

286129



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

COMPORTAMIENTO ESTOMATICO EN *Senecio praecox* D. C. (COMPOSITAE) Y *Dodonaea viscosa* Jacq. (SAPINDACEAE) 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 A

P R E S E N T A :

MARITHZA GUADALUPE RAMIREZ GERARDO

DIRECTOR DE TESIS: VICTOR LUIS BARRADAS MIRANDA



MEXICO D. F.



1997

BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGIA  
UNAM



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  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule  
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

Comportamiento estomático en Senecio praecox D. C. (Compositae) y Dodonaea viscosa  
Jacq. (Sapindaceae) de la Reserva del Pedregal de San Angel.

realizado por Marithza Guadalupe Ramírez Gerardo  
con número de cuenta 9150623-0 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis	Dr. Víctor Luis Barradas Miranda
Propietario	Dr. Carlos Rafael Vázquez Yanes
Propietario	Dra. Alma Delfina Lucía Orozco Segovia
Suplente	M. en C. María Esther Sánchez Coronado
Suplente	M. en C. Agustín de Jesús Quiroz Flores

*Victoria B.*  
*Carlos Yanes*  
*Alma Orozco*  
*María Esther*  
*Agustín Quiroz*

FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Alejandro Martínez Mena

*Alejandro Martínez Mena*

DEPARTAMENTO  
DE BIOLOGÍA

**A mis padres con cariño**

**A mis hermanas**

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. Víctor L. Barradas Miranda por darme la oportunidad de trabajar con él, por todo el tiempo, la dedicación y la paciencia que tuvo para escuchar mis comentarios, dudas e inquietudes y por todo lo que me ha enseñado.

A la Dra. Alma Orozco Segovia, al Dr. Carlos Vázquez Yanes, a la M. en C. Ma. Esther Sánchez Coronado y al M. en C. Agustín Quiroz por revisar mi trabajo y ayudar a mejorarlo con sus comentarios.

También quiero agradecer a Jaina por todos sus consejos, sus comentarios su amistad, su ayuda y por ser una gran amiga.

A Alfredo Ramos por ayudarme muchas veces a aclarar mis dudas y por su ayuda en el trabajo de campo

A Daniel Degollado y a Jaina por su ayuda en el trabajo de campo.

A mis papás por todo el apoyo que he recibido siempre, por su cariño, comprensión y por todo lo que hacen por mí.

A Neli, Mimí y Are por escucharme siempre y por aguantarme tantas veces.

A Juan porque siempre le pone un toque diferente a mi vida, por su cariño y amistad.

A Clara, Dolores, Elia, Lilia, Gabi, Angélica, Ale Figueroa, Ale Serrato y Pati Figueroa por todo el apoyo que he recibido de ustedes desde que compartimos las clases y porque siempre he contado con su amistad.

A David por las veces que me ayudó y por su amistad. A Camilo por las tantas veces que ayudó a resolver mis dudas y por sus buenos consejos. A Pepe por su ayuda incondicional. A René, Noé, Edi y a todos (as) que se me olvide mencionar.

A Mario quien me auxilió en la computadora siempre tan desinteresadamente.

A Leo, Mariana, Rogelio, René, Norberto, Ana, Pilar, América, Julio y Cristina de quienes en algún momento necesité y siempre estuvieron dispuestos a ayudarme.

A Ivonne y a Esther por atender mis inquietudes siempre con la mejor disposición y por su cariño. A Nayeli y a Pati por sus palabras siempre alentadoras, por su sonrisa y por ser tan buenas compañeras

A Lupita Barajas por sus consejos y su cariño, así como al Dr. Javier Alvarez.

A todos mis maestros, especialmente a los de la Facultad.

A toda mi familia por su apoyo de siempre, a mis mis tías y tíos por interesarse y preocuparse así como a mi abuelo Antonio, a mis abuelas y a mi abuelo Elpidio, porque se que en donde quiera que estés siempre estas al pendiente.

A la familia Corona Velázquez especialmente a Lolbé y a Chiquis por sus ánimos y "porras". A la familia Breton Corona por su interés y sus consejos.

A todas las personas que de alguna forma han contribuido a la realización de este trabajo como Enrique Ganem, Mario Benedetti, Daniel M. y Marco T. C.

A la Universidad Nacional Autónoma de México y al Instituto de Ecología.

Este trabajo de investigación se realizó con financiamiento otorgado por la DGAPA, UNAM en el proyecto IN210995. La Fundación UNAM proporcionó financiamiento mediante una beca para el término de esta tesis.

## INDICE

AGRADECIMIENTOS	i
RESUMEN	ii
1.- INTRODUCCION	1
2.- OBJETIVOS	3
3.- ANTECEDENTES	4
3.1. El agua en el ecosistema	4
3.2. Las plantas y el agua	5
3.3. El flujo de agua en el continuo suelo-planta-atmósfera	6
3.4. Factores que regula la conductividad estomática	11
3.4.1. Luz	11
3.4.2. Temperatura	12
3.4.3. Humedad relativa	13
3.4.4. Estado hídrico de la planta	14
3.5. Características morfológicas y fisiológicas en respuesta al déficit hídrico	15
3.5.1. Plantas que escapan a la sequía	16
3.5.2. Plantas que evaden o presentan un aplazamiento a la deshidratación.	17
3.5.2.1. Conservación del agua	17
3.5.2.2. Eficiencia en la toma del agua	18
3.5.3. Plantas que toleran o enfrentan la desecación	18
3.5.3.1. Mantenimiento de la turgencia	18
3.5.3.2. Presencia de compuestos tolerantes a la desecación	19
4.- MATERIALES Y METODOS	20
4.1. Zona de estudio	20
4.1.1. Temperatura	20
4.1.2. Precipitación	20
4.1.3. Sustrato	22
4.1.4. Vegetación	22
4.2. Especies de estudio	23
4.3. Medición de las variables ecofisiológicas y análisis de resultados	24
5.- RESULTADOS Y DISCUSION	27
5.1. Precipitación pluvial	27
5.2. Variables microclimáticas	27
5.2.1. Radiación fotosintéticamente activa	27
5.2.2. Temperatura del aire	30
5.2.3. Diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja.	30
5.3. Variables fisiológicas	32
5.3.1. Potencial hídrico	32

5.3.2 Conductividad estomática	33
5.4. Respuesta de la conductividad estomática a las variables microclimáticas y fisiológicas	41
5.4.1. Radiación fotosintéticamente activa	41
5.4.2. Temperatura del aire y de la hoja	43
5.4.3. Diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja	44
5.4.4. Potencial hídrico	45
6.- CONCLUSIONES	55
7.- REFERENCIAS	56
APENDICE A	61
APENDICE B	62
APENDICE C	63
APENDICE D	64



## RESUMEN

En este trabajo se estudió la respuesta de la conductividad estomática ( $g_s$ ) a la temperatura del aire ( $T_a$ ), temperatura de la hoja ( $T_h$ ), radiación fotosintéticamente activa (RFA), diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (DPV) y potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) en *Senecio praecox* y *Dodonaea viscosa* de la Reserva del Pedregal de San Angel. Se hicieron mediciones diurnas en las hojas de ambas especies a partir de julio de 1996 a marzo de 1997. Se registraron la resistencia estomática y las variables microambientales utilizando un porómetro de estado estable (LI-1600 Licor, Ltd., Lincoln Nebraska, E.U.A.) y se midió el potencial hídrico foliar con una bomba de presión (PMS, Corvallis Oregón, E.U.A.).

Se registraron fluctuaciones de RFA a lo largo del día, durante todo el periodo de estudio, con un intervalo de 24 a 2264  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para ambas especies. Los valores registrados de  $T_a$  fueron más altos (arriba de 27 °C) generalmente a partir de las 12:00 hl (hora local). Los valores máximos de DPV fueron de 3 a 5 kPa y de 4 a 6 kPa en la época seca. Se presentaron diferencias significativas (prueba de ANOVA) en  $\psi_f$  entre ambas especies (época húmeda) registrándose los valores mas altos en *D. viscosa* (-1.3 MPa) mientras que en *S. praecox* (-0.5 MPa) sus valores variaron poco. También se encontraron diferencias significativas entre los valores de  $g_s$  en donde *S. praecox* registró valores de 1.12 a 597.14  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y *D. viscosa* de 17.3 a 776.3  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Así mismo en *D. viscosa* se encontraron diferencias significativas en  $g_s$  y  $\psi_f$  entre la época húmeda y la época seca.

Se utilizó un análisis de regresión múltiple (selección de variables) para analizar que factores tienen un efecto significativo en la

conductividad estomática. En *S. praecox* se encontró que  $g_s$  es modificada por la DPV, Th y RFA mientras que  $g_s$  en *D. viscosa* fué significativamente afectada por Ta, DPV y  $\psi_f$ . Cabe mencionar que en esta especie solo con valores menores a  $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  la RFA resultó ser importante. De manera que cada especie presentó un comportamiento estomático en respuesta a las diferentes variables de acuerdo a sus características, las cuales les permiten sobrevivir durante la época seca en el Pedregal de San Angel.

## 1. INTRODUCCIÓN

El agua es uno de los factores más importantes para la sobrevivencia de las plantas, la variación en su suministro determina en parte los tipos de vegetación y su fisonomía, así como la distribución continental y local de las especies (Steward, *et al.*, 1986; Tinoco-Ojanguren, 1986).

La importancia ecológica del agua se debe a su papel fisiológico (Kramer, 1974; Steward *et al.*, 1986), por lo que el conocimiento de las características intrínsecas de las especies vegetales y su relación con el uso del agua en condiciones naturales nos permite entender de una forma más profunda la distribución de las mismas en diferentes sitios, muchos de los cuales resultan de interés particular. Tal es el caso de la Reserva del Pedregal de San Angel (México, D. F), en donde se presenta una marcada estacionalidad de la precipitación que implica la disponibilidad de agua solo en cierta parte del año. Esto con el tipo de suelo (litosol) y la heterogeneidad microambiental que se presenta por lo irregular de la topografía, favorecen el establecimiento de una gran diversidad de especies vegetales, de modo que podemos encontrar especies caducifolias cuyo follaje lo pierden durante el periodo seco reduciendo la pérdida de agua cuando la demanda evaporativa es alta, así como también es común encontrar especies perennes y anuales (Rojo, 1994).

Además de las características morfológicas y fisiológicas que permiten que las plantas mantengan un estado hídrico con el cual puedan sobrevivir, la función estomática tiene un papel importante en la regulación de la salida de agua (Devlin, 1982; Bidwell, 1993). Por otro lado los factores ambientales afectan la apertura y el cierre estomático, lo cual involucra no solamente modificaciones en el estado hídrico sino también en el proceso de la fotosíntesis (Fitter y Hay, 1987; Barceló *et al.*, 1988; Bidwell, 1993). Se ha demostrado que el grado de apertura estomática cambia a lo largo del día y a través de las estaciones del año en respuesta a factores ambientales tales como temperatura, radiación y humedad relativa y a factores de la planta como la edad de la hoja, el estado nutricional y los ritmos endógenos (Méndez-Castrejón y Arreola-Rodríguez, 1985; Salisbury y Ross, 1985; Ray, 1988; Jones,

1992). Por lo tanto resulta interesante conocer cuales son los posibles mecanismos que las especies vegetales presentan para aprovechar el agua y sobrevivir durante los periodos secos.

