aunque su potencial hídrico mínimo (más negativo) es ligeramente menor y el potencial hídrico máximo (menos negativo) de -0.434 MPa es mayor, lo cual hace referencia a un intervalo más amplio de potencial hídrico que en la especie en estudio y, por tanto una mayor resistencia al agobio hídrico, hecho que en *C. sicyoides* no es

evidente, dado el intervalo tan estrecho de Ψ , y que presenta similitudes de Ψ con especies tanto del monte Santa Elena (*Polygonum newberryi*) como con especies hawaianas que crecen sobre substratos de litosol (*Dubautia scabra*) ó con especies de Los Tuxtlas (*Piper lapathifolium*), aunque se asemeja más a esta última especie, dado el translope casi total de los valores de potencial hídrico.

Una vez realizadas tales comparaciones, es útil que nos preguntemos ¿cuál es el sentido ecofisiológico del mismo? Un punto importante, es señalar que las diferencias en las formas de crecimiento entre las especies estudiadas van acompañadas por claras diferencias en las relaciones hídricas que presenta cada una de ellas (Chapin & Bliss, 1988), como son los intervalos de potenciales hídricos que llegan a desarrollar, la conductividad estomática, la conductividad hidráulica, e inclusive, las condiciones climáticas en las que se desarrolla cada una de los organismos estudiados (Cuadro 3).

Una de las ventajas que se obtienen al mantener potenciales hídricos muy negativos, es que se permite el ascenso de una mayor cantidad de agua proveniente del suelo y con ello el mantenimiento de la turgencia de la planta (Monson & Smith, 1982). Por otro lado, Ehleringer (1983) menciona que valores altos de conductividad estomática parecen promover mayores tasas fotosintéticas a un potencial hídrico foliar menor, lo cual también resulta ventajoso para *Dodonaea viscosa*, misma que, a pesar del agobio hídrico al que se halla sujeta, es capaz de mantener funciones básicas, como la fotosíntesis, con la cual se conserva el crecimiento tanto primario como secundario (Oatham, 1997).

Además, como lo demostró Odening (1974, citado por Monson & Smith, 1982) la extrema tolerancia protoplasmática a la sequía de algunas especies (como lo es *Larrea tridentata*) les permite mantener tasas fotosintéticas netas positivas en la planta (lo cual también podría ocurrir en *Dodonaea viscosa*) y finaliza este autor diciendo que los ajustes en las relaciones hídricas pueden no jugar un papel tan importante como lo son las adaptaciones metabólicas que ayudan a las plantas a sobrevivir en condiciones extremadamente secas. Sin embargo, las adaptaciones metabólicas que experimentan las plantas (ver apartado 2.3.4.) van encaminadas hacia los ajustes en la elasticidad celular y/o hacia la acumulación de solutos (aminoácidos, ABA, etc) que, finalmente, reducen (i.e. lo hacen más negativo) el potencial osmótico de la planta y ambos componentes

(potencial osmótico y módulos de elasticidad) son elementos básicos en las relaciones hídricas.

Existe la posibilidad de que tales potenciales hídricos menos y más negativos se deban a las diferentes conductividades hidráulicas de cada planta, en donde, al parecer, *C. sicyoides* presenta conductividades hidráulicas elevadas (i.e. presenta poca resistencia al ingreso de agua proveniente del suelo adyacente a las raíces), mientras que *D. viscosa* parece desarrollar conductividades hidráulicas bajas, las cuales pueden explicarse si suponemos grandes diferencias entre los potenciales hídricos de la planta y del suelo, implicando un retardo en la absorción del agua (Chapin & Bliss, 1988); desafortunadamente, lo anterior no puede ser sustentado con datos, dada la ausencia de estudios sobre conductividad hidráulica del suelo de la Reserva del Pedregal de San Ángel, y de las especies en cuestión. Sin embargo, esto puede ser parcialmente evaluado a partir del conocimiento de las tasas de recuperación de los potenciales hídricos de las especies en estudio, mismas que nos indicarán la presencia ó no de raíces eficientes en la obtención de agua del suelo y la resistencia que podría estarse presentando en las mismas al transporte del agua (Oatham, 1997).

5.4. Potenciales de Presión Diurnos y Estacionales

Los potenciales de presión presentados en el actual trabajo, fueron obtenidos a partir del análisis de las curvas volumen-presión (Scholander, et al., 1964; Tyree y Jarvis, 1982), en el intervalo comprendido entre el punto descrito como del potencial osmótico a turgencia total y el punto antagónico (potencial osmótico a turgencia cero), de donde se obtuvieron las marchas diurnas y estacionales de los potenciales de presión para ambas especies estudiadas.

Cuadro 4. Potenciales de presión máximos y mínimos observados en las diferentes fechas de estudio en *C. sicyoides* y *D. viscosa* de la Reserva del Pedregal de San Ángel. Unidades en MPa.

Ψ_p máximo	Julio	Agosto	Diciembre de 1996	Febrero de 1997	Abril
<i>C. sicyoides</i>	-----	0.58	0.323	-----	0.067
<i>D. viscosa</i>	0.278	0.561	-----	0.153	0.623
Ψ_p mínimo	Julio	Agosto	Diciembre de 1996	Febrero de 1997	Abril
<i>C. sicyoides</i>	-----	0.191	0.029	-----	0.055
<i>D. viscosa</i>	0.006	0.117	-----	0.023	0.008

La variabilidad presente en los potenciales de presión para *C. sicyoides* es posible observarla en la Figura 6 y Cuadro 4, en donde es notorio que durante agosto se encontraron los potenciales más altos para todas las fechas de estudio, alcanzando el máximo punto a las 8:00 h con un valor de 0.58 MPa, para iniciar su descenso y llegar al punto más bajo a las 13:00 h con un valor de 0.191 MPa y volver a recuperar la turgencia hacia el final de la marcha diurna. En diciembre se encontró que a las 9:00 h el potencial de presión fue de 0.13 MPa para bajar hasta los 0.04 MPa a las 13:00 h y recuperarse hacia el final de la jornada con un potencial de presión igual a 0.33 MPa (a las 18:00 h). En abril se advierte que la marcha diurna se inició con un valor de 0.14 MPa a las 9:00 h, subió hasta casi 0.2 MPa, y bajó a 0.13 MPa hacia las 11:00 h, se volvió a recuperar hasta los 0.15 MPa a las 12:00 h, para continuar descendiendo hasta las 15:00 h, en donde llega a su punto más bajo en toda la marcha diurna (0.06 MPa) a las 14:00 h, para después reiniciar su recuperación definitiva a partir de las 15:00 h. Finalmente, se observó claras diferencias entre las mediciones de diciembre y abril con respecto al mes de agosto, en donde los potenciales de presión son mucho más elevados, ello quizás sea explicado por el hecho de que en mayo y en octubre, tenemos el principio y el final de la época de lluvias, respectivamente; en agosto esta temporada se halla en su mayor punto y el agua posiblemente deja de ser un factor limitante en la comunidad.

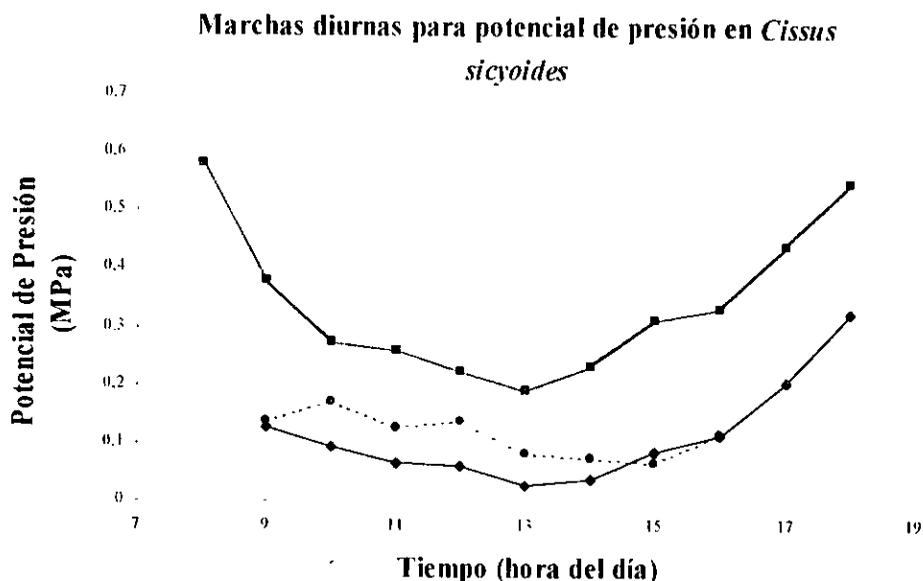


Figura 6. Marchas diurnas del potencial de presión de *C. sicyoides* en el Pedregal de San Ángel, en los meses de agosto (), octubre () de 1996 y mayo de 1997 ().

En las marchas diurnas correspondientes a *D. viscosa* (Fig. 7), se observa para todas las fechas (inclusive en agosto en donde sólo se presenta en un punto) la existencia de un potencial de presión muy cercano a cero, en unas ocasiones más que en otras (dicha pérdida de la turgencia foliar nos está indicando que la planta cierra sus estomas en respuestas al agobio hídrico, con el fin de reducir la evapotranspiración excesiva).

Si se estudia fecha por fecha, se encontrará que en agosto la planta inició con un potencial de presión de 0.37 MPa a las 8:00 h para descender hasta casi 0 MPa a las 12:00 h e iniciar su recuperación a partir de las 13:00 h, llegando hasta los 0.55 MPa a las 18:00 h. Anteriormente, en julio *D. viscosa* presentó varios puntos en los que se acerca a la pérdida de turgencia; la marcha diurna inició a las 8:00 h con un potencial de presión igual a 0.27 MPa, llegando a casi 0 MPa a las 10:00 h, a las 11:00 h se recuperó un poco ($\Psi_p = 0.06$ MPa) y volvió a descender a las 12:00 h hasta casi 0.0 MPa, nuevamente se recuperó hasta casi 0.04 MPa y desciende a 0.01 MPa hacia las 14:00 h,

para después recuperarse en forma más constante a partir de las 15:00 h, quedando finalmente con un Ψ_p de 0.215 MPa hacia las 17:00 h, momento en el cual se finalizó el muestreo.

Durante febrero, la marcha diurna inició a las 9:00 h con un Ψ_p de 0.11 MPa, a las 10:00 h aumentando un poco ($\Psi_p = 0.115$ MPa) para comenzar a descender hacia las 15:00 h, punto en el que se alcanzó el valor más bajo ($\Psi_p = 0.02$ MPa) para comenzar a recuperar la turgencia, encontrándose a las 18:00 h un valor de 0.15 MPa. Finalmente, en abril el comportamiento resulta un poco más típico, ya que hacia las 8:00 h se obtuvo un potencial de presión de 0.325 MPa, mismo que bajó hasta casi 0.0 MPa a las 11:00 h para recuperarse a partir de las 12:00 h, llegando a las 16:00 h a presentar un Ψ_p de 0.62 MPa final.

Dado que se observaron fluctuaciones en el potencial de presión, es muy probable que esta especie desarrolle, por un lado, una serie de respuestas fisiológicas con el fin de aumentar ó retener el agua (v.g. ajuste osmótico, reducción de la conductividad estomática, etc.) ó, por otro lado, que la misma planta obtenga agua del suelo. La primera opción ya ha sido comprobada en otros trabajos para esta especie (Ramos-Vázquez, 1997). Para comprobar la segunda opción, es necesario tomar mediciones de la cantidad de agua que se almacena en el substrato, tema que se aleja de los alcances de este trabajo.

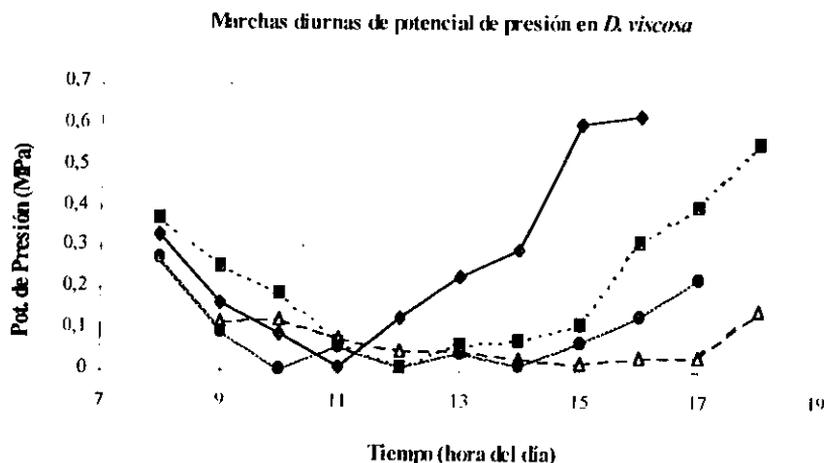


Figura 7. Marchas diurnas del potencial de presión de *D. viscosa* en el Pedregal de San Ángel, en el mes de julio (●), agosto de 1996 (■), febrero (▲) y abril de 1997 (◆).

5.4.1. Comparación con Especies de otras Comunidades Vegetales.

Toca ahora realizar la comparación en *D. viscosa* del primer componente del potencial hídrico: el potencial de presión, de tal manera que al tratar con *L. tridentata*, encontramos que dicha especie llega a presentar potenciales de presión negativos ($\Psi_p = -0.11$ MPa al amanecer y $\Psi_p = -1.41$ MPa, (Nielsen et al., 1984)), datos considerados como incongruentes con el sustento teórico de las relaciones hídricas (Tyree, 1976), además de implicar la existencia de un agobio hídrico extremo en donde está más que ausente la turgencia en las células (de hecho, a un nivel de desecación tan alto se produce la muerte de la célula y, por ello de los tejidos, parcial ó totalmente), una ausencia total de mecanismos capaces de regular la pérdida de agua. Sin embargo, previamente Monson y Smith (1982) reportaron la existencia de potenciales de presión positivos para esta misma especie, debidos probablemente a la permanencia de hojas con células de pared celular gruesa, acompañada de una disminución de los potenciales osmóticos y no menciona que esta especie presente potenciales de presión iguales a cero; lo cual sí ocurre en *D. viscosa* en algunas de las mediciones (principalmente en julio) haciendo notar la ineficacia de los mecanismos que posee *D. viscosa* con respecto a *L. tridentata*.

Por su parte, *T. decandrum* mantiene potenciales de presión muy superiores a los de *D. viscosa* (intervalo del Ψ_p : 1-3 MPa), con un Ψ_p de 0.025 MPa como punto de pérdida de la turgencia celular (Fanjul y Barradas, 1987), resaltando una vez más la ineficacia de los mecanismos de resistencia al agobio hídrico que posee *D. viscosa*, pese a que *T. decandrum* no llega a desarrollar potenciales hídricos tan bajos como la anterior.

En *E. pyrolifolium* no se mencionan cuáles fueron los máximos potenciales de presión, aunque sí resaltan la existencia de períodos durante el día en los que se perdía la turgencia ($\Psi_p = 0.0$), hecho que se puede corroborar con el punto de pérdida de la turgencia: $\Psi = -1.48$ MPa, mientras que su mínimo potencial hídrico reportado fue de -1.7 MPa (Chapin y Bliss, 1988), lo cual deja más de 0.2 MPa en los cuales la planta debe resistir un agobio hídrico extremo con todo lo que ello significa, hecho que no llegó a registrarse en *D. viscosa*, pese a que presentó potenciales de presión cercanos a cero.

Aunque *D. ciliolata*, se halla sujeta a elevadas deficiencias hídricas (Robichaux, 1984), se observa que mantiene potenciales de presión por encima del cero, lo cual

implica una aceptable resistencia a la sequía dado que tampoco presenta potenciales de presión muy elevados.

Finalmente, en *P. auritum* se observó potenciales de presión muy cercanos a cero por un periodo de tiempo amplio (8:00 a 12:00h), mientras que su máximo potencial de presión es de 0.9 MPa (Tinoco, 1986) implicando también una ineficacia en los mecanismos desarrollados por esta especie para mantener la turgencia celular, al igual que *D. viscosa*, aunque la otra especie no desarrolla potenciales hídricos tan bajos como la del presente trabajo.

En general, es fácil notar que *D. viscosa* aunque llega a tener potenciales de presión muy cercanos a cero no los mantiene tan bajos siempre, lo cual nos indica que sus mecanismos de resistencia a la sequía se presentan en ocasiones parcialmente ineficientes, si los comparamos con aquellos de *T. decandrum* ó de *L. tridentata* ó no tan malos como los de *P. auritum*, dado que mantiene potenciales de presión cercanos a cero por espacio de una hora aproximadamente.

En lo que respecta a *C. sicyoides* y en comparación con *Prosopis glandulosa*, se halla que esta primera especie presenta Ψ_p mayores a cero, manteniéndose durante las mediciones, hecho que no ocurre en *P. glandulosa*, ya que ocasionalmente llega a presentar Ψ_p semejantes a cero, y que hacen suponer que esta especie está desarrollando mecanismos de resistencia a la sequía, hasta cierto punto, ineficaces, a diferencia de *C. sicyoides*, en donde sí resultan efectivos tales mecanismos y que posteriormente, cuando éstos llegan a su límite, se ve obligada a dejar caer sus hojas.

Con *Polygonum newberryi* sucede lo contrario, dado que el Ψ en el punto de pérdida de la turgencia (-1.12 MPa) es mayor que el Ψ_m (-1.3 MPa), por lo cual es comprensible por qué se presentan varias hora con un $\Psi_p = 0$, indicando a su vez esa tan mencionada ineficacia de los mecanismos que desarrolla para mantener sus potenciales de turgencia positivos, y que resultan menores que los observados en *C. sicyoides*.