Esta investigación forma parte del proyecto "Uso del agua por la vegetación de un matorral xerófilo que se desarrolla en un litosol de la subcuenca de México: Reserva del Pedregal de San Angel" que tiene como objetivo principal el conocer la influencia de los periodos húmedos y secos en el funcionamiento de este ecosistema. Dado que se carece de estudios sobre el uso del agua en las diferentes especies de la Reserva del Pedregal, este trabajo servirá como antecedente para posteriores investigaciones ecofisiológicas que permitan entender el aprovechamiento del agua no sólo en las diferentes especies en particular sino en toda la comunidad vegetal.

## OBJETIVOS

### Objetivo General:

- Analizar el comportamiento estomático estacional de *Senecio praecox* y *Dodonaea viscosa* en condiciones naturales.

### Objetivos particulares:

- (a) Determinar para ambas especies el microclima constituido por la radiación fotosintéticamente activa, la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja y la temperatura del aire.
- (b) Determinar el potencial hídrico foliar en cada especie.
- (c) Analizar el efecto de la radiación fotosintéticamente activa, la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja, la temperatura del aire, el potencial hídrico foliar y la temperatura de la hoja en la conductividad estomática de ambas especies.

### 3. ANTECEDENTES

#### 3.1. El agua en el ecosistema

La forma en que se presenta el agua en un ecosistema natural, es a través de la precipitación pluvial. Esta precipitación puede ser en forma líquida (lluvia, llovizna, rocío o niebla) o en forma sólida (nieve o granizo). De cualquier forma, la precipitación tiene un papel importante en la naturaleza del ecosistema ya que modifica las condiciones de humedad y como consecuencia afecta los sistemas biológicos (Torres, 1983).

De la precipitación que cae sobre la superficie terrestre una parte se origina por condensación del vapor de agua que llega a la atmósfera proveniente de la evaporación de los terrenos o de la transpiración de las plantas. Sin embargo, la mayor cantidad de precipitación es originada por la evaporación de las grandes masas de agua líquida como los océanos y los lagos y que varía en el espacio (entre regiones) y en el tiempo (estacional e interanual) (Daubenmire, 1979; Torres, 1983).

El agua precipitada puede ser retenida por el suelo o interceptada por la vegetación de tal forma que escurre por las ramas, tallos, hojas y troncos (precipitación efectiva) o bien se evapora antes de llegar al suelo (Barradas, 1994).

Una vez en el suelo el agua puede escurrir superficialmente, o bien puede infiltrarse impregnando al suelo hasta su máxima retención (capacidad de campo) antes de responder a la gravedad y penetrar más, de tal forma que llega hasta el manto freático, constituyendo el agua del subsuelo formando depósitos de agua libre (manantiales) (Billings, 1968; Daubenmire, 1979).

Por otra parte, las plantas utilizan para subsistir la fracción capilar del agua, que se refiere a las capas de agua formadas por tensión superficial entre las partículas del suelo. Así, es absorbida por las raíces, continuando por los conductos xilemáticos para salir a la atmósfera por transpiración a través de los estomas de las hojas principalmente, y dar

continuidad al ciclo hidrológico (Billings, 1968; Odum, 1972; Kramer, 1974; Barradas, 1994; Pérez y Martínez-Laborde, 1994).

La distribución de la vegetación sobre la Tierra está influenciada más por la disponibilidad de agua que por cualquier otro factor ambiental excepto quizás por la temperatura (Steward *et al.*, 1986).

De esta manera, las plantas que se ubican en un sitio determinado presentarán características morfológicas y fisiológicas propias que les permitirán competir y establecerse. De ahí la importancia de estudiar sitios como la Reserva del Pedregal de San Angel con un sustrato de litosol y suelo muy poco desarrollado en donde la distribución y disponibilidad de agua juegan un papel esencial en el funcionamiento de la comunidad. Por lo tanto, es muy importante el estudio del aprovechamiento del agua por las plantas.

### **3.2. El agua en las plantas**

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

Casi todas las sustancias orgánicas del protoplasma ya sean carbohidratos, proteínas y/o ácidos nucleicos están hidratados en su estado natural (Sutcliffe, 1979), además las células vegetales están rodeadas por una película superficial continua de agua de manera que facilita la entrada y el movimiento de las sustancias disueltas (Barceló *et al.*, 1988) por lo que, en ella podemos encontrar gases, iones y otros solutos.

La pérdida de agua en los tejidos de las plantas tiene varios efectos entre ellos puede notarse la reducción en el potencial hídrico el cual se define como la capacidad que tiene el

agua desde el punto de vista termodinámico, para realizar una función (Larqué-Saavedra & Trejo, 1990), en este caso para realizar un trabajo, esto implica una concentración de solutos (Steward *et al.*, 1986) y por otra parte se ha observado también que las células pierden su forma y estructura cuando disminuye su contenido de agua.

### 3. 3. El flujo del agua en el continuo suelo-planta-atmósfera.

Se ha dado el valor de cero al potencial hídrico del agua pura, por lo que el valor de potencial del agua en todos los tejidos vegetales está casi siempre por debajo del cero y por lo tanto en valores negativos. El potencial hídrico para el caso de los vegetales es la diferencia del potencial químico entre el agua pura y el agua en las células a la misma temperatura y es determinante como medida de la fuerza conductora del agua, es decir es el que provoca que el agua se mueva dentro de la planta en respuesta a un gradiente de difusión (Salisbury y Ross, 1985; Gutiérrez *et al.*, 1994b).

En las plantas el potencial hídrico está formado por el potencial osmótico ( $\psi_{\pi}$ ), potencial de turgencia ( $\psi_t$ ), y el potencial matricial ( $\psi_m$ ) principalmente (Larqué-Saavedra y Trejo, 1990).

El potencial osmótico está determinado por la cantidad de partículas disueltas en el agua, ya sean iones o moléculas sin importar el tipo de carga, por lo que un potencial osmótico más negativo representa una disminución en el potencial del agua, debido a esas sustancias presentes en solución (Aguilera y Martínez, 1986; Santos y Ochoa, 1990).

El potencial de turgencia es la presión ejercida por la pared celular y es conocida también como potencial de presión y a diferencia del potencial osmótico y el potencial mátrico, el potencial de turgencia es positivo. El potencial de presión incrementa el potencial hídrico en una célula vegetal debido a la presión ejercida por el protoplasto (Aguilera y Martínez, 1986; Fitter y Hay, 1987; Gutiérrez *et al.*, 1994b).

Por otra parte, el potencial matricial expresa de acuerdo con Sutcliffe (1979) la afinidad adsorptiva del agua a las sustancias coloidales o bien es considerada también como la atracción entre las moléculas del agua y la matriz celular.



La determinación del potencial hídrico en una planta da idea de la cantidad de agua o el estado hídrico que presenta el organismo en ese momento, además de establecer la tendencia del movimiento del agua en el sistema.

La transpiración es el flujo de vapor de agua que va desde la raíz y sale hacia la atmósfera a través de los estomas (Barradas, 1994), a través de estructuras como lenticelas y de la cutícula de las hojas (Salisbury y Ross 1985, Larqué-Saavedra y Trejo, 1990); la cantidad de agua que absorbe la planta y la que puede salir por transpiración tienen un papel importante ya que, la relación entre ambas determina la cantidad de agua presente en los tejidos vegetales necesaria para que se realicen todas las funciones.

De tal manera que el estado hídrico de una planta, está determinado principalmente por el intercambio de agua con su ambiente (Kramer, 1974; Salisbury y Ross, 1985; Larqué-Saavedra y Trejo, 1990; Lira, 1994). En las plantas terrestres, casi la totalidad del agua extraída del suelo circula a través de la planta antes de evaporarse en la atmósfera, dejando en las células las sales minerales disueltas en agua (Weier *et al.*, 1980; Fitter y Hay, 1987).

Bidwell (1993) menciona que la transpiración es provocada por un gradiente de potencial químico, de tal forma que el potencial de succión actúa como una fuerza para que se dé el movimiento del agua a través de la planta. El agua fluye de un sitio donde el potencial de hídrico es mayor a donde es menor (Ray, 1988), así cuando se realiza la evaporación del agua en las células de las hojas éstas pierden turgencia y el potencial hídrico disminuye de tal forma que se crea una diferencia de potencial hídrico entre las células de las hojas y el xilema ocasionando que el agua que se encontraba en estos conductos suba a las hojas. Si la demanda continúa, la planta absorberá agua por medio de sus raíces para mantener este continuo. El agente energético de esta circulación es la energía solar que llega a las hojas y evapora el agua de las células del mesófilo y posteriormente dicho vapor de agua sale por los estomas (Cruziat y Tyree, 1990).

La velocidad del flujo de agua varía considerablemente dependiendo de la especie y es inversamente proporcional a la suma de resistencias (raíz-tallo-ramas-hojas) en el trayecto del

agua (Larqu -Saavedra & Trejo, 1990; Jones, 1992) adem s es importante considerar que si no existe agua disponible en el suelo, el proceso de tanspiraci n se interrumpe.

El flujo del agua a trav s de la planta impulsado por la transpiraci n suministra un sistema transportador de minerales desde el suelo (Bidwell, 1993), aunque Salisbury y Ross (1985), mencionan que la transpiraci n no es fundamental para que se realice dicho transporte de minerales ya que muchas plantas que carecen de hojas por cierto tiempo, no dejan de tener un suministro de los nutrimentos en su tallo.

La transpiraci n contribuye al balance t rmico de la hoja (Devlin, 1982; Salisbury y Ross 1985; P rez y Mart nez-Laborde, 1994) ya que la evaporaci n de agua consume necesariamente una cantidad de energ a ( $2.45 \text{ kJg}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$  a  $20^\circ\text{C}$ ) evitando as  que la planta se sobrecaliente.

La absorci n de agua consiste en su desplazamiento desde el suelo hasta la ra z y constituye la primera etapa del flujo h drico en el sistema continuo suelo-planta-atm sfera. Esta absorci n s lo ocurrir  de manera espont nea si el potencial h drico de la ra z es menor que el potencial h drico del suelo (Sutcliffe, 1979; Bidwell, 1993; P rez y Mart nez-Laborde, 1994).

Las ra ces absorben el agua del suelo principalmente por la regi n pilifera, esta zona est  densamente poblada por "pelos" absorbentes, de manera que estos incrementan el  rea de contacto entre la ra z y el suelo (Sutcliffe, 1979) aumentando tambi n la probabilidad de absorci n dado que pueden introducirse en espacios del suelo de muy poco di metro.

La direcci n que el agua sigue es centr peta para poder llegar a los conductos xilem ticos y el movimiento es causado por la diferencia de potencial h drico entre el cortex de la ra z y el xilema. El agua puede fluir por los protoplastos del tejido cortical de la ra z o por las paredes celulares y por los espacios intercelulares de estos mismos tejidos. Es importante mencionar que existe una capa de c lulas en la capa m s interna del cortex de la ra z que se denomina endodermis,  stas c lulas caracter sticamente no presenta espacios intercelulares, adem s sus paredes tienen un dep sito de suberina que constituye lo que se conoce como banda de Caspary, esta banda bloquea la v a apopl stica (espacios celulares y paredes

celulares) por lo que el flujo se desvía y penetra por el citoplasma de las células endodérmicas (Kramer, 1974; Bidwell, 1993).

Posteriormente el agua sube por el xilema, que es un tejido que además de dar sostén a la planta es por donde circula el agua con iones y moléculas disueltas que provienen de la raíz (Cruziat y Tyree, 1990).

Por mucho tiempo se pensó que la presión radical era responsable del flujo de agua que llega hasta las hojas ya que constantemente se están liberando iones al xilema, de modo que la solución en los vasos xilemáticos se concentra creando una diferencia de potencial osmótico entre el suelo y la planta lo que ocasiona que el agua circule en este sentido (Ray, 1988; Larqué-Saavedra y Trejo, 1990).

Posteriormente se dio aceptación a la teoría propuesta por Dixon y Joly, en 1895 que después es reforzada por Dixon en 1924 (Rojas, 1972), dicha teoría explica que el agua sube hasta las hojas debido principalmente a las diferencias de potencial hídrico entre la atmósfera, la raíz y el suelo. Además de que la columna de agua en el xilema se sostiene por fuerzas de adhesión las cuales se generan por las dimensiones capilares de los vasos y por las fuerzas cohesivas de las moléculas del agua que soportan tensiones muy negativas (desde -3.0 hasta aproximadamente -30 MPa), (Lira, 1994), dicha tensión se transmite por el sistema hidrodinámico desde las raíces, donde el potencial hídrico es reducido y provoca la afluencia del agua desde el suelo. Los componentes morfofisiológicos que regulan en parte la transpiración de las plantas se encuentra en las hojas. Los elementos principales de la hoja que tienen que ver con este proceso son la cutícula y los estomas los cuales forman parte de la epidermis (Rojas, 1972; Salisbury y Ross, 1985; Steward *et al.*, 1986).

Los estomas son poros formados por dos células llamadas oclusivas ó células guarda, que a diferencia de otras células epidérmicas, contienen cloroplastos, poseen un engrosamiento en las paredes adyacentes y también presentan bandas engrosadas que forman una trama hacia el exterior desde el poro u ostiolo, impidiendo el agrandamiento transversal (Bidwell, 1993; Salisbury y Ross, 1985). Algunas veces también se presenta otro tipo de células epidérmicas cuyo aspecto es distinto a las demás y se conocen como células

acompañantes, subsidiarias o accesorias (Devlin, 1982). Cabe mencionar que algunos autores prefieren manejar el término de aparato estomático como el conjunto de las células guarda y al poro que forman.

Los estomas son las puertas de intercambio entre el medio externo y el medio interno de la hoja, importantes porque es a través de ellos por donde pasan los gases involucrados en la fotosíntesis y la transpiración (Pemadasa, 1979). Dichos poros son distinguidos de otros poros tales como los hidatodos y las lenticelas por su capacidad de movimiento que les permite abrirse y cerrarse, se presentan más frecuentemente en las hojas, aunque también pueden localizarse en los tallos, frutos y partes de inflorescencias (Jones, 1992).

Al parecer cada milímetro cuadrado de la superficie foliar en especies herbáceas tiene aproximadamente 175 estomas, y el número puede ser diez veces mayor (Salisbury y Ross, 1985) en especies leñosas tropicales y varía entre individuos y especies. Generalmente la densidad estomática es más alta en el lado abaxial que en la parte adaxial de la epidermis de la hoja, excepto en las gramíneas donde la densidad es mas o menos igual en ambas superficies (Pemadasa, 1979).

Los estomas se abren cuando el agua difunde por ósmosis al interior de las células oclusivas desde las células epidérmicas cercanas, éstas pueden ser células epidérmicas indiferenciadas o células subsidiarias especializadas (Bidwel, 1993). Pemadasa (1979) observó que la cantidad de almidón y la concentración de potasio presente en las células estomáticas está asociada a la apertura y cierre de los estomas, encontrándose un menor contenido de almidón en las células guarda cuando los estomas están cerrados y una mayor concentración de potasio cuando los estomas están abiertos.

A pesar de que exista la difusión del vapor de agua a través de la cutícula, la mayor salida es a través de los estomas y por lo tanto juegan un papel más importante en la economía del agua en las plantas.

Así, el movimiento estomático es un factor determinante en el estado hídrico de las plantas; una medida de la velocidad con que el vapor de agua se difunde desde la cavidad

subestomática hacia la atmósfera es denominada conductividad estomática y está condicionada por el movimiento de los estomas que regulan la apertura de estos.

La conductividad estomática está dada por el control que ejercen los estomas y que por consiguiente modifican las tasas de transpiración.

### 3.4 Factores que regulan la conductividad estomática

#### 3.4.1 Luz

Normalmente los estomas se abren en respuesta a la luz y se cierran en la oscuridad (Bidwell, 1993; Jones, 1994) por consiguiente se abren en general durante el día y se cierran durante la noche, sucediendo lo contrario con las plantas que presentan metabolismo ácido crasuláceo (Meyer *et al.*, 1976).

La cantidad de luz necesaria para lograr una apertura de los estomas varía según las especies y se ha visto que la luz azul (longitud de onda de entre 340 y 460 nm) tienen diez veces más efecto sobre los estomas en comparación con la luz roja (longitud de onda de entre 630 y 680 nm) y se observa nada o una ligera respuesta con la luz verde (Mansfield, 1971; Devlin, 1982; Salisbury y Ross, 1985).

Raschke (1975) y Pemadasa (1979) mencionan que la apertura estomática está controlada por la concentración de  $\text{CO}_2$  en la cavidad estomatal, sobre todo en las plantas MAC (metabolismo ácido crasuláceo) además señalan que en la oscuridad la concentración de  $\text{CO}_2$  intracelular está más elevada que la concentración intercelular y en presencia de luz es lo contrario. Así, la luz controla la apertura estomática por la reducción de la concentración de este gas.

La luz interviene en mecanismos activos de membrana que expulsa protones ( $\text{H}^+$ ) hacia afuera de la célula oclusiva, posibilitando por lo tanto la entrada de iones potasio ( $\text{K}^+$ ) y cloro ( $\text{Cl}^-$ ) (Lira, 1994).

Raschke (1975) y Steward *et al.*, (1986) observaron que cuando los estomas se abren las células presentan altos niveles de  $K^+$ , aunque esto ya había sido observado por Fisher y T. C. Hsiao en 1986 citados en Salisbury y Ross (1985) quienes concluyeron que la concentración de  $K^+$  se veía incrementada cuando las células recibían luz.

A la luz en presencia de una elevada concentración de  $CO_2$  en el aire, se realiza la fotosíntesis en los cloroplastos de las células estomáticas: el producto final de la fotosíntesis es la glucosa. Una concentración de glucosa incrementada eleva la presión osmótica interna de las células estomáticas y los ostiolos se agrandan.

En la oscuridad la fotosíntesis cesa y la glucosa se convierte en almidón soluble. Por lo tanto, la presión osmótica interna de las células oclusivas disminuye por lo que los ostiolos se cierran, la enzima que permite la transformación de la sacarosa en almidón es una fosforilasa (Mazliak, 1976).

#### **3.4.2. Temperatura**

La respuesta de la conductividad estomática a la temperatura ha sido tema de gran controversia, pero generalmente los experimentos muestran que cuando se mantiene constante la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja llega un óptimo de temperatura en que la conductividad se ve favorecida.

La temperatura también está influyendo en conjunto con la concentración de  $CO_2$  que en general favorece la apertura estomática, porque al estimular la fotosíntesis, la concentración de  $CO_2$  de los espacios intercelulares se mantendrá baja, pero si es superior a  $30\text{ }^\circ\text{C}$  estimulará en mayor medida la respiración, con lo que la concentración de  $CO_2$  aumentará provocando el cierre estomático (Mansfield, 1971; Pérez y Martínez-Laborde, 1994) y generalmente al incrementar la temperatura se abren los estomas mientras el agua no sea limitante (Bidwell, 1993).

Temperaturas altas (40 a 45 °C) generalmente promueven el cierre estomático y esto puede deberse al incremento de la respiración como ya se explicó. Sin embargo, en algunas plantas adaptadas al desierto, las temperaturas altas causan que los estomas se abran en lugar de cerrarse (Meyer *et al.*, 1976; Lira, 1994).

Como ejemplo Schulze *et al.* (1972) encuentran que en cuatro especies del desierto y en *Prunus armeniaca* la resistencia estomática disminuía al incrementarse la temperatura entre 30 y 40 °C, mientras que en especies tropicales Fanjul y Barradas (1985) encuentran que la temperatura a la que se abren los estomas está entre los 25 y 30 °C.

Finalmente Jones (1992) menciona que, si bien es cierto que la apertura estomática se incrementa cuando la temperatura aumenta, es posible que exista un rango y un valor óptimo de ésta, en la que la apertura de los estomas se presenta y de acuerdo con Mansfield (1971) dependerá de las características de cada planta.

### 3.4.3. Humedad relativa

El contenido de agua o humedad del aire tiene un efecto muy marcado sobre la transpiración porque modifica el gradiente bajo el cual se difunde el vapor de agua, así mismo la temperatura afecta enormemente la presión de vapor de agua necesaria para saturar el aire.

Es importante aclarar que el valor de humedad relativa está relacionado con el valor de presión de vapor a cierta temperatura, por lo que la humedad relativa es una expresión de la relación que existe entre la presión de vapor de agua en ese momento y la presión de vapor de una atmósfera saturada a la misma temperatura (Devlin, 1982). También es común el término de déficit de presión de vapor (dpv) que se define como la cantidad de vapor de agua que le falta al aire para saturarse, por lo que a mayor dpv menor humedad (Barradas, 1994).

En general se considera que la atmósfera interna de una hoja (espacios intercelulares) está completamente o casi saturada mientras que la atmósfera externa está en condiciones

de insaturación, de tal forma que se presenta un gradiente de presión de vapor o una diferencia de presión de vapor (DPV) entre las dos atmósferas, por lo tanto el vapor de agua difundirá a través de los estomas, desde la zona de presión más elevada a la zona de menor presión (Meyer *et al.*, 1976; Devlin, 1982). Cuanto más pronunciado sea el gradiente de presión de vapor, con mayor rapidez tendrá lugar la transpiración.

Se tenía la idea a principios de 1970 de que la humedad relativa no representaba ninguna influencia sobre los estomas, sin embargo actualmente se sabe que estas estructuras en muchas especies se cierran en respuesta al incremento en la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja superando un nivel crítico (Salisbury y Ross, 1985; Jones, 1992).

Warrit *et al.* (1980) trabajaron con plantas de manzana y encontraron que la apertura estomática era mayor si se presentaba una diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja de 1.5 kPa, pero conforme se incrementó esta diferencia, la conductividad y por lo tanto la apertura estomática también disminuyó.

Por otro lado en un estudio realizado por Fanjul y Barradas (1985) en dos especies deciduas tropicales (*Coccoloba liebmanni* Lindau y *Jacquinia pungens* A.) encontraron diferencias de sensibilidad a la DPV entre ellas, siendo la segunda más sensible, pero en general las dos mostraron una tendencia a cerrar sus estomas cada vez que se incrementaba el valor de la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja.

Dependiendo de que especie se trate, de las condiciones de crecimiento de la planta, así como del estado hídrico será la magnitud en la respuesta estomática (Jones, 1992).

#### **3.4.4. Estado hídrico de la planta**

Si las pérdidas de agua por transpiración no pueden ser compensadas por la absorción, llegará un momento en que las propias células oclusivas pierdan turgencia y el estoma se cierre (Pérez y Martínez-Laborde, 1994). Por lo que es bien conocido que la conductividad tiende a disminuir cuando las plantas están sujetas a la sequía, pero siempre ha habido



opiniones controversiales, por un lado, Turner *et al.* (1978) citados en Lange *et al.* (1982) establecieron que el estoma no responde a cambios de potencial hídrico de la planta sino hasta que se alcanza un nivel crítico, en contraste a Jones y Rawson (1979) citados en Lange *et al.* (1982) encontraron al trabajar con sorgo que la conductividad estomática disminuye conforme el potencial hídrico se ve decrementado.