En *T. paocidentata*, se observan Ψ_p mucho mayores de cero ($\Psi_p = 1.8$ MPa), además de ser también mayores que los de *C. sicyoides*, hecho que nos indica que *T. paocidentata* logra mantener la mayoría de las veces el grado de hidratación necesario (cabe mencionar que esta especie presenta como Ψ_p más bajo 0.3 MPa) para poder desarrollar sus funciones metabólicas en forma adecuada y, al igual que *C. sicyoides*,

cuando estos mecanismos son insuficientes, dejar caer sus hojas y reducir su tasa metabólica en forma considerable.

En lo que concierne, en *Piper lapathifolium* se observó Ψ_p de 0.1 y de 1.12 MPa (mínimo y máximo, respectivamente) valores también por encima de los registrados en *C. sicyoides*, a pesar del agobio hídrico tan bajo al que se halla sujeto. Es necesario mencionar, en forma adicional, que no se realiza la comparación de esta variable entre *C. sicyoides* y *D. scabra*, dado que para esta última especie no se halla registrada tal información.

Las adaptaciones en los potenciales de presión incrementan la efectividad de la extracción de agua del suelo durante los periodos de sequía. Otro aspecto interesante mostrado por las especies perennes, es que perdieron rápidamente la turgencia (a una deficiencia hídrica relativamente baja) lo cual puede ser una adaptación que permitiría la conservación del agua en momentos de agobio hídrico severo, dado que provocaría el cierre estomático; sin embargo, esto podría representar a la larga una desventaja mayor en plantas que mantienen un área relativamente grande con estomas cerrados durante periodos de elevada irradiación y demanda evaporativa alta (Ludlow, 1980; Fanjul & Barradas, 1985; Fanjul et al., 1985; Fanjul & Barradas, 1987) produciendo un decremento en la eficiencia fotosintética. Por otro lado, se sabe que la fotorrespiración no disminuye a la par que la fotosíntesis, por lo que el resultado final es la deficiencia en el anabolismo de la planta (Hale & Orcutt, 1987).

Más aún, es bien conocido que ocurren adaptaciones al agobio hídrico a través de modificaciones en la relación entre el potencial de turgencia y contenido relativo de agua. Tales modificaciones pueden obtenerse de dos formas: la primera es que los tejidos posean paredes celulares rígidas que pueden experimentar una mayor caída en el potencial de presión por unidad descendida en el contenido relativo de agua. Dicha respuesta puede guiar a una mayor conservación del agua, ya que descensos significativos ocurren en el potencial hídrico con menores descensos en el contenido de agua (Cheung, 1975 en Smith & Monson, 1982) y, segundo, un menor tamaño celular puede llevar a un incremento en la turgencia a un potencial hídrico más negativo concentrando pasivamente los solutos celulares existentes (Cutler et al., 1977 en Monson & Smith, 1982).

Así mismo, la capacidad para mantener los potenciales de presión elevados a contenidos relativos de agua equivalentes durante el período de sequía, pueden ser debidos a la persistencia de hojas con paredes celulares pequeñas y gruesas con potenciales de presión menores durante la temporada de sequía. Además se ha observado que ajustes estacionales en el potencial de presión responden a decrementos en el contenido hídrico que no sea evidente (Monson & Smith, 1982).

Finalmente, cabe apuntar que *D. viscosa* con frecuencia mostró declives bruscos en los potenciales de presión, cercanos al punto de pérdida de la turgencia, lo cual indica que altos niveles de VPD resultan en un severo agobio hídrico regular diurno (Chapin & Bliss, 1988).

5.5. Potenciales Osmóticos a Turgencia Total y a Turgencia Cero.

El conocimiento de los potenciales osmóticos dentro de las relaciones hídricas es de suma importancia debido a que nos ayuda a comprender los mecanismos que desarrollan las plantas con el fin de enfrentar la sequía, en específico, conocer si éstas realizan ó no un ajuste osmótico verdadero con el fin de mantener la turgencia en sus hojas.

A continuación mostramos el siguiente cuadro de potenciales osmóticos, tanto para la turgencia cero como para la turgencia total, en las especies estudiadas.

Cuadro 5. Valores de los potenciales osmóticos a turgencia total y a turgencia cero para *C. sicyoides* y *D. viscosa* en el Pedregal de San Ángel. Unidades expresadas en MPa, \pm la desviación estándar.

Potencial osmótico a turgencia total	Julio	Agosto	Diciembre	Febrero	Abril
<i>D. viscosa</i>	-1.33 \pm 0.09	-1.35 \pm 0.26	-----	-1.93 \pm 0.16	-2.07 \pm 0.1
<i>C. sicyoides</i>	-----	-0.92 \pm 0.12	-0.81 \pm 0.08	-----	-0.82 \pm 0.02
Potencial osmótico a turgencia cero	Julio	Agosto	Diciembre	Febrero	Abril
<i>D. viscosa</i>	-1.7 \pm 0.14	-1.67 \pm 0.12	-----	-2.72 \pm 0.21	-2.64 \pm 0.19
<i>C. sicyoides</i>	-----	-1.1 \pm 0.11	-0.92 \pm 0.12	-----	-0.98 \pm 0.1

Al analizar los potenciales osmóticos a turgencia total para el caso de *C. sicyoides*, tenemos que el valor más negativo se encontró en el mes de agosto (-0.92

MPa), en plena época de lluvias, mientras que el valor más alto (menos negativo) se halla en los meses de diciembre y abril (Cuadro 5). Estos resultados concuerdan con lo esperado debido a que en la temporada de lluvias tal recurso abunda, mientras que para la temporada seca es necesario aumentar la cantidad de solutos con el fin de retener dicho recurso, empero, no es adecuado hablar de un ajuste osmótico verdadero, quizás sí de un ajuste osmótico pasivo, como producto de la disminución de la cantidad de agua en la célula, y por lo tanto, del aumento de la concentración de los solutos celulares (Tinoco, 1986).

Además, existe una clara tendencia a aumentar el potencial osmótico (disminuir la concentración de los solutos) de acuerdo a como va concluyendo la temporada de lluvias; de hecho, lo más probable es que esta especie inicie con hojas cuyos potenciales osmóticos sean menos negativos (en abril se tiene -0.82 MPa) y lleguen a su punto más negativo cuando las lluvias están bien establecidas, para volver a aumentar cuando han cesado éstas. Por otro lado, si tomamos en cuenta los potenciales hídricos para las épocas analizadas, se observa que no hay diferencias significativas entre una temporada y otra, por lo que resulta correcto decir que *C. sicyoides* no llega a presentar un ajuste osmótico verdadero, lo cual provoca potenciales osmóticos poco variables y, sobre todo, que la planta presente una resistencia muy limitada al agobio hídrico y se considere una especie evasora del agobio hídrico.

En contraste, *D. viscosa* muestra una mayor variabilidad (0.74 MPa para potenciales osmóticos a turgencia cero y 1.05 MPa para potenciales osmóticos a turgencia total) entre las distintas épocas estudiadas, de tal manera que en julio y abril se hallan los valores menos y más negativos (-1.33 y -2.07 MPa, respectivamente), observándose una tendencia neta a disminuir los valores del potencial osmótico en la época seca y, si agregamos las diferencias obtenidas en los potenciales hídricos para las distintas épocas (-1.8 MPa en lluvias y -2.07 MPa en seca), resulta pertinente hablar de un ajuste osmótico verdadero que está empleando la planta con el fin de mantener la turgencia de sus hojas (Blum et al., 1996) aunque también es probable que este ajuste osmótico no sea suficiente para tolerar el agobio hídrico que se presenta en el Pedregal, dado que existen períodos durante el día en las cuales el potencial de presión se acerca a cero.

Al comparar las especies entre sí, resulta fácil comprender el por qué de las diferencias en las respuestas al agobio hídrico. De manera tal, que si nos enfocamos en *D. viscosa*, vemos que es una planta perenne, no muestra ni una reducción conspicua de su área foliar ni un cambio en la morfología foliar, desarrolla potenciales hídricos muy negativos en la época seca, mismos que aumentan cuando llueve, además de presentar un ajuste osmótico verdadero (adaptación ya señalada con anterioridad), mientras que *C. sicyoides* es una planta caducifolia, con tallos perennes, no desarrolla potenciales hídricos muy negativos (superiores a -1.0 MPa) además, en las curvas de las marchas diurnas para el potencial hídrico (Figura 4) no existen diferencias marcadas entre las distintas épocas estudiadas, de ahí que no sea necesario aumentar significativamente la concentración de solutos con el fin de producir un ajuste osmótico verdadero, puesto que las hojas de esta especie se encuentran, en condiciones reales, lejos de la pérdida de la turgencia.