La reducción en el volumen total del agua en la planta da como resultado la disminución del volumen acuoso de cada célula individual. De esta manera la disminución de agua en las células de las hojas (marchitamiento "incipiente") (Meyer *et al.*, 1976) genera una disminución en la apertura estomática, aunque cabe señalar que Bidwell (1993) considera que los estomas se cierran mucho antes de que se de cualquier síntoma de marchitez.

Por otra parte, la disminución en el volumen celular está indicando una disminución del potencial hídrico de la hoja, aunque a veces, de acuerdo con Jones (1992) la apertura estomática es relativamente insensible al potencial hídrico, de tal forma que puede aumentarse la apertura del estoma aunque el potencial hídrico en la hoja sea bajo. Experimentando con *Helianthus annuus* y *Nerium oleander* se observó que la apertura estomática era más bien influenciada por la humedad del suelo más que por el potencial hídrico de la hoja.

La importancia del estado hídrico de las plantas es fundamental para provocar la apertura o cierre estomático. Salisbury y Ross (1985) piensan que este factor es quizás más importante que la luz y el  $\text{CO}_2$ .

### **3.5. Características morfológicas y fisiológicas como respuesta al déficit hídrico.**

En los distintos hábitats terrestres del planeta se presenta una gama de tipos de sequía, tanto en frecuencia como en duración, así las plantas se han adaptado a los diferentes ambientes, desarrollando una diversidad de mecanismos de resistencias a esta presión ambiental. Los mecanismos de resistencia a la sequía pueden ser de naturaleza fenológica, morfológica, bioquímica y/o fisiológica que permite a las plantas sobrevivir al déficit hídrico, ya

sea manteniendo los potenciales altos o tolerando la disminución de estos (Daubenmire, 1979; Jones, 1992).

Primero es importante decir que la sequía según Daubenmire (1979) es definida como la restricción en el suministro de agua (por ejemplo: la disminución en la lluvia o al pobre almacenamiento del agua por el suelo) y/o el aumento de la pérdida de agua (resultado de la demanda evaporativa) que tiende a reducir la productividad de la planta. Las diferentes especies vegetales pueden escapar a la sequía, evadirla o tolerarla (Salisbury y Ross, 1985; Santos y Ochoa, 1990; Jones, 1992).

Las especies que escapan a la sequía son aquellas cuyo ciclo de vida termina antes de que se inicie la época seca. Por otra parte las que evaden el déficit hídrico o presentan un aplazamiento a la desecación mantienen sus tejidos hidratados y por consiguiente presentan potenciales hídricos altos, finalmente las plantas que toleran o enfrentan la sequía presentan habilidad para sobrevivir y reproducirse en ambientes relativamente secos cuando sus tejidos están deshidratados y por lo tanto sus potenciales hídrico son bajos (Taiz y Zeiger, 1991; Jones, 1992).

### **3.5.1. Plantas que escapan a la sequía**

Estas plantas crecen y se desarrollan en la época húmeda. Como ejemplo se encuentran las plantas efímeras anuales que como ya se mencionó completan su ciclo de vida en un periodo muy breve, no tardan en desarrollarse alcanzando su madurez, florecen y liberan sus semillas.

### **3.5.2. Plantas que evaden la desecación o presentan un aplazamiento a la deshidratación.**

Podemos encontrar diferentes mecanismos con los cuales las plantas evaden el estrés hídrico tales como conservar el agua o bien efficientizar la toma de este líquido.

#### **3.5.2.1. Conservar el agua.**

Es característico que muchas plantas conserven el agua por un periodo de tiempo largo, por ejemplo: las plantas suculentas. Esta característica se da como resultado de la proliferación de las células en las regiones parenquimatosas, acompañadas de la dilatación de la vacuola y de la disminución en los espacios intercelulares, así acumulan agua durante los periodos de lluvia. Ahora bien, esta suculencia puede presentarse en las raíces, en los tallos o en las hojas.

Otras características que pueden presentar las plantas para conservar el agua son la presencia de una cutícula muy gruesa, de manera que se disminuye la transpiración cuticular. El presentar una superficie muy cutinizada de las hojas que por lo general es brillante refleja mucho la insolación, por lo tanto su importancia teórica radica también en la disminución de la transpiración por medio de la reducción de la absorción de calor bajo una insolación muy intensa. Por otra parte la reducción en el tamaño de las hojas disminuye la superficie total de transpiración (Fitter y Hay, 1987; Taiz y Zeiger, 1991; Jones, 1992).

La presencia de estomas hundidos así como la gran cantidad de tricomas ayudan en la conservación del agua, ya que los "pelos muertos" sobresalientes en la superficie de las hojas mantienen las corrientes de aire muy por encima de los estomas, sin embargo algunos experimentos han demostrado que la eficacia de la pubescencia en la disminución de la transpiración puede ser insignificante (Daubenmire, 1979; Fitter y Hay, 1987; Ray, 1988; Santos y Ochoa, 1990; Jones, 1992).

Los arbustos pueden dejar caer un grupo de hojas durante la estación de sequía, reduciendo su superficie de transpiración aproximadamente en una tercera parte, de lo que

sería con el total de las hojas. Algunos otros arbustos presentan dimorfismo foliar, esto es, producen hojas grandes durante la estación lluviosa y hojas pequeñas durante la estación seca (Santos y Ochoa, 1990) y otro mecanismo que se observa en plantas de zonas áridas es el cambio de ángulo de las hojas con respuesta a la luz solar.

### **3.5.2.2. Eficiencia en la toma de agua.**

Muchas plantas presentan una penetración rápida y profunda de sus raíces, y aquí están consideradas plantas que crecen donde el suelo se seca más allá de unos cuantos decímetros. Por otro lado sus sistemas radiculares son muy desarrollados, de tal manera que pueden penetrar profundamente para alcanzar el agua (Daubenmire, 1979; Fitter y Hay, 1987; Jones, 1992) y que se clasifican empíricamente como freatofitas.

### **3.5.3. Plantas que enfrentan o toleran la desecación.**

Podemos encontrar dentro de esta clasificación a las plantas que osmoregulan y a las plantas que presentan ciertos compuestos que les ayudan a tolerar el déficit hídrico.

#### **3.5.3.1. Mantenimiento de la turgencia.**

La acumulación de las moléculas del soluto dentro de las células vegetales durante episodios de estrés hídrico que da como resultado una parcial o completa turgencia es definida como ajuste osmótico. Por lo tanto el mantenimiento de la turgencia en las plantas se lleva a cabo por medio de la osmoregulación, que se realiza dentro de las células por medio de la captación, la producción o la salida de solutos (Santos y Ochoa, 1990; Jones, 1992) hasta que la presión osmótica intracelular se iguala con la del medio externo.

Algunas plantas xerófitas que tienen alto contenido hídrico durante la sequía, utilizan una variedad de mecanismos, muchos de los cuales están relacionados con su anatomía o

con su sistema radicular más que a su fisiología interna, para mantener su contenido hídrico (Maynard y Orcutt, 1987).

### **3.5.3.2. Presencia de compuestos tolerantes a la desecación.**

La tolerancia que pueden presentar muchas plantas involucra la habilidad para mantener su estructura y su fisiología íntegra durante la sequía, o bien puede involucrar la habilidad para reparar daños rápidamente.

Existen algunos solutos que protegen a las proteínas citoplasmáticas y las membranas celulares de la desecación, tales compuesto pueden ser azúcares ó aminoácidos (Jones, 1992). La prolina por ejemplo además de funcionar como un soluto osmoregulador ayuda a mantener la estructura y la estabilidad de las proteínas, permitiendo su funcionalidad aunque exista un déficit hídrico, aunque también es importante mencionar que en algunas plantas la prolina no tiene nada que ver con la tolerancia a la sequía (Gutiérrez *et al.*, 1994b).

## 4. MATERIALES Y METODOS

### 4.1. Zona de estudio

El presente trabajo se realizó en la Reserva Ecológica de "El Pedregal de San Angel" de la Universidad Nacional Autónoma de México, localizada a los 19° 19' N y 99° 11' O, en Ciudad Universitaria, al sur de la ciudad de México, a una altitud aproximada de 2300 m.s.n.m (Fig. 1)

El área total de la Reserva es de 124.5 ha. (Rojo, 1994), siendo la reserva la última muestra de la vegetación natural del Pedregal de San Angel, la cual se encuentra ubicada en una comunidad denominada por Rzedowski (1954) como *Senecionetum praecocis*, un matorral xerófilo.

#### 4.1.1 Temperatura

La Reserva del Pedregal presenta una temperatura media de 15.5 °C con variaciones extremas de 29.5 °C en abril y -1.1 °C en enero (Sánchez-Huerta, 1990). Se distingue una época de temperaturas más elevadas en marzo, abril y mayo antecedida por una época relativamente fría en diciembre, enero y febrero.

#### 4.1.2. Precipitación

En este sitio se presenta una precipitación pluvial promedio de 870.2 mm anuales, con límites de 814.7 y 925.7 mm, caracterizados por una marcada estacionalidad, (Sobren y Jiménez, 1991).

El patrón de precipitación presenta una estacionalidad muy marcada, la época de lluvias se inicia en forma moderada en mayo y tiene un máximo entre junio y septiembre y

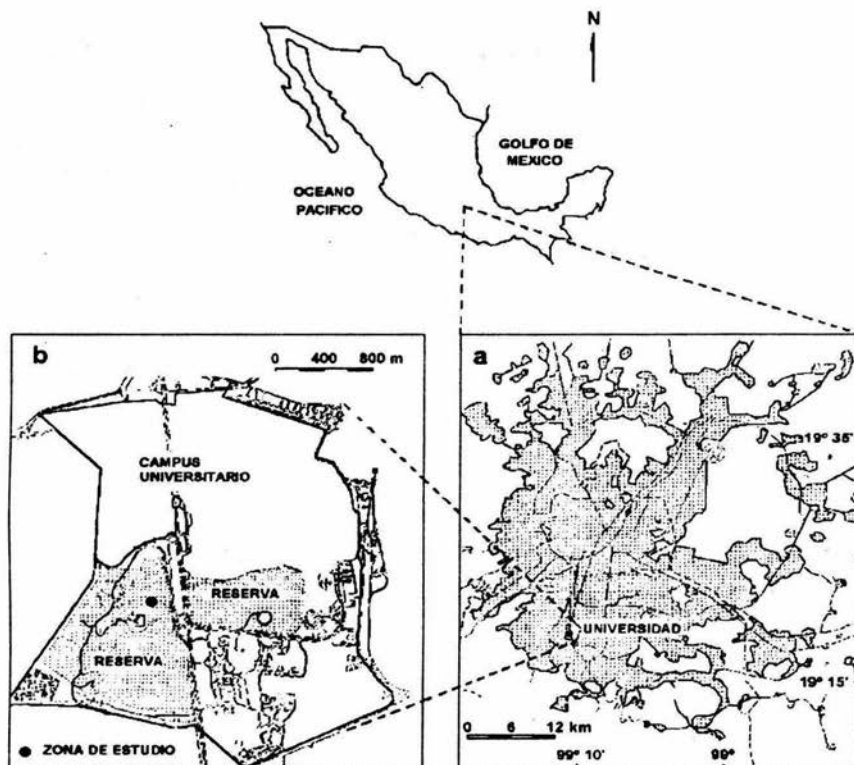


Fig. 1 Localización de la Universidad Nacional Autónoma de México (a) donde se ubica la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y la zona de estudio (b)

casi el 93% de dicha precipitación se presenta de mayo a octubre. En noviembre la precipitación desciende notablemente y a partir de este mes hasta abril corresponde la época de sequía con el 7% de la precipitación de todo el año (Sánchez- Huerta, 1990).

#### 4.1.3. Sustrato

El sustrato en la reserva es rocoso originado por las erupciones del volcán Xitle, que ocurrieron aproximadamente hace 2500 años, que al enfriarse formaron una superficie irregular constituida por fragmentos torcidos, vesicularidades, oquedades, derrames masivos y cavidades (Enciso de la Vega, 1979).

También hay fracturas con una abertura superficial que puede alcanzar los 2 m de ancho, con longitudes de 40 m. Otras características del suelo citadas por Rzedowski (1954), tales como una textura arenosa-limosa y pobreza en nitrógeno y fósforo sugieren un ambiente desfavorable para el crecimiento vegetal, y aunque existe muy poco suelo formado (litosol) esto puede ser compensado por la existencia de una gran cantidad de materia orgánica.

La topografía heterogénea provocó que las tasas de acumulación de suelo por agentes eólicos y pluviales, y más tarde orgánicos, no fueran iguales en todos los sitios, así la tasa de formación de suelo es más rápida en grietas y hoyos (Rojo, 1994).

#### 4.1.4. Vegetación

La vegetación en la zona de El Pedregal de San Angel corresponde a una comunidad de 1 a 3 m de altura, de aspecto muy peculiar por la fisonomía de las especies arbustivas dominantes (*Senecio praecox*, *Verbesina virgata*). Presenta además un estrato herbáceo bien desarrollado, un arbustivo ligeramente menos importante y pocos elementos arbóreos, representados principalmente por el género *Buddleia* (Rzedowski, 1986).



A pesar del sustrato rocoso y por consiguiente del poco suelo formado existe una alta riqueza florística, que se debe principalmente a la topografía, la que permite una gran diversidad de microambientes, los cuales a su vez permiten el establecimiento y desarrollo de especies con diferentes requerimientos ambientales.

La comunidad vegetal presenta actualmente 301 especies agrupadas en 61 familias con 254 géneros aproximadamente (Valiente-Banuet y de Luna, 1990). La fenología de la comunidad vegetal se caracteriza por un periodo de crecimiento vegetativo que comienza a fines de mayo y se ve incrementado en junio, julio y agosto, durante este lapso se ve aumentado el número de especies que reanudan su desarrollo, así como el volumen total de la vegetación y la cantidad de organismos en reproducción. En noviembre, diciembre y enero todavía se reproducen varias especies, a pesar de que la actividad vegetativa se restringe prácticamente a las leñosas y suculentas. De febrero a mayo se presentan muy pocas formas activas.

#### 4.2. Especies de estudio.

Se seleccionaron dos especies características de la zona: *Senecio praecox* D.C. y *Dodonaea viscosa* (L) Jacq., dado a la gran abundancia en esta comunidad.

*Senecio praecox* es también conocido como "palo loco" pertenece a la familia Compositae y abunda en suelos rocosos de suelo escaso (Rzedowski, 1986), es un arbusto caducifolio y puede alcanzar de 1 a 4 m de altura, sus tallos a menudo parten de la base y pueden alcanzar 10 cm de diámetro, su corteza es de color gris claro.

Sus hojas son hipoestomáticas y se encuentran aglomeradas en fascículos en los extremos de las ramas, pueden presentar peciolos de hasta 17 cm de largo, y sus láminas son frecuentemente ovadas subpalmatinerves de 2 a 18 cm de largo y de 2 a 10 cm de ancho, además son glabras en ambas superficies. La inflorescencia que presentan es en forma de cima corimbiforme, con un mechón de pelillos cortos en la base de los pedicelos y de las bracteolas. Las flores del disco son amarillas y tubulosas, las liguladas se encuentran

de 5 a 6, las del disco son tubulosas en número de 15 a 1, presentan aquenios glabros (Sánchez, 1976).

Carecen de hojas la mayor parte de la temporada seca y la floración se presenta entre marzo y abril (término de la época seca) y las hojas aparecen nuevamente cuando las flores se marchitan (Rzedowski y Calderón, 1985). Esta especie se localiza en varios sitios del Valle de México, siendo característica de la Reserva del Pedregal de San Angel (Rzedowski, 1986).

*Dodonaea viscosa* pertenece a la familia Sapindaceae. Es conocida también como "ocotillo" y es un arbusto de 1 a 5 m de altura, con las ramas glabras.

Sus hojas son anfiestomáticas, simples, lineares u oblongo-lanceoladas, con el peciolo corto, atenuados en la base, pero son agudas en el ápice, y pueden medir entre 3 y 12 cm de largo. Las flores son pequeños corimbos amarillentos. El fruto es capsular de color cobrizo, trialado, frecuentemente con una semilla. Además sus flores son unisexuales o polígamo-dioicas, actinomorfas. Es característico del género el presentar 4 sépalos, 8 estambres centrales, con los filamentos cortísimos, el ovario es tricarpelar, trilocular, con dos óvulos en cada cavidad. El fruto es capsular y membranoso y la floración se presenta de septiembre a octubre (Sánchez, 1976).

Esta especie además de encontrarse en la Reserva del Pedregal de San Angel se conoce en diferentes partes del país ya que es característica de corrientes de lava y suelos someros (Rzedowski, 1986).

#### 4.3. Medición de las variables ecofisiológicas.

Se realizaron mediciones de resistencia estomática ( $r_g$ ) en cinco hojas maduras de *Senecio praecox* y *Dodonaea viscosa* en dos individuos de cada especie en un sitio de la Reserva del Pedregal de San Angel. Inicialmente se realizaron mediciones en individuos de cuatro sitios diferentes pero no se encontraron diferencias significativas entre estos, por lo tanto, este experimento sólo se realizó en un sólo sitio. Las mediciones se llevaron a cabo

con un porómetro por difusión de estado estable (LI-1600, Licor, Ltd., Lincoln Nebraska, E.U.A.). La resistencia estomática se transformó a conductividad estomática ( $g_s$ ) mediante la relación  $g_s = 1/r_s$ . Las mediciones se realizaron en el envés de las hojas ya que *S. praecox* es una planta hipoestomática y *D. viscosa* presenta una proporción muy baja de estomas en la parte adaxial y los valores de las mediciones que se realizaron en el haz de las hojas fueron menores al 5% de los valores medidos en el envés.

La resistencia estomática se midió a través del día cada hora desde las 08:00 o 09:00 hora local (hl) hasta las 16 o 17:00 hl dependiendo de las condiciones climáticas. Las mediciones se realizaron del 13 de julio de 1996 (inicio de la época de lluvias) al 18 de Marzo de 1997 (mitad de la época seca) cuatro veces al mes, dos días consecutivos cada quince días, de manera que se abarcó el inicio de la época húmeda, el periodo de transición y la época seca.

Es importante mencionar que en ciertos días cuando las hojas se encontraban mojadas (por precipitación o rocío) la medición se iniciaba alrededor de las 11:00 hl (cuando las hojas estaban secas) con el fin de evitar datos erróneos.

También se realizaron mediciones del potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ), radiación fotosintéticamente activa (RFA), temperatura del aire ( $T_a$ ) y de la hoja ( $T_h$ ) y humedad relativa (HR) al mismo tiempo que la resistencia estomática.

El potencial hídrico se determinó con una cámara de presión (PMS, Corvallis, Oregón, E.U.A.) como la describió Turner (1981) en dos hojas por individuo cada hora (al mismo tiempo que se medían las demás variables en las cinco hojas de cada individuo). La radiación fotosintéticamente activa adyacente a la hoja se midió con un sensor cuántico (LI-190SB, LI-COR, Ltd., Lincoln, Nebraska, E.U.A.). La temperatura del aire y de la hoja se midieron con termopares muy finos. La humedad relativa se determinó con un sensor humicap (Vaisala, Helsinki, Finlandia), sensores que se encontraban instalados en el porómetro. La diferencia de presión de vapor hoja-aire se calculó de la siguiente ecuación descrita por Barradas (1994):

$$DPV = e_{sh} - HR e_{sa}$$

donde  $e_{sh}$  y  $e_{sa}$  son la presión de vapor a saturación de la hoja y del aire respectivamente y los valores de HR van de 0 a 1. La presión de saturación se calculó de acuerdo con la fórmula descrita por Barradas (1994):

$$e_s = 6.11 * 10^{(7.3T/237.3+T)}$$

donde  $e_s$  está dado en milibars y T es la temperatura de la hoja o del aire respectivamente.

Finalmente los datos se analizaron utilizando un análisis de varianza (anova; Zar, 1984) para determinar si la conductividad estomática y el potencial hídrico fueron diferentes tanto temporalmente como entre especies. Por otra parte para conocer que factores tuvieron mayor influencia en la conductividad estomática se hizo un análisis de regresión múltiple por selección de variables (stepwise variable selection; Zar, 1984). Este análisis consiste en relacionar cada variable independiente (RFA, DPV,  $T_a$ ,  $T_h$ , y  $\psi_f$ ) con la conductividad estomática de acuerdo con un rango establecido de tolerancia F que asegura que las variables independientes estén significativamente relacionadas con la variable dependiente. Como este análisis es secuencial, en el paso 1 se da una regresión múltiple que describe la conductividad estomática en relación a una variable, la de mayor valor de F y se da el valor de F para la siguiente variable que entrará en el paso 2. Después en el paso 2 se describe la conductividad estomática en función de dos variables así como el valor de F que entrará en el paso 3 hasta que finalmente han entrado en el modelo las variables que son más importantes, de acuerdo a los valores de F.

## 5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### 5.1. Precipitación pluvial.

La distribución de la precipitación durante el periodo de estudio se muestra en la Fig. 2. Se observa que el registro de los eventos lluviosos se inicia el 1 de junio de 1996 (cabe mencionar que la investigación se inició el 13 de julio del mismo año) y la época de lluvias terminó aproximadamente el 17 de octubre; continuándose la época seca hasta el día 18 de marzo de 1997, en que se realizó el periodo de mediciones de este estudio.

El día de mayor precipitación fue el 20 de septiembre con 80 mm, pero en general la mayoría de los valores de precipitación que se presentaron fueron menores a 25 mm durante toda la época.

La principal característica de la distribución de la precipitación es el establecimiento de un periodo húmedo y uno seco bien marcados, en este último los eventos lluviosos que se presentaron fueron esporádicos y con valores menores a 10 mm.

### 5.2. Variables microclimáticas.

La descripción de las variables microclimáticas se realizó con base en el comportamiento de la conductividad estomática en cada época del año, así se muestran los días típicos de la época húmeda y seca y de la época de transición entre las dos.