Realizando la comparación de *C. sicyoides* con *S. praecox*, se obtiene que tanto para el caso de los potenciales osmóticos a turgencia total como a turgencia cero, en el caso de *S. praecox*, encontramos cierta constancia en éstos, aunque disminuyen en noviembre. Con respecto a *C. sicyoides*, éstos disminuyen en la época de lluvias y aumentan hacia el final de la temporada, además de que la variación en ambas especies es muy baja como para considerar la existencia de un ajuste osmótico verdadero como mecanismo de resistencia a la sequía.

Finalmente, analizando los potenciales osmóticos correspondientes en *B. cordata* y *D. viscosa*, observamos que éstos, en general, varían muy poco en la primera especie, lo cual hace difícil hablar con certeza de un ajuste osmótico verdadero, ya que para los potenciales osmóticos a turgencia cero se tiene una diferencia de 0.403 MPa y en los potenciales osmóticos a turgencia total la diferencia es de 0.12 MPa, en cambio, para *D. viscosa* las diferencias acabadas de señalar resultan ser mucho más claras, por lo que sí es adecuado hablar de la existencia de un ajuste osmótico verdadero como mecanismo de resistencia a la sequía.

5.5.1. Comparación con Especies de Otras Comunidades Vegetales.

La comparación la iniciamos con *L. tridentata* y *D. viscosa*, plantas que desarrollan ajuste osmótico con el fin de mantener valores diferentes a cero en sus potenciales de

presión, aunque no siempre se logra tal objetivo, es así que en *L. tridentata* se observan datos contradictorios, por un lado Nielsen *et al.* (1984) mencionan que para esta especie no se presentó ajuste osmótico alguno, de ahí que se observaran valores negativos en el potencial de presión, mientras que Monson y Smith (1982) mencionan la existencia de un ajuste osmótico bajo (tan sólo de 0.5 Mpa).

En el caso de *T. decandrum* también se observó un ajuste osmótico de casi 0.55 MPa, el cual resulta bajo en comparación con el de *D. viscosa*, cuyo intervalo de ajuste osmótico es de 0.74 MPa entre potenciales osmóticos a turgencia total y de 1.02 MPa para el potencial de presión a turgencia cero, al igual que en *E. pyrolifolium* en donde se observó un ajuste de casi 0.4 MPa, a turgencia cero y de casi 0.3 MPa, a turgencia total.

Por su parte, *D. ciliolata* presentó también un ajuste osmótico verdadero ó el caso de *P. auritum*, cuyo ajuste es de casi 0.3 MPa a turgencia total y de 0.45 MPa a turgencia cero, valores que ayudan a todas especies a mantener potenciales de presión diferentes a cero, aunque no en todos los casos ocurre así.

Por lo anteriormente expuesto, resulta claro que los valores de potencial osmótico reportados para *D. viscosa* son mucho mayores de los de cualquier planta con la que se comparó y sólo son equiparables a los de *T. paocidentata*, planta caducifolia de Chamela y por debajo de los observados en *P. glandulosa*, plantas con las que presenta mayores semejanzas en cuanto a dicha variable.

Por otro lado, comparamos a *C. sicyoides* con las especies ya citadas iniciando con *P. glandulosa* arbusto que presenta un ajuste osmótico interesante con valores realmente altos (-1.8 MPa a turgencia total y -2.45 MPa a turgencia cero), resultados que no tienen nivel de comparación con los presentados por *C. sicyoides*. Estudiemos ahora, los valores presentados por otras especies como son *T. paocidentata*, la cual también desarrolla intervalos de potenciales osmóticos altos (0.5 MPa a turgencia total y 1.3 MPa a turgencia cero) aunque menores a los de *P. glandulosa*

Polygonum newberryi presentó intervalos mucho más modestos de ajuste osmótico (casi 0.4 MPa a turgencia cero y casi 0.3 MPa a turgencia total), ó como vemos con *P. lapathifolium* que son semejantes tales intervalos de ajuste osmótico (0.35 MPa a turgencia cero y de 0.45 para turgencia total).

En resumen, se observa las diferencias en intervalos de ajuste osmótico estacional entre especies, resultando que *C. sicyoides* se acerca más a *P. lapathifolium* y a *P. newberryi*, dados los intervalos tan estrechos que presenta de potencial osmótico (0.19 MPa a turgencia cero y 0.11 MPa a turgencia total) y que son debidos, muy probablemente, a diferencias en edad entre las hojas y no a un ajuste osmótico verdadero.

Por otro lado, la presencia del ajuste osmótico diurno está indicada por los potenciales hídricos del medio día: este ajuste osmótico es requerido para mantener la turgencia al medio día (Tyree, 1976, Nielsen et al. 1984). Así, la capacidad para ajustar el potencial osmótico a lo largo de una estación mientras el agobio hídrico se hace cada vez más severo es también un mecanismo para tolerarlo y la magnitud del ajuste osmótico estacional es un buen indicador de la capacidad de las especies para adaptarse a condiciones hídricas extremas (Nielsen et al., 1984).

Bajo condiciones de agobio hídrico ligero, los potenciales osmóticos poco negativos probablemente inducen en la planta procesos metabólicos que le permiten funcionar en forma más eficiente; sin embargo, esta ventaja aparente, resultaría ineficiente durante un agobio hídrico mayor favoreciendo a aquellas especies con menores potenciales osmóticos (Wiebe, 1972; Smith & Monson, 1982).

Acevedo (1979) ha demostrado que el mantenimiento de la turgencia diurna por ajuste osmótico es un mecanismo importante que promueve altas tasas de expansión foliar en sorgo y maíz desarrolladas bajo condiciones de campo, además de que el mantenimiento de la turgencia por ajuste osmótico parece también ser un mecanismo importante que promueve altas conductividades estomáticas a bajos potenciales hídricos foliares (Ludlow, 1980; Turner & Jones, 1980; Robichaux, 1980).

Por otro lado, los resultados mostrados en este reporte indican que las especies perennes tienen una mayor capacidad para lograr ajustes osmóticos que las especies seco-caducifolias (Fanjul & Barradas, 1987). Más aún, existen indicios de que las hojas de ciertas plantas pueden alterar sus potenciales osmóticos en respuesta a deficiencias hídricas, permitiendo a las hojas mantener la turgencia a potenciales hídricos bajos, mientras que aumenta la tolerancia a la sequía por parte de la planta (Fanjul & Rosher, 1984; Fanjul & Barradas, 1987).

Aunque se ha dicho que la edad de la hoja influye claramente en el potencial osmótico foliar, el ajuste osmótico estacional observado en este estudio es más bien el resultado del incremento en el agobio hídrico y no de la maduración morfológica foliar, ya que las hojas jóvenes tienden a poseer potenciales osmóticos mucho menores que las maduras (Tyree & Jarvis, 1982; Nielsen et al., 1983; Fanjul & Barradas, 1987).

Cabe mencionar que se ha observado ligeros ajustes osmóticos en algunas de las hojas cortadas al mediodía, sugiriendo que cierto ajuste osmótico se desarrolló durante el día en estas especies. Sin embargo es probable que cambios en el contenido de solutos hayan tenido lugar durante el transporte de regreso al laboratorio, reduciendo así la capacidad para detectar el ajuste osmótico verdadero (Chapin & Bliss, 1988).

Además, dado que las curvas de presión fueron determinadas en hojas rehidratadas es posible que un ligero ajuste osmótico existente pudiera haber disminuido el punto de pérdida de la turgencia por debajo del punto medido. Ahora bien, el estudio de las curvas volumen-presión, en hojas no rehidratadas sugiere la posible existencia de un ajuste osmótico ligero en tales plantas. Además, la ausencia de una de presión en la conductividad estomática, cuando la turgencia fue aparentemente cero, sugiere que el ajuste osmótico pudo haber disminuido el punto de pérdida de la turgencia, aunque el cierre estomático con la pérdida de la turgencia no siempre ocurre (Schulze, 1986 en Chapin & Bliss, 1988).

5.6. Variación Estacional de los Módulos de Elasticidad.

El módulo de elasticidad celular (ϵ) representa el cambio en la elasticidad celular con respecto a la presión hidrostática, además indica la fuerza por unidad de área asociada a un cambio en el volumen celular (Monson y Smith, 1982). Por otro lado, Tyree y Jarvis (1982) lo definen como el cambio en el potencial de presión para un cambio fraccional en el contenido hídrico del simplasma. Cheung (1975) y Oatham (1997) mencionan que un tallo con paredes celulares rígidas perderá la turgencia con un pequeño cambio en el volumen hídrico más rápido que un tallo con paredes celulares más flexibles, por lo que la diferencia de potencial de presión entre el potencial osmótico a turgencia cero y el potencial osmótico a turgencia total, será un indicador de la flexibilidad celular, y la menor diferencia se da en la pared celular menos flexible. Paredes celulares más flexibles

son ventajosas para las plantas ya que les ayudará a mantener un potencial de presión mayor a cero en un intervalo de contenido hídrico más amplio (y también de potencial hídrico) y la planta podrá mantener una serie de procesos fisiológicos indispensables para la misma. Los tejidos elásticos tienen valores pequeños de ϵ y sus células se encogen siguiendo la pérdida de agua. Más aún, una reducción de ϵ contribuye al mantenimiento de la turgencia celular (Turner, 1979; Tyree y Jarvis, 1982; Fanjul y Barradas, 1987).