#### 5.2.1. Radiación fotosintéticamente activa.

Los valores de RFA presentados los días 13 de julio y 7 y 25 de septiembre de 1996 (Figs. 3a, 4a y 5a) son representativas de la época de lluvias para ambas especies, en donde en *S. praecox* se notaron valores máximos de 1654, 1347 y 1642  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , y en

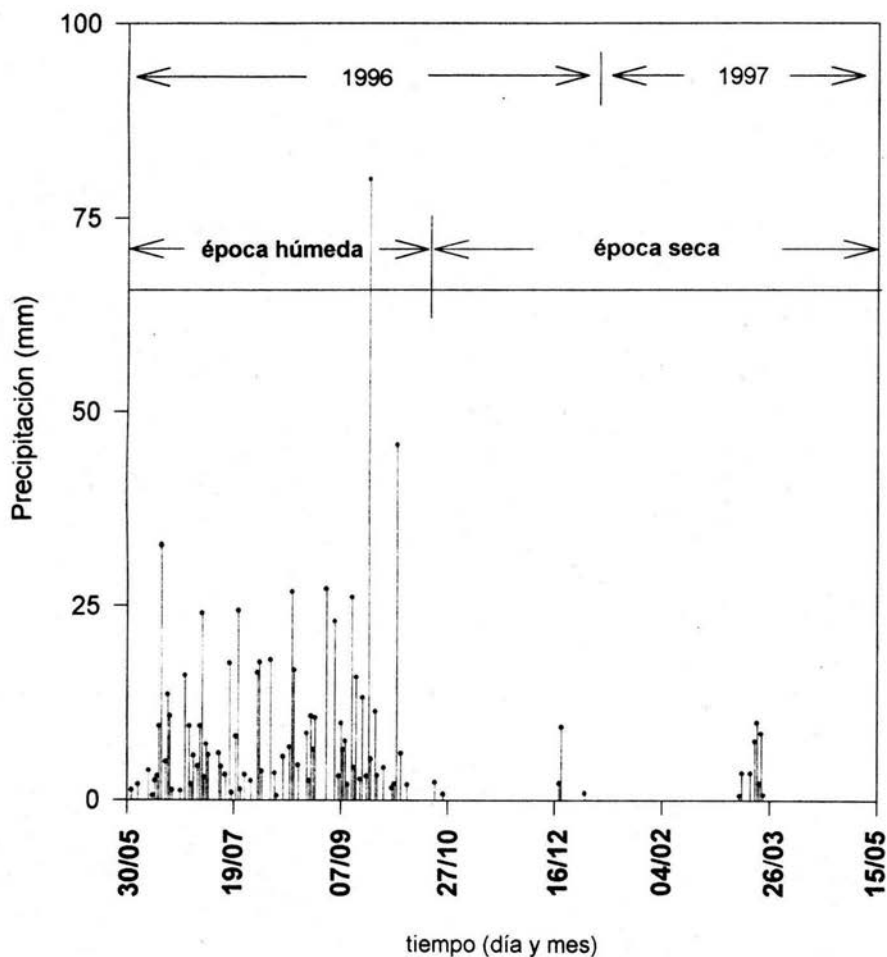


Fig. 2 Registros de precipitación de junio de 1996 a marzo de 1997 en la Reserva del Pedregal de San Angel. El inicio de las mediciones corresponde al 13 de julio de 1996 y el final corresponde al 18 de marzo de 1997.

*D. viscosa* los valores máximos fueron de 850, 1302 y 1163  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente. Durante la época seca el 28 de enero y 17 de febrero de 1997 (Figs. 7a y 8a) los valores registrados de RFA más altos fueron 1662 y 1046  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente, para el caso de *D. viscosa*.

El 23 de Octubre (Fig. 6a) que es representativo de la época de transición se observó una radiación menor de 300  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para ambas especies, este día fue el que presentó menor radiación y menor variabilidad y es representativo de un día nublado.

Los valores más altos de RFA se presentaron en un intervalo que varió según el día, al inicio de la época húmeda (13 de julio, fig. 3a) los valores máximos se presentaron en *S. praecox* a las 14 y 16:00 hI y en *D. viscosa* entre las 9:00, 10:00 y 14:00 hI. El 7 de septiembre (mediados de la época húmeda) que corresponde a la figura 4a los valores máximos en *S. praecox* fueron a las 14 y 15:00 hI y en *D. viscosa* entre las 11 y 12:00 hI, por otro lado a finales de la época húmeda (Fig. 5a, 25 de septiembre) *S. praecox* presentó valores más altos entre las 10 y 12:00 hI, mientras que en *D. viscosa* se presentaron a las 12 y 14:00 hI.

Por otra parte los valores máximos observados a mediados de la época seca (28 de enero y 17 de febrero de 1997) para el caso de *D. viscosa* fueron a las 11:00 y a las 13:00 hI (Fig. 7a) y a las 11:00 y 14:00 hI (Fig. 8a)

La máxima variación diurna de todo el periodo de estudio se presentó el 13 de julio de 1996 (principios de la época húmeda) en *S. praecox* a las 8:00 hI y el 25 de septiembre (finales de la misma época) del mismo año a las 15:00 hI en *D. viscosa* con coeficientes de variación de 116.5 % y de 143.4 %, respectivamente. La RFA en las hojas de las dos especies mostró una gran variabilidad en las diferentes horas de medición, ésta variabilidad se debió probablemente a la posición de las hojas en el follaje, al movimiento del sol, así como a la presencia y posible movimiento de las nubes.

### 5.2.2. Temperatura del aire.

La temperatura del aire mostró en general un comportamiento similar tanto para *S. praecox* como para *D. viscosa*, las temperaturas fueron bajas al iniciar el día (entre las 9:00 y 10:00 hl) después aumentaron gradualmente durante el transcurso del día y disminuyeron nuevamente al atardecer.

Los rangos de la temperatura del aire en *S. praecox* fueron al inicio de la época húmeda (Fig. 3b) de 21.6 a 32 °C, a mediados de la época húmeda (Fig. 4b) de 23 a 35.5 °C, aquí cabe aclarar que la menor temperatura se presentó a las 16:00 hl y a finales de esta misma época el intervalo fue de 25.32 a 29.8 °C.

En *D. viscosa* al inicio de la época húmeda se observa un rango de 22.3 a 33.6 °C (Fig. 3b), a mediados y finales de la misma época los intervalos fueron de 23 a 33 °C, y de 22 a 27.2 °C (Figs. 4a y 5a) donde en este penúltimo día el valor mínimo se presentó a las 17:00 hl.

Durante la época de transición (Fig. 6b) en ambas especies el intervalo fue similar, de 20 a 26 °C en *S. praecox* y de 21 a 26.8 °C en *D. viscosa* y el valor más alto se presentó a las 12:00 hl.

En las Figs. 7b y 8b (mediados de la época seca) para *D. viscosa* se observa que el 28 de enero de 1997 el rango térmico fue de 21.8 a 37 °C presentándose el valor más alto a las 13:00 hl, por otra parte el 17 de febrero el rango fue de 20.6 a 31.2 °C con el valor máximo a las 12:00 hl por lo que en caso de *D. viscosa* en la época seca se registró el mayor rango térmico y el valor más alto de todo el periodo de estudio (Fig. 7b).

### 5.2.3. Diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja

En las primeras horas de medición (8:00 a 10:00 hl) al principio de la época lluviosa (Fig. 3c) la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (DPV) mostró para *S.*



*praecox* valores entre 1.4 y 1.8 kPa y en *D. viscosa* de 0.9 a 1.6 kPa. Por otra parte a finales de esta época (Fig. 5c) en las mismas horas en *S. praecox* el intervalo de DPV no fue muy grande ya que se presentaron valores de 2.2 a 2.4 kPa y en *D. viscosa* el intervalo se presentó de 1.4 a 1.9 kPa. En la época de transición (Fig. 6c) en las primeras horas también, se observaron valores de 2 kPa para ambas especies y en la época seca se presentaron valores en *D. viscosa* y de 2.5 y 2.9 kPa (Fig. 7c) y de 2.2 a 2.6 kPa (Fig. 8c).

Los valores máximos que se presentaron de DPV variaron según el día, pero fueron similares entre las dos especies, así al iniciarse la época lluviosa (Fig. 3c) la DPV más alta se registró a las 14:00 en *D. viscosa* con 3.2 kPa y en *S. praecox* a las 15 y 16:00 hl con valores de 2.9 y 3 kPa.

A mediados de la época húmeda (Fig. 4c) *D. viscosa* presentó el valor máximo de DPV de 3.4 kPa a las 13:00 y *S. praecox* a las 15:00 con un valor muy parecido 3.3 kPa. A finales de la misma época (Fig. 5c) el valor más alto fue en *D. viscosa* de 2.5 kPa a las 12:00 y 15:00 hl y en *S. praecox* los valores mayores fueron de 3.5 y 5.3 kPa entre las 11:00 y las 12:00 hl.

En la época de transición (Fig. 6c) la hora a la que se presentó el máximo valor de diferencia de presiones fueron entre las 12:00 y 13:00 hl de 2.7 kPa para *S. praecox* y en *D. viscosa* de 2.8 kPa y a mediados de la época seca (para *D. viscosa*) los valores máximos se encontraron a las 13:00 hl del 28 de enero con un valor de 5.6 kPa y el 17 de febrero con 3.8 kPa entre las 12:00 y las 14 :00 hl (Figs. 7c y 8c).

Al finalizar las mediciones en todos los diferentes días se observó que los valores de la DPV disminuyeron. En algunos días los valores son semejantes a los de las primeras horas como se observa en la Fig. 6c (época de transición) para las dos especies y en las Figs. 7c y 8c ( mitad de la época seca) en *D. viscosa*. El 13 de julio (inicio de la época húmeda correspondiente a la fig. 3c) por ejemplo, no se alcanzaron los valores iniciales en ninguna especie y a mediados de la época el 7 de septiembre (Fig. 4c) la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja disminuyó más en comparación con los valores registrados al

iniciar el día, siendo esto más notable en *D. viscosa*, pero cabe aclarar que el primer valor que se registró fue a las 11:00 hl.

### 5.3. Variables fisiológicas

#### 5.3.1. Potencial hídrico foliar.

Los valores de potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) fueron diferentes significativamente ( $p < 0.05$ , Apéndice A) entre especies (Figs. 3d, 4d, 5d y 6d). y entre épocas en el caso de *D. viscosa* ( $p < 0.05$ , Apéndice B). En general en todos los días los valores más altos de  $\psi_f$  en *D. viscosa* se registraron durante las primeras horas de la mañana, en comparación con los valores encontrados entre las 13:00 y las 14:00 hl. Esto muestra que las plantas restituyen sus potenciales hídricos durante la noche. Al medio día se presentaron los valores de  $\psi_f$  más bajos. En *S. praecox* también se observó ese comportamiento pero no fue tan marcado y hay días (finales de la época húmeda) que los valores de  $\psi_f$  casi no cambian (Figs. 5d y 6d).

Al iniciarse la época de lluvias (Fig. 3d) se presentó un rango de -0.8 a -1.3 MPa en *S. praecox* y de -1.3 a -2 MPa en *D. viscosa*, a finales de la época húmeda (Fig. 5d) el rango de  $\psi_f$  para *S. praecox* y *D. viscosa* fue de -0.6 a -0.92 MPa y de -1.3 a -2.2 MPa respectivamente.

Durante el periodo de transición entre las dos épocas (Fig. 6d) los valores de  $\psi_f$  disminuyeron de -1.8 a -2.4 MPa en *D. viscosa*, mientras que en *S. praecox* el  $\psi_f$  se mantuvo constante durante el día e inclusive en esta fecha, dicha especie presentó los valores de  $\psi_f$  más altos de todo el tiempo de estudio que fueron de -0.5 MPa.

Finalmente, en la época seca *D. viscosa* presentó el 28 de enero un rango de -2.4 a -3.5 MPa y el 17 de febrero de -3.3 a -3.9 MPa (Figs. 7d y 8d) que como se aprecia se presentó una notable disminución en los valores de  $\psi_f$  conforme se hizo más evidente la sequía.

Estacionalmente en *D. viscosa* se observó que los potenciales hídricos por la mañana fueron diferentes lo que muestra que muy posiblemente el valor de potencial hídrico foliar más alto que pueda tener esta especie se encuentra alrededor de -1.3 MPa (época húmeda), ya que en la época seca el valor de  $\psi_f$  más alto (registrado por la mañana) fue de -2.4 MPa (Fig. 7d) indicando que posiblemente durante la época seca *D. viscosa* se encuentre en estrés hídrico. Por otro lado en *S. praecox* el valor de potencial hídrico foliar máximo que presentó durante todo el tiempo de estudio fue -0.5 MPa (Fig. 6d).

### 5.3.2. Conductividad estomática.

Se encontró estadísticamente al realizar una prueba de ANOVA que existen diferencias significativas en la conductividad estomática entre las dos especies ( $p < 0.05$ , Apéndice C) y entre la época seca y la época húmeda en *D. viscosa* ( $p < 0.05$ , Apéndice D). Los valores de  $g_s$  fueron más altos en *D. viscosa* en comparación con *S. praecox* desde el principio de la época húmeda, (Fig. 3e) la primera especie registró un valor máximo de  $g_s$  de 624.4 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> mientras que el valor más alto de *S. praecox* fue de 228 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>.

A la mitad de la época húmeda (Fig. 4e) se observó una mayor conductividad en las dos especies a las 12:00 hl, en *S. praecox* la conductividad estomática fue de 410 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> y en *D. viscosa* de 540 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>.

A finales de la época húmeda (Fig. 5e) la conductividad estomática se presentó muy fluctuante durante todo el día tanto para *S. praecox* como para *D. viscosa* y el valor máximo en esta última especie fue aproximadamente de 500 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> y en *S. praecox* de 260 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>.

Durante toda la época húmeda (Figs. 3e, 4e y 5e) los valores de  $g_s$  de *S. praecox* fueron siempre más bajos que los de *D. viscosa*, aunque esta diferencia se observó más evidentemente en ciertos días como el 13 de julio y el 7 de septiembre a las 14:00 hl (Fig. 4e) y el 25 de septiembre a las 8:00 hl (Fig. 5e), por ejemplo.

En la época de transición (Fig. 6e) la conductividad estomática en ambas especies presentó un valor máximo a las 9:00 hl alrededor de  $200 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

Por otra parte a mediados de la época seca los valores máximos fueron el 28 de enero (Fig. 7e) de  $80 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y el 17 de febrero (Fig. 8e) de  $150 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  entre las 11 y 12:00 hl en ambos casos.

El comportamiento diurno de conductividad estomática que se presentó al inicio y a mediados de la época de lluvias (Fig. 3e y 4e), que fue similar en ambas especies, así como en la época seca (Fig. 7e y 8e) en *D. viscosa* consistió en que al comenzar el día los valores fueron relativamente bajos, posteriormente aumentaron (aunque la hora varió en cada especie y en cada día) para después disminuir. Este tipo de comportamiento ha sido observado por Whitehead *et al.* (1981) en árboles tropicales de Nigeria, por Fanjul y Barradas (1985) en una selva tropical caducifolia, y por Hodgkinson (1992) en arbustos de zonas semiáridas en Australia, entre otros.

Por otra parte, el 28 de enero y el 17 de febrero (correspondientes a la época seca) fue notable una disminución drástica en los valores de  $g_s$  en comparación con los de la época húmeda. En ambos días los valores registrados no fueron mayores de los  $150 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y el valor de  $g_s$  más bajo que se registró fue el 28 de enero de  $21 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y el 17 de febrero  $49 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Con base en lo anterior se puede decir que es posible que el estado hídrico durante la noche influya en la respuesta estomática al día siguiente como lo encuentra Tinoco-Ojanguren (1986) así, en los días de la época húmeda la  $g_s$  es más alta en las primeras horas del día en relación a las primeras horas del día en la época seca.

Por otro lado se observó que los valores de  $g_s$  más altos tanto para *S. praecox* como para *D. viscosa* se presentaron cuando en la mayoría de los días de la época de lluvias la temperatura del aire no ha alcanzado los valores más altos ni el potencial hídrico foliar ha presentado su disminución máxima diurna, de modo que la planta puede aprovechar la fijación de  $\text{CO}_2$ , característica considerada como una adaptación (Sala *et al.*, 1982) permitiéndose disminuir la apertura estomática cuando las condiciones son más estresantes.

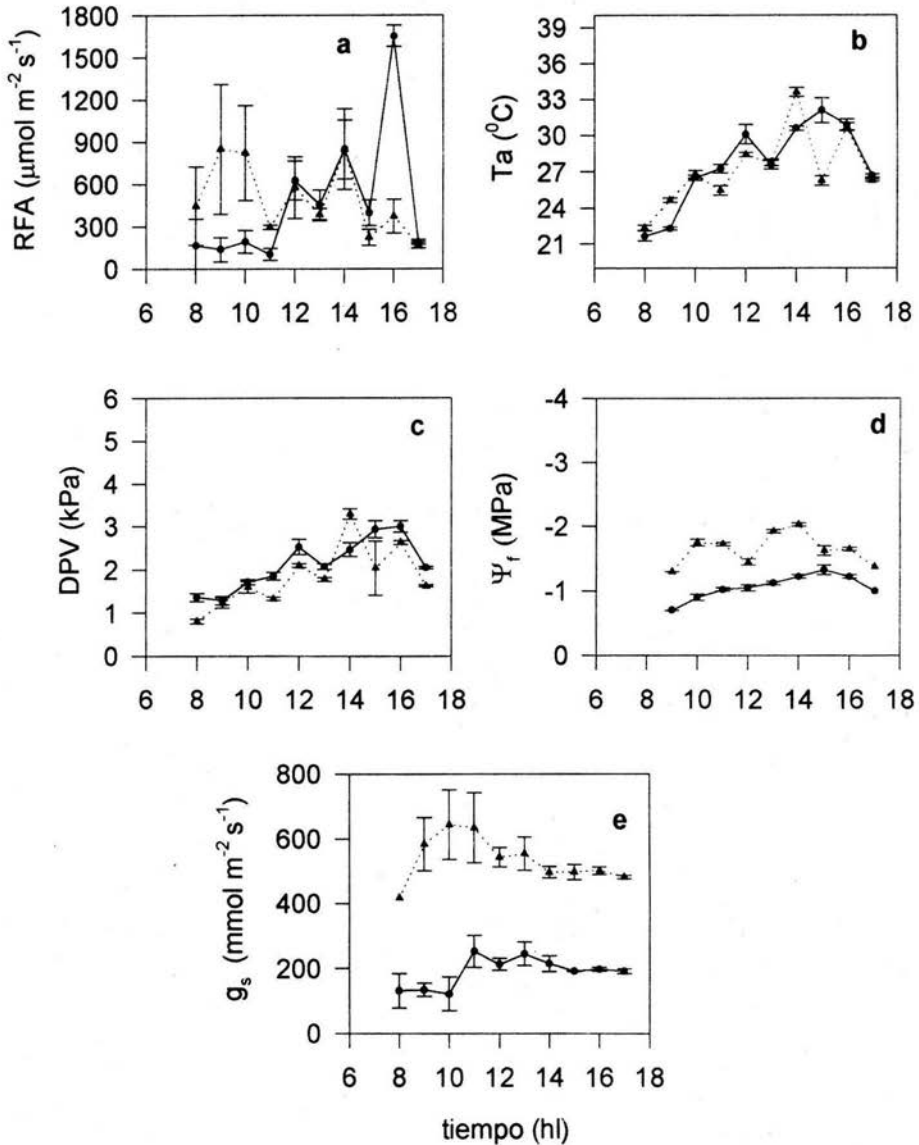


Fig. 3 Variables microclimáticas y fisiológicas registradas el 13 de julio de 1996 (inicio de época de lluvias) para *S. praecox*—●— y *D. viscosa*—▲—. Cada punto representa el promedio de 5 hojas con su desviación estándar. Radiación fotosintéticamente activa (a). Temperatura del aire (b). Diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (c). Potencial hídrico (d). Conductividad estomática (e).

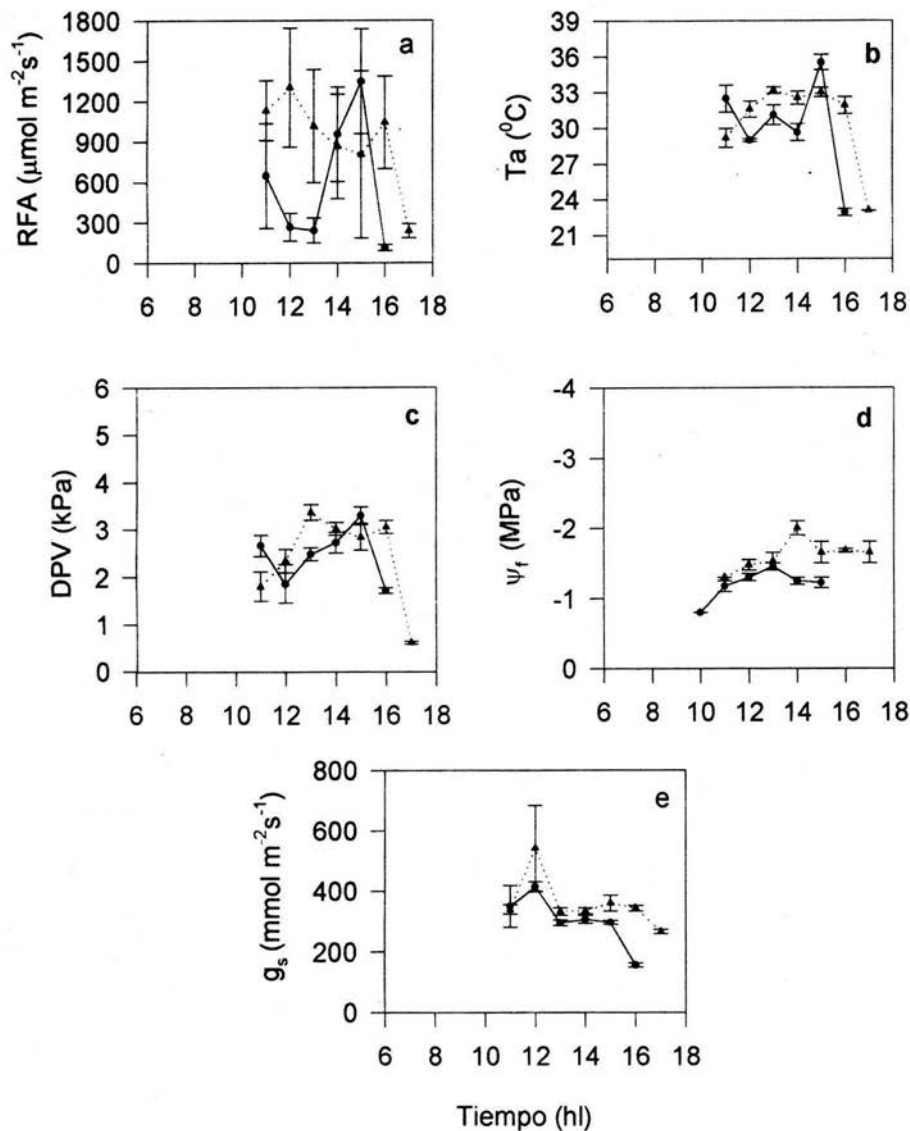


Fig. 4 Variables microclimáticas y fisiológicas registradas el 7 de septiembre de 1996 (mitad de la época húmeda) para *S. praecox* —●— y *D. viscosa* ...▲... Cada punto representa el promedio de 5 hojas con su desviación estándar. Radiación fotosintéticamente activa (a). Temperatura ambiente (b). Diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (c). Potencial hídrico (d). Conductividad estomática (e).