Cuadro 6. Valores máximos promedio de módulos de elasticidad de la pared celular registrados en *D. viscosa* y *C. sicyoides* del Pedregal de San Ángel. Unidades en MPa.

Módulo de Elasticidad	Julio	Agosto	Diciembre	Febrero	Abril
<i>D. viscosa</i>	18.26	27.32	-----	26.2	30.8
<i>C. sicyoides</i>	-----	8.84	17.89	-----	9.88

En *C. sicyoides* observámos en el Cuadro 6 y Figura 8 que esta especie desarrolla módulos de elasticidad bajos en la época de lluvias, sobre todo en agosto, en donde a un potencial de presión de 0.17 MPa, se encontró su máximo módulo de elasticidad ($\epsilon = 8.8$ MPa) y en abril alcanzó un valor un poco mayor ($\epsilon = 9.8$ MPa) a un Ψ_p de 0.18 MPa, sin embargo, durante diciembre se obtuvo un módulo de elasticidad de casi el doble del observado para la época de lluvias, con un ϵ de 18 MPa a un Ψ_p de 0.36 MPa, indicando la ausencia de un ajuste de la elasticidad de la pared celular con el fin de aumentar los potenciales de presión.

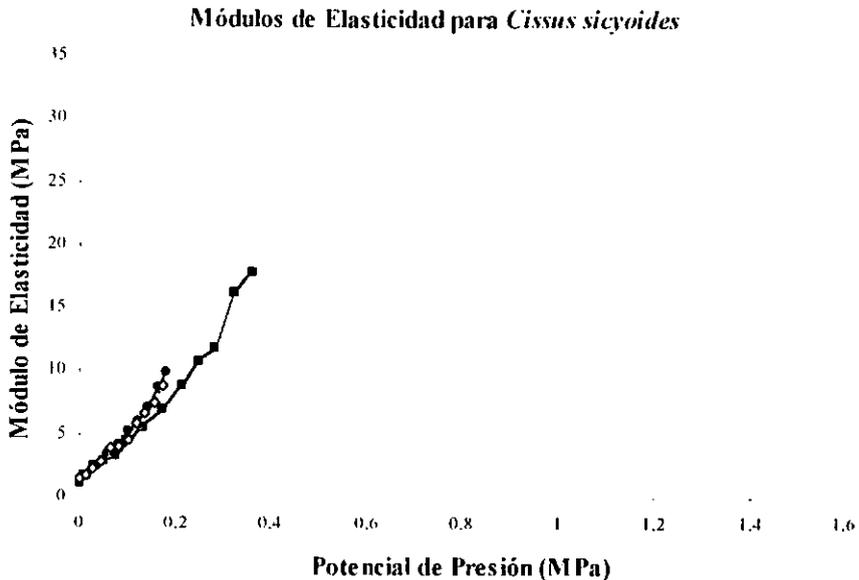


Figura 8. Módulos de Elasticidad de *Cissus sicyoides* en el Pedregal de SanÁngel en los meses de agosto (○), diciembre (△) de 1996 y abril (■) de 1997.

Por otro lado, *D. viscosa* presenta una variabilidad mucho más amplia en los módulos de elasticidad, de tal manera que en julio, el valor más alto llegó a los 18 MPa con casi 0.7 MPa de potencial de presión y en agosto, el módulo de elasticidad alcanzó los 27 MPa a un potencial de presión de 0.76 MPa. Es importante resaltar la diferencia en los módulos de elasticidad observada entre julio y agosto, ya que a un potencial de presión determinado, por ejemplo a 0.6 MPa, tenemos un módulo de elasticidad de 8 y 18 MPa, respectivamente. Así mismo, se observó que en la época de sequía, fueron obtenidos módulos mayores, específicamente en febrero se observó un valor máximo de 32 MPa a 1.4 MPa de potencial de presión, mientras que para abril se observó un valor de 27 MPa a un Ψ de 1.5 Mpa.

Tinoco (1986) y Fanjul y Barradas (1987) mencionan que cuando los valores de los módulos de elasticidad (ϵ) se incrementan en época de sequía implica que la elasticidad de las paredes celulares disminuye en esta época y, por lo tanto, esta variable no contribuye significativamente al mantenimiento de los valores positivos en el potencial de presión. Es claro que los valores de los módulos de elasticidad celular para *C. sicyoides* y *D. viscosa* tienden a aumentar para la época de sequía, lo cual implica que

ninguna de los dos especies presenta un mecanismo de ajuste de la elasticidad celular para el mantenimiento de la turgencia.

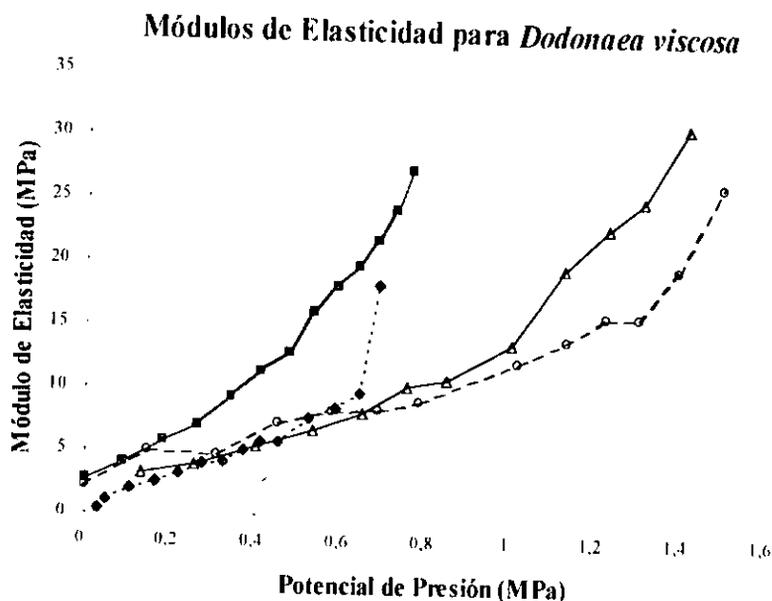


Figura 9. Módulos de Elasticidad en *D. viscosa* en el Pedregal de San Ángel en los meses de julio (■), agosto (◆) de 1996, febrero (▲), abril (○) de 1997.

5.6.1. Comparación de los Módulos de Elasticidad con especies de otras Comunidades Vegetales.

En el caso de *D. viscosa*, encontramos que esta especie no llega a desarrollar un ajuste de la elasticidad de la pared celular con el fin de mantener la turgencia celular (punto que se puede verificar al revisar las marchas diurnas de los potenciales de turgencia), ya que, como se mencionó anteriormente, las fluctuaciones que ocurren en dicha variable van en ascenso con la época de sequía. Es en este sentido que corresponde ahora comparar a esta especie en estudio con las que ya se ha venido comparando, iniciando como es costumbre con *Larrea tridentata*, planta que presenta módulos de elasticidad elevados (hasta 33 MPa) durante la época de lluvias y que van a descender para la época de sequía

(llegando a 22.5 MPa), implicando una reducción en el ϵ con el fin de mantener la turgencia celular (i. e. esta especie desarrolla ajuste de la elasticidad celular), lo cual no ocurre en *D. viscosa* y, por tanto se dice que no presenta un ajuste en ϵ para soportar el agobio hídrico.

Por otro lado, *Thouinidium decandrum* presenta también un ajuste en ϵ (a diferencia de *D. viscosa*), ya que se observó que tal variable mostró una reducción en ϵ en forma progresiva siguiendo el aumento de la época de sequía, por lo cual es propuesto que tales cambios en la elasticidad celular son atribuibles al agobio hídrico (Fanjul y Barradas, 1987) y no a otros factores como la maduración de las hojas, por ejemplo.

En *Eriogonum pyrolifolium* se menciona que no presenta ajuste en el ϵ , por lo que es fácil comprender por qué tal especie llega a perder la turgencia por un período de tiempo considerable, hecho que llega a ocurrir en *D. viscosa* aunque no con tanta intensidad, dado que la pérdida de la turgencia es por un período de tiempo determinado sin llegar a ser tan severo (Chapin y Bliss, 1988).

En *Dubautia scabra* Robichaux (1984) menciona que la turgencia se mantiene gracias a que la planta desarrolla en ϵ disminuciones considerables durante la época de sequía y, finalmente, en *Piper auritum* tampoco se observa la presencia de un ajuste en ϵ , por lo que existen períodos durante el día en los que se pierde la turgencia; a pesar de que en *D. viscosa* sucede esto, no ocurre con una intensidad tan pronunciada.

Toca ahora el turno de *C. sicyoides* la cual, como sabemos, no presenta ajuste en la elasticidad de la pared celular, puesto que los valores de ϵ , al igual que los de *D. viscosa*, tienden a aumentar de acuerdo con el progreso de la época seca, es en este sentido que, al compararla con especies como *P. glandulosa*, se observa que esta especie, a pesar de la deficiencia hídrica tan alta a la que está sometida, no presenta ajuste en la elasticidad de la pared celular, de ahí que en algunas ocasiones sólo el ajuste osmótico sea insuficiente para mantener la turgencia y se llegue a un punto en el que se pierda la turgencia, cosa que no ocurre en *C. sicyoides*, a pesar de que no presenta ajuste osmótico ni ajuste de la elasticidad de las paredes celulares.

Por otro lado, al ser comparada con *T. paocidentata*, tampoco presentó ajuste en los módulos de elasticidad, ya que mantuvo valores de ϵ (alrededor de 12 MPa)

semejantes durante todo el tiempo en que fue estudiada (Fanjul y Barradas, 1987) y, sin embargo, no llega a presentar valores cercanos a cero en sus potenciales de presión, lo cual habla de la eficiencia con la que desarrolla su ajuste osmótico, hecho que tampoco sucede en *C. sicyoides* y aún a pesar de ello, no se registraron potenciales de presión de cero.

Continuando con la comparación, toca el turno de *P. newberryi*, planta que tampoco llega a presentar ajuste en ϵ , por lo que mantiene, durante periodos de tiempo considerables, potenciales de presión iguales a cero, indicando que esta especie tampoco desarrolla un ajuste osmótico eficiente ó que el agobio hídrico al cual se halla sujeta supera la capacidad de resistencia de tal mecanismo, cabe recordar que esta pérdida de la turgencia no se observó en el campo para *C. sicyoides*.

En cuanto a *D. scabra*, ésta sí presentó ajuste de la elasticidad celular, lo cual le ayudó a mantener potenciales de presión por encima de cero (mayores de 0.15 MPa los valores más bajos registrados), mientras que en la especie del bosque tropical perennifolio (*P. laphathifolium*) tampoco se observó ajuste en ϵ , aunque en esta especie también se obtuvo valores de los potenciales de presión superiores a cero.

En resumen, a pesar de que *C. sicyoides* no presentó ajuste osmótico real ni ajuste en los valores de ϵ , nos damos cuenta de que dicha especie logra evitar la pérdida de la turgencia de una manera bastante efectiva, si consideramos los mecanismos tan limitados que posee (i. e. cierre estomático y caducifoleidad) y el intervalo de potencial hídrico tan estrecho que mantiene, por lo que resulta interesante conocer el comportamiento en conductividad estomática que presenta dicha especie y saber qué variables son las que más la afectan.

Un incremento en la tolerancia a la deficiencia hídrica en algunas especies (vgr. *Dubautia ciliolata*) es debido, directamente a los valores muy bajos que presenta en los potenciales osmóticos y en los módulos de elasticidad (Robichaux, 1984).

Con respecto a los módulos de elasticidad celular, la diferencia de las dos especies de *Dubautia* contrasta con los resultados de otros estudios, en donde decrementos estacionales de la disponibilidad de humedad están acompañados por incrementos en el módulo de elasticidad. Mientras estos últimos resultados implican que

un valor de elasticidad celular menor no está siempre correlacionado con la exposición a grandes deficiencias hídricas (Robichaux, 1984).

En general, la baja elasticidad está correlacionada con decrementos mayores en el potencial de presión por unidad descendida en el CRA (Monson & Smith, 1982). Los tejidos elásticos presentan módulos de elasticidad menores ó bajos, y sus células se encogen siguiendo la pérdida de agua. Además, una reducción en el módulo de elasticidad contribuye al mantenimiento de la turgencia en forma equivalente a la del ajuste osmótico (Tyree & Jarvis, 1982).

Las diferencias en las relaciones entre el módulo de elasticidad y el potencial de presión para abril y noviembre de 1984 y julio de 1985, claramente indican que existe una reducción en el módulo de elasticidad de acuerdo a cómo la estación seca progresa y sugiere que los cambios en la elasticidad celular son debidos a una respuesta al agobio hídrico (Fanjul & Barradas, 1987). De manera significativa, las especies seco-caducifolias estudiadas mostraron tanto los valores más bajos de módulos de elasticidad como la menor capacidad para ajustarse osmóticamente. Por otro lado, las especies perennes mostraron los mayores intervalos tanto de potenciales osmóticos como de módulos de elasticidad entre las estaciones seca y húmeda, indicando una mayor capacidad para adaptarse al agobio hídrico. Otro aspecto interesante mostrado por las especies perennes es que perdieron rápidamente la turgencia a una deficiencia hídrica relativamente baja, lo cual puede ser una adaptación que permitiría la conservación del agua en momentos de agobio hídrico severo dado que provocaría un cierre estomático (debido a la pérdida de la turgencia). Aunque, a su vez, esto podría representar una mayor desventaja en plantas que mantienen un área relativamente grande con estomas cerrados durante períodos de alta irradiación y elevada demanda evaporativa (Ludlow, 1980; Fanjul & Barradas, 1985; Fanjul et al., 1985; en Fanjul & Barradas, 1987).

Las paredes celulares más flexibles son ventajosas en las plantas cuyos potenciales de presión deben permanecer positivos por un amplio intervalo de contenido relativo de agua (y de potencial hídrico), que puedan mantener a la planta encarando al agobio hídrico y los principales procesos fisiológicos que se basan en los potenciales de presión mayores a cero. Asimismo, las paredes celulares más densas y rígidas mantienen

la forma de la célula y preservan algunos procesos fisiológicos como la fotosíntesis, pero limitan otros como el crecimiento (Oatham, 1997)

5.7. Significado Ecofisiológico de las Relaciones Hídricas en *Dodonaea viscosa* y *Cissus sicyoides*.

Con base en lo anteriormente señalado, es posible hacer la caracterización de las especies estudiadas en el presente estudio desde un punto de vista ecofisiológico. *Dodonaea viscosa* presenta las siguientes características: es una planta perenne, sin una pérdida conspicua del área foliar durante la temporada seca, con potenciales hídricos de bajos a muy bajos, altamente tolerante a la sequía (gracias a estos potenciales hídricos), con potenciales osmóticos muy bajos y que además, desarrolla ajustes osmóticos notables en la temporada de sequía, así como potenciales de presión cercanos a cero a ciertas horas del día y que ayudan al cierre estomático. No presenta ajuste en sus módulos de elasticidad para mantener la turgencia y suele desarrollarse en lugares con suelo relativamente abundante.

Con respecto a la comparación hecha con especies de otras comunidades vegetales, observamos que *D. viscosa* es más parecida a las especies del bosque tropical caducifolio (vgr. Chamela) y a especies de zonas desérticas que a otro tipo de vegetación. Sus tallos leñosos tienden a retener poca humedad, por lo que se dice que es una planta que tolera la desecación del protoplasma. Finalmente, no puede hablarse de que *D. viscosa* sea una planta que enfrenta exitosamente la sequía, debido a que, en los Ψ_p observados en el presente estudio, nos damos cuenta de que éstos llegan a ser en varias ocasiones durante la marcha diurna, cercanos a cero con el subsecuente retraso en el crecimiento primario y secundario; sin embargo, al final del día, se observa un aumento considerable del Ψ_p y que probablemente sea debido al cierre estomático durante la noche.

Por otro lado, en lo que respecta a *C. sicyoides*, se desarrolla como una planta caducifolia, con una pérdida total de su área foliar durante la temporada seca, con potenciales hídricos de altos a ligeramente bajos, mismos que logra, mantenerlos en un intervalo bastante estrecho, lo cual implica una baja resistencia a la desecación de su protoplasma. Presenta también potenciales osmóticos relativamente altos, sin mostrar

diferencias significativas entre ambas temporadas, i.e. no desarrolla un ajuste osmótico verdadero. Esta especie difícilmente muestra puntos en los que se pierda la turgencia celular durante el día a través del potencial de presión, lo cual es posible interpretarlo como la presencia de una conductividad estomática continua y no intermitente como la observada en *D. viscosa* (Ramos-Vázquez, 1997). En lo que se refiere a los módulos de elasticidad, tampoco muestra ajuste para dicha variable, por lo que es posible considerarla como una especie evasora del agobio hídrico. Cabe resaltar que esta liana se desarrolla en lugares con poco suelo, entre las grietas ó en sitios planos, de donde se inicia el desarrollo y forma tallos herbáceos al principio y cuando maduros estos pasan a ser leñosos con una succulencia menor. Al compararse con las especies de otras comunidades vegetales, se encontró que es parecida a las especies que se desarrollan en sitios con una humedad elevada como lo es el bosque tropical perennifolio (vgr.. Los Tuxtlas).

6. CONCLUSIONES

- 1) Es clara la diferencia en los contenidos simplásmicos entre las dos especies estudiadas *Dodonaea viscosa* y *Cissus sicyoides*. Por un lado, la primera especie presenta un mayor contenido de agua al interior de la célula en cualquier época del año, hecho que es posible asociarlo con una mayor resistencia a la sequía en esta especie
- 2) En *D. viscosa* se observa potenciales hidricos invariablemente más bajos que en *C. sicyoides*, lo cual es un indicador de la mayor resistencia a la sequía por parte de la primera especie, dado el intervalo tan amplio que mantiene *D. viscosa* a lo largo del año para esta variable, lo cual le permite obtener agua del suelo más fácilmente.
- 3) En relación al potencial osmótico, cabe mencionar que *D. viscosa* presenta un ajuste osmótico verdadero como principal mecanismo de adaptación a la sequía, mientras que *C. sicyoides* no utiliza este mecanismo de resistencia a la sequía
- 4) *D. viscosa* presenta ocasionalmente potenciales de presión muy cercanos a cero, lo cual implica un cierre estomático temporal, con la consecuente disminución en la tasa fotosintética y, finalmente, reflejado en el crecimiento primario y secundario de esta especie
- 5) Con base en los resultados obtenidos de los módulos de elasticidad, se concluye que las paredes celulares de *D. viscosa* resultan ser rígidas, ya que sus células no encogen siguiendo el patrón de la pérdida de agua y, por lo tanto, no utiliza este mecanismo como adaptación para resistir la sequía en el Pedregal de San Ángel. Lo mismo ocurre con *C. sicyoides* la cual tampoco desarrolla un ajuste en los módulos de elasticidad para resistir a la sequía.
- 6) Con base en las características fenológicas y ecofisiológicas, se concluye que *C. sicyoides* es una planta evasora de la sequía y, dado que los mecanismos de que dispone para enfrentar a la sequía no son muy eficientes (básicamente cierre estomático y caducifoleidad), estos mecanismos son más bien, típicos de zonas con una mayor humedad.
- 7) Por su parte, *D. viscosa* es una planta que sí enfrenta a la sequía, aunque con un probable decremento en su crecimiento primario y secundario, dados los potenciales de presión tan bajos observados durante el día, lo cual puede implicar una desecación de su protoplasma, siendo éste el principal costo por la elevada resistencia a la sequía.

7. REFERENCIAS

- Acevedo, E., E. Fereres, T.C. Hsiao y D.W. Henderson. 1979. Diurnal growth trends, water potential, and osmotic adjustment of maize and sorghum leaves in the field. *Plant Physiol.* **64**: 476-480.
- Adams, J. A. and F. T. Binham. 1978. Responses of stomata and water osmotic and turgor potentials of jojoba to water and salt stress. *Agronomy Journal.* **70**: 381-387 .
- Álvarez, F. J., J. Carabias, J. Mcave, P. Moreno, D. Nava, F. Rodríguez, C. Tovar y A. Valiente-Banuet. 1982. *Proyecto para la creación de una reserva en el Pedregal de San Ángel*. Documento del Laboratorio de Ecología. Fac. de Ciencias, UNAM. México.
- Aspindall, D. 1980. Role of abscisic acid and other hormones in adaptations to water stress. En: Turner, N. C. y P. J. Kramer. *Adaptations of plants to water and high temperature stress*. Wiley Interscience publications. Nueva York. pp 155-172 .
- Begg, J. C. 1980. Morphological adaptations of leaves to water stress. En: Turner, N. C. y P. J. Kramer. *Adaptations of plants to water and high temperature stress*. Wiley Interscience publications. Nueva York. pp 33-42 .
- Carr, D.J. y D.F. Graff. 1961. The role of the cell wall in the water relations of leaves. Proceedings of the Madrid symposium on plants water relationships in arid and semiarid conditions. *Arid Zone Res.* **16**: 117-125.
- Cavelier, J. 1990. Tissue water relations in elfin cloud forest tree species of Serranía de Macuira, Guajira, Colombia. *Trees.* **4**: 155-163 .
- Chapin, D.M. y J. C. Bliss. 1988. Soil-plant water relations of two subalpine herbs from Mount St. Helens. *Canadian J. Bot.* **66**: 809-818.
- Cheung, Y. N. S., M. T. Tyree y J. Dainty. 1975. Water relations parameters on single leaves obtained in a pressure bomb and some ecological interpretations. *Canadian J. Botany.* **53**: 1342-1346 .
- Cleland, R. 1971. Cell wall extension. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **22**: 197-221 .
- Cruziat, P y M. T. Tyree. 1990. La subida de la savia en los árboles. *Mundo Científico.* **103**: 630-638 .

- Cuttler, J.M., D.W. Rains y R.S. Loomis. 1977. The importance of cell size in the water relations of plants. *Physiol. Plant.* **40**: 225-260.
- DETENAL. 1978. Carta topográfica de la Ciudad de México. Instituto Nacional de Geografía Estadística e Informática de la Secretaría de Programación y Presupuesto. México, D.F.
- Dixon, H. H. 1914. *Transpiration and ascent of sap in plants*. Mc Millan & Co. Ltd. London .
- Dodd, J. y D. T. Bell. 1993. Water relations of understorey shrubs in a *Bankasia* woodland, Swan Coastal Plain, Western Australia. *Australian Journal of Ecology*. **18**: 295-305 .
- Ehleringer, J. 1983. Characterization of a glabrate *Encelia farinosa* mutant: morphology, ecophysiology, and field observations. *Oecologia* **57**: 303-310.
- Enciso de la Vega, S. 1979. Las lavas del Pedregal de San Ángel. *Ciencia y Desarrollo*. **25**:89-93 .
- Etherington, J. R. 1982. *Environment and plant ecology*. John Wiley and Sons. Nueva York.
- Fanjul, L. y V. L. Barradas. 1987. Diurnal and seasonal variation in the water relations of some deciduous and evergreen trees of a deciduous dry forest of the western coast of Mexico. *J. Applied Ecology* **24**: 289-303.
- Fanjul, L. y V.L. Barradas. 1985. Stomatal behaviour of two heliophile understorey species of a tropical deciduous forest in Mexico. *J. Applied Ecology* **22**: 943-954.
- Fanjul, L., R. Arreola-Rodríguez y M.P. Méndez-Castrejón. 1985. Stomatal responses to environmental variables in shade and sun grown coffee plants in Mexico. *Experimental Agriculture*. **21**: 249-258.
- Fanjul, L. y P. H. Rosher. 1984. Effects of water stress on internal water relations of apple leaves. *Physiol. Plant.* **62**: 321-328.
- Fitter, A. H. y R. K. M. Hay. 1987. *Environmental physiology of plants*. Academic Press. London .

- Fischer, R. A. y N. C. Turner. 1978. Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **29**: 277-317 .
- Gaceta UNAM, 12 de agosto de 1996. No. 3033. 3-4 pp .
- Giordano, P. A. y D. E. Hibbs. 1993. Morphological response to competition in red alder: the role of water. *Functional Ecology* **7**. 462-468 .
- Givnish, T. J. 1978. Adaptative significance of compound leaves with particular reference to tropical trees. En: Tomlinson P. B. y M. H. Zimmerman (eds.) *Tropical trees as living systems*. Cambridge University press. Cambridge. pp 351-380 .
- Hsiao, T. C. 1973. Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **24**: 519-570.
- Hale, M. G. y D. M. Orcutt. 1987. *The physiology of plants under stress*. John Wiley and Sons. Nueva York .
- Jarvis, P.G. 1975. Water transfer in plants. En: D.A. deVries y M.H. Afgan (eds), *Heat and Mass Transfer in the Biosphere. 1. Transfer process in the plant environment*. Wiley and Sons. Nueva York. pp 369-394.
- Jones, H. G. 1992. *Plants and microclimate*. Cambridge University Press. Cambridge .
- Jones, H.G. 1980. Interaction and integration of adaptative responses to water stress: the implications of an unpredictable environment. En: Turner, N. C. y P. J. Kramer. *Adaptations of plants to water and high temperature stress*. Wiley Interscience publications. Nueva York. pp 353-364 .
- Jones, M. M., N. C. Turner y C. B. Osmond. 1981. Mechanisms of drought resistance. En: Paleg, L. G. y D. Aspidall (eds.). *The physiology and biochemistry of drought resistance in plants*. Academic Press. Sydney. pp 15-35 .
- Joyce, P.S., L.G. Paleg y D. Aspidall. 1984. *J. Exp. Bot.* **35**: 209-218.
- Koide, R. T., R. H. Robichaux, S. R. Morse y C. M. Smith. 1989. Plant water status, hydraulic resistance and capacitance. En: Pearcy, R. W., H. A. Mooney, J. R. Ehleringer y P. W. Rundel (eds). *Plant Physiological Ecology*. Chapman & Hall. London. Pp161-183.
- Kolb, K. J. y S. D. Davis. 1994. Drought tolerance and xylem embolism in co-occurring of species of coastal sage and chaparral. *Ecology* **75**: 648-659.

- Kramer, P. J. 1983. Drought tolerance and water use efficiency. En: Kramer, P. J. (ed) *Water relations of plants*. Academic Press. Nueva York. pp 390-415.
- Larcher, W. 1995. *Physiological plant ecology*. Springer. Berlin.
- Lehninger, A. 1985. *Principios fundamentales de bioquímica*. Omega. Barcelona.
- Levy, D. 1983. *Physiological Plantarum* 57: 169 - 173.
- Ludlow, M. M. 1980. Adaptive significance of stomatal response to water stress. En : Turner, N. C. y P. J. Kramer (eds). *Adaptations to plants to water and high temperature stress*. Wiley Interscience Publications. Nueva York. pp 123-138.
- Medina, E. 1978. Significación ecofisiológica del contenido foliar de nutrientes y el área foliar específica en ecosistemas.
- Medina, E. 1983. Adaptations of tropical trees to moisture stress. En Golley, F. B. (ed). *Tropical rain forest ecosystems: structure and function*. Elsevier Scientific. Amsterdam. 225-237.
- Monson, R.K. y S.D. Smith. 1982. Seasonal water potential components of Sonoran desert plants. *Ecology* 63: 93-123.
- Nilsen, E. T., M. R. Sharifi y P. W. Rundel. 1984. Comparative water relations of phreatophytes in the sonoran desert of California. *Ecology* 65: 767-778.
- Nilsen, E., M. R. Sharifi, P. W. Rundel, W. M. Jarrell y R. A. Virginia. 1983. Diurnal and seasonal water relations of the desert phreatophyte *Prosopis glandulosa* (honey mesquite) in the sonoran desert of California. *Ecology* 64: 1381-1393.
- Nobel, P. S. 1983. *Biophysical Plant Physiology and Ecology*. W. H. Freeman. San Francisco.
- Oatham, M.P. 1997. Water relations of *Zigophyllum hamiense*, *Heliotropium kotschy* and *Panicum turgidum* and their response to rangeland management techniques in Abu Dhabi. *J. Applied Ecology* 35: 97-110.
- Odening, W.R., B.R. Atrain y W.C. Oechel. 1974. The effect of decreasing water potential on net CO₂ exchange of intact desert shrubs. *Ecology* 55: 1086-1095.
- Osmond, C. B., O. Bjorkman and D. J. Anderson. 1980. Photosynthesis in relation to water stress. En: *Physiological processes in plant ecology. Toward a synthesis with Atriplex*. Springer Verlag. Berlin. Pp 355-367.

- Osonubi, O. y W.I. Davises. 1980. The influence of plant water stress on stomatal control of gas exchange at different levels of atmospheric humidity. *Oecologia* **46**:1-6.
- Paleg, L.G., G.R. Stewart y J.W. Bradbeer. 1984. **75**: 974-978.
- Passioura, J. B. 1982. Water in the soil-plant-atmosphere continuum. En: Lange, O. L., P.S. Nobel, C.B. Osmond y H. Ziegler (eds). *Encyclopedia of Plant Physiology*. Springer-Verlag, Berlín. pp 5-33 .
- Pierce, M. y K. Raschke. 1980. *Planta*. **148**: 174 - 182 .
- Pozos, B. A. 1991. *Relaciones hídricas internas en Buddleia cordata y Senecio praecox de la Reserva del Pedregal de San Ángel*. Tesis de Licenciatura en Biología. Fac. de Ciencias. UNAM. México.
- Ramos-Vázquez, A. 1998. *Efecto de las condiciones microclimáticas sobre la respuesta estomática en tres especies vegetales de la reserva del pedregal de San Ángel*. Tesis de Maestría en Ciencias (Ecología y Ciencias Ambientales). Fac. de Ciencias. UNAM. México.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel. *Anales de la Esc. Nac. de Cienc. Biol.* I.P.N. **8**: 59-129.
- Rzedowski, J. y G. C. de Rzedowski (eds.) 1985. *Flora fanerogámica del Valle de México*. Esc.Nac. de Cienc. Biol. IPN. México.
- Ritchie, J. T. 1981. Water dynamics in the soil-plant-atmosphere system. *Plant and Soil* **58**: 81-96.
- Robichaux, R. H. 1984. Variation in the tissue water relations of two sympatric Hawaiian *Dubautia* species and their natural hybrid. *Oecologia* **65**: 75-81.
- Robichaux, R. H., P. W. Rundel, L. Stemmermann, J. E. Canfield, S. R. Morse y W. E. Friedman. 1984 Tissue water deficits and plant growth in wet tropical environments. En: Medina, E., H. Mooney y C. Vázquez (eds). *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. Task for Vegetation Science 12*. Dr. Junk W. Publishers. The Hague, Netherlands. pp 99-112.
- Rojo, A. 1993. Plan de manejo reserva ecológica "El Pedregal" de San Ángel. En: Rojo, A (comp). *Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. UNAM. México. pp 371-398.

- Sánchez, J. B. C. 1990. *Análisis de algunas variables meteorológicas y su área de influencia en C.U., D.F. durante el período de 1963 a 1983*. Tesis de Licenciatura. en Geografía. Facultad de Filosofía y Letras. Colegio de Geografía. UNAM. México, D.F.
- Santos, M. S. y N. Ochoa. 1990. Adaptación de las plantas al déficit hídrico. *Ciencia* 41: 333 - 344.
- Scholander, P. F., H. T. Hamner, E. A. Hemmingsen y E. D. Bradstreet. 1964. Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. *Proceedings of National Academy of Sciences U.S.A.* 52: 119-125.
- Schulze, E. D., R. H. Robichaux, J. Grace, P. W. Rundel y J. R. Ehleringer. 1987. Plant water balance. *BioScience* 37: 30-37.
- Slavik, B. 1974. *Methods of Studying Plant Water Relations*. Springer-Verlag. Berlín.
- Sutcliffe, J. 1979. *Las Plantas y el agua*. Omega. Barcelona.
- Takami, S. N. C. Turner and H. M. Rawson. 1981. Leaf expansion of four sunflower (*Helianthus annuus L.*) cultivars in relation to water deficits. Patterns during plant development. *Plant, cell and environment* 4: 399-407.
- Tinoco, C. L. 1986. *Relaciones hídricas en especies de Piper de diferentes microhábitats en una selva alta perennifolia*. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F.
- Turner, N.C. 1979. *Drought resistance and adaptations to water deficit in crop lands*. *Stress Physiology in Crop Lands* En: Mussel y R.C. Staples. Wiley and Sons. Nueva York. pp 344-372.
- Turner, N.C. y M.M. Jones. 1980. Turgor maintenance by osmotic adjustment: A review and evaluation. En: Turner y P.J. Kramer. (eds). *Adaptations of plants to water and high temperature stress*. N.C. Wiley Interscience Publications. Nueva York. pp 87-103.
- Turner, N.C. y J. E. Begg. 1981. Plant-water relations and adaptations to stress. En: Monteith, J y C. Weeb (eds.) *Soil, water and nitrogen in mediterranean-type environments*. Nijhoff W. Junk Publishers. Hague. pp 97-131.

- Tyree, M. T. y H. T. Hammel. 1972. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by pressure bomb technique. *Journal of Experimental Botany* **23**: 267-282 .
- Tyree, M. T. 1976. Negative turgor pressure in plants cells: fact or fallacy. *Canadian J. Botany*. **54**: 2738-2746.
- Tyree, M. T. y P. G. Jarvis. 1982. Water in tissues and cells. En Pirson, A. and M. H. Zimmerman (eds.). *Encyclopedia of plant physiology*. New Series. Vol V-12. Springer-Verlag. Berlín. p 35-77 .
- Tyree, M. T. y P.G. Jarvis. 1982. Water in tissues and cells. En: Lange, O. L., P. S. Nobel, C. B. Osmond y H. Ziegler. *Encyclopedia of Plant Physiology*. Springer-Verlag. Berlín. pp 36-71.
- Tyree, M. T. y F. W. Ewers. 1991. The hydraulic architecture of trees and others woody plants. *New Phytology* **119**: 345-360.
- Tyree, M. T. y J. S. Sperry. 1988. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? *Plant Physiology*. **88**: 574-580.
- Valiente-Banuet, A y E. De Luna García. 1990. Una lista florística para la reserva del Pedregal de San Ángel. *Acta Botánica Mexicana*. **9**: 13-30.
- Zimmerman, U. 1978. Physics of turgor and osmoregulation. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* **29**:121-148.
- Zimmermann, M. H. 1983. *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer-Verlag. Nueva York.
- Zimmermann, U., F. C. Meinzer, R. Benkert, J. J. Zhu, H. Schneider, G. Goldstein, E. Kuchenbrod y A. Haase. 1994. Xylem water transport: is the available evidence consistent with the cohesion theory? *Plant, Cell and Enviroment* **17**: 1169-1181.