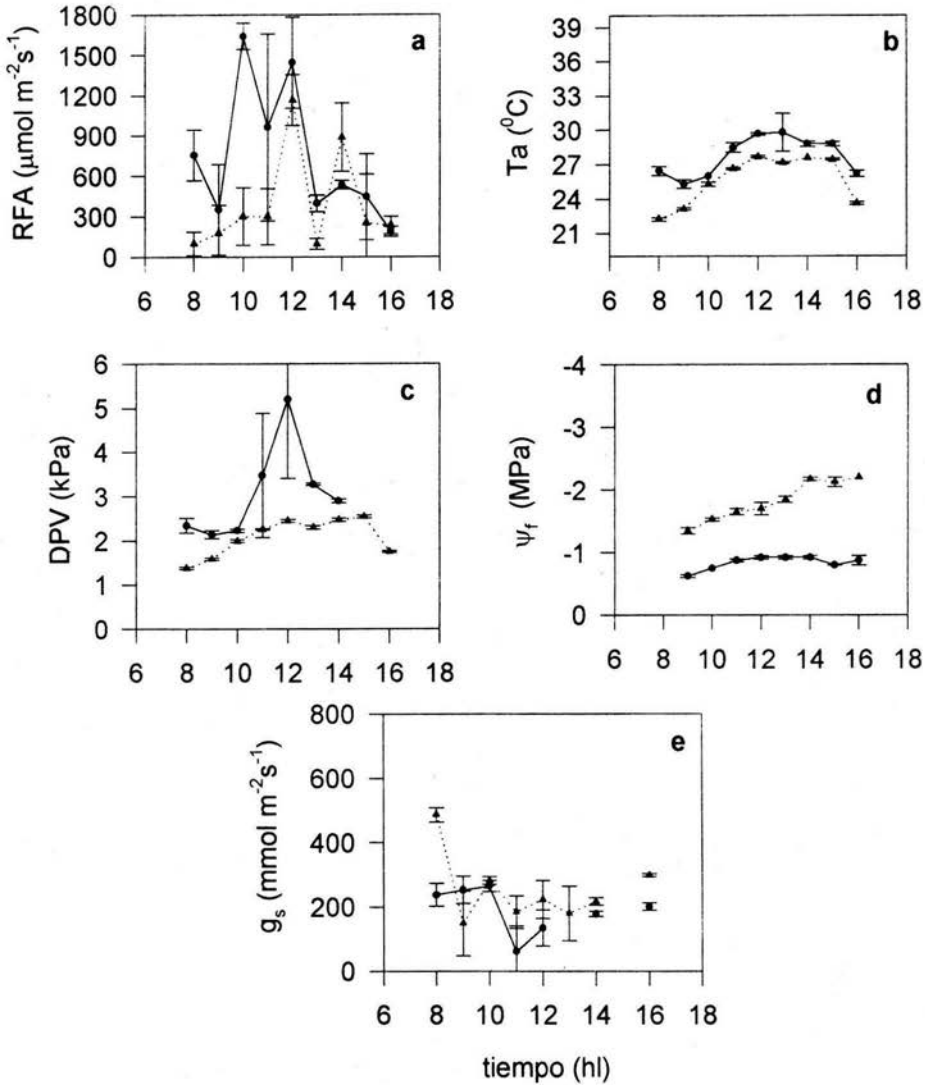


Fig. 5 Registro de las variables microclimáticas y fisiológicas de el 25 de septiembre de 1996 (fin de la época húmeda) para *S. praecox*—●— y *D. viscosa* .....▲..... . Radiación fotosintéticamente activa (a). Temperatura del aire (b). Diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (c). Potencial hídrico (d). Conductividad estomática (e). Cada punto representa el promedio de las cinco hojas con su desviación estándar.

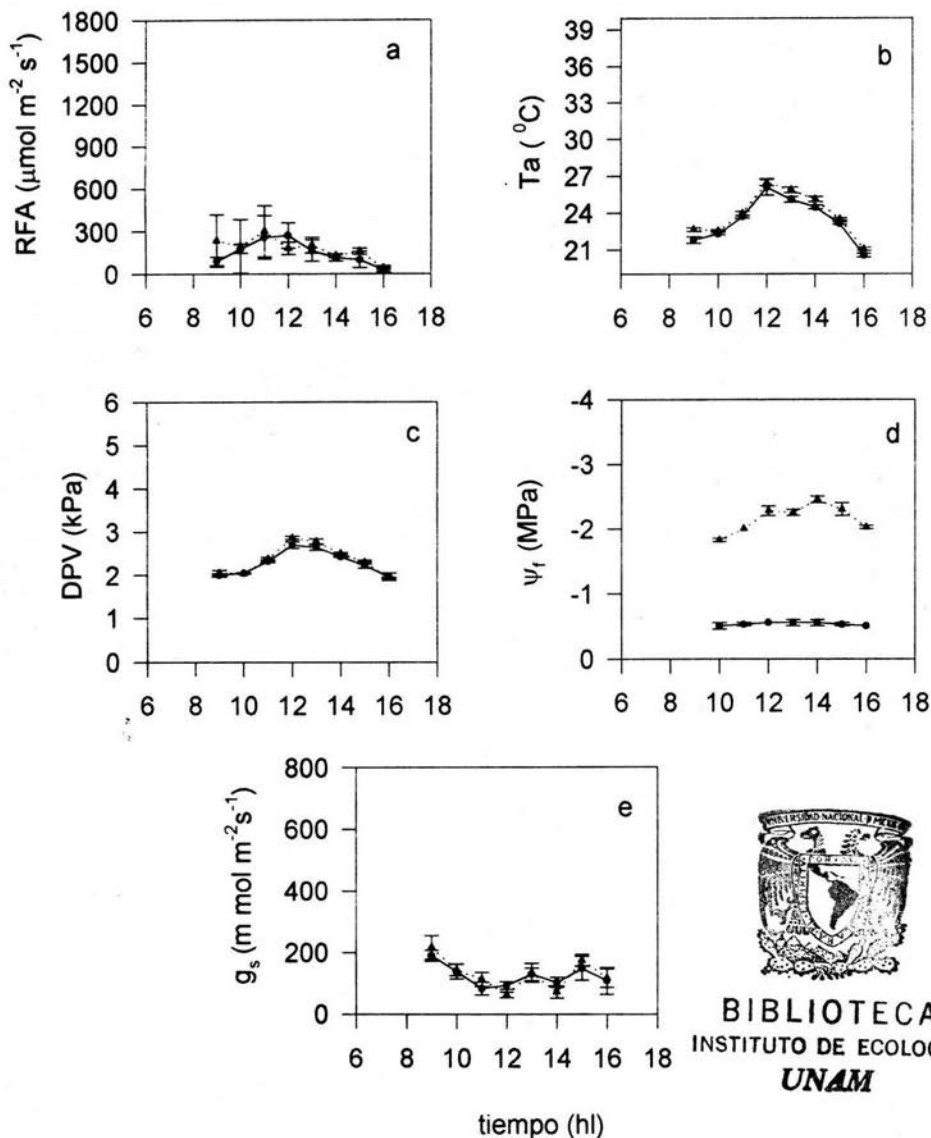


Fig. 6 Variables microclimáticas y fisiológicas registradas el 23 de octubre de 1996 (época de transición) para *S. praecox* —●— y *D. viscosa* - - -▲- - -. Cada punto representa el promedio de 5 hojas con su desviación estándar. Radiación fotosintéticamente activa (a). Temperatura del aire (b). Diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (c). Potencial hídrico (d). Conductividad estomática (e).



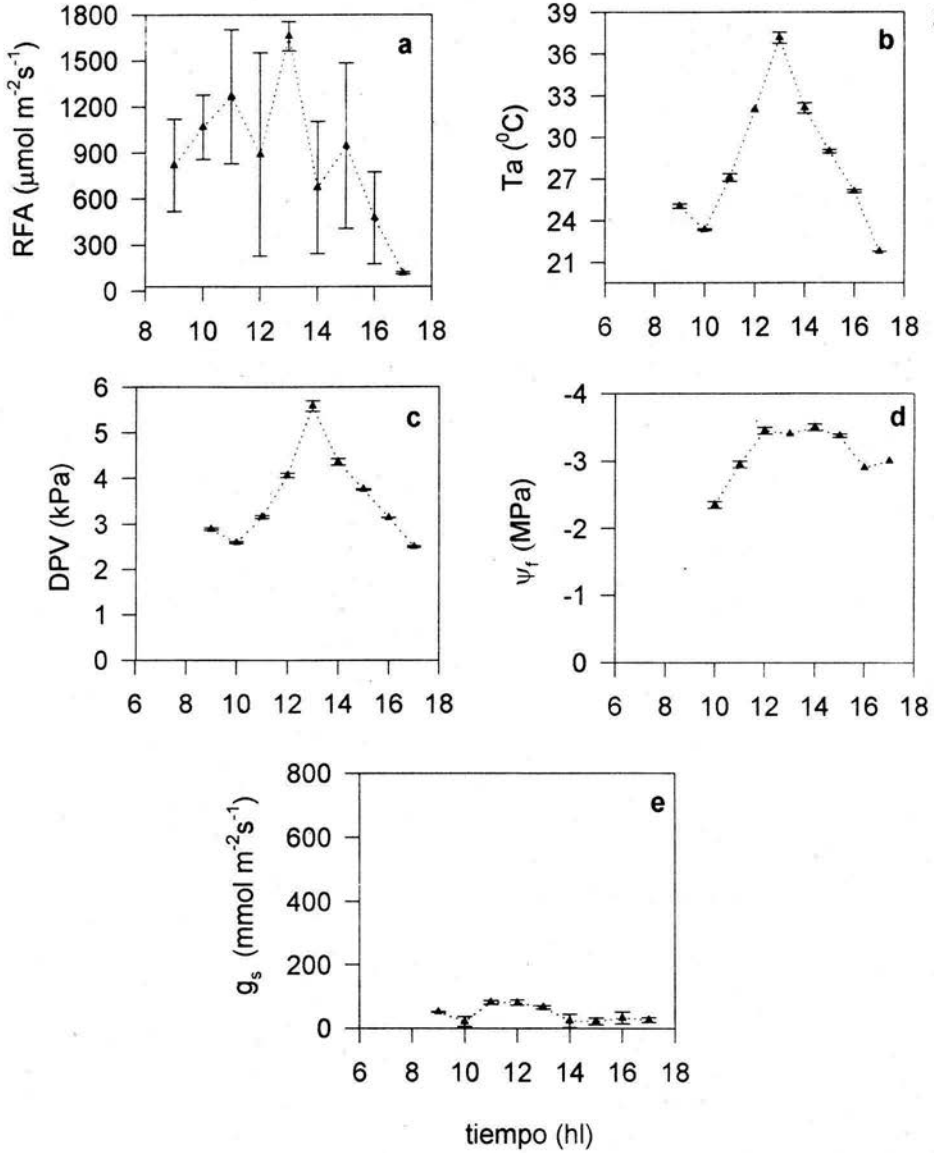


Fig. 7 Variables microclimáticas y fisiológicas registradas el 28 de enero de 1997 (mitad de la época seca) en *D. viscosa*. Cada punto representa el promedio de 5 hojas con su desviación estándar. Radiación fotosintéticamente activa (a). Temperatura del aire (b). Diferencia de presión de vapor en el aire y la hoja (c). Potencial hídrico (d). Conductividad estomática (e).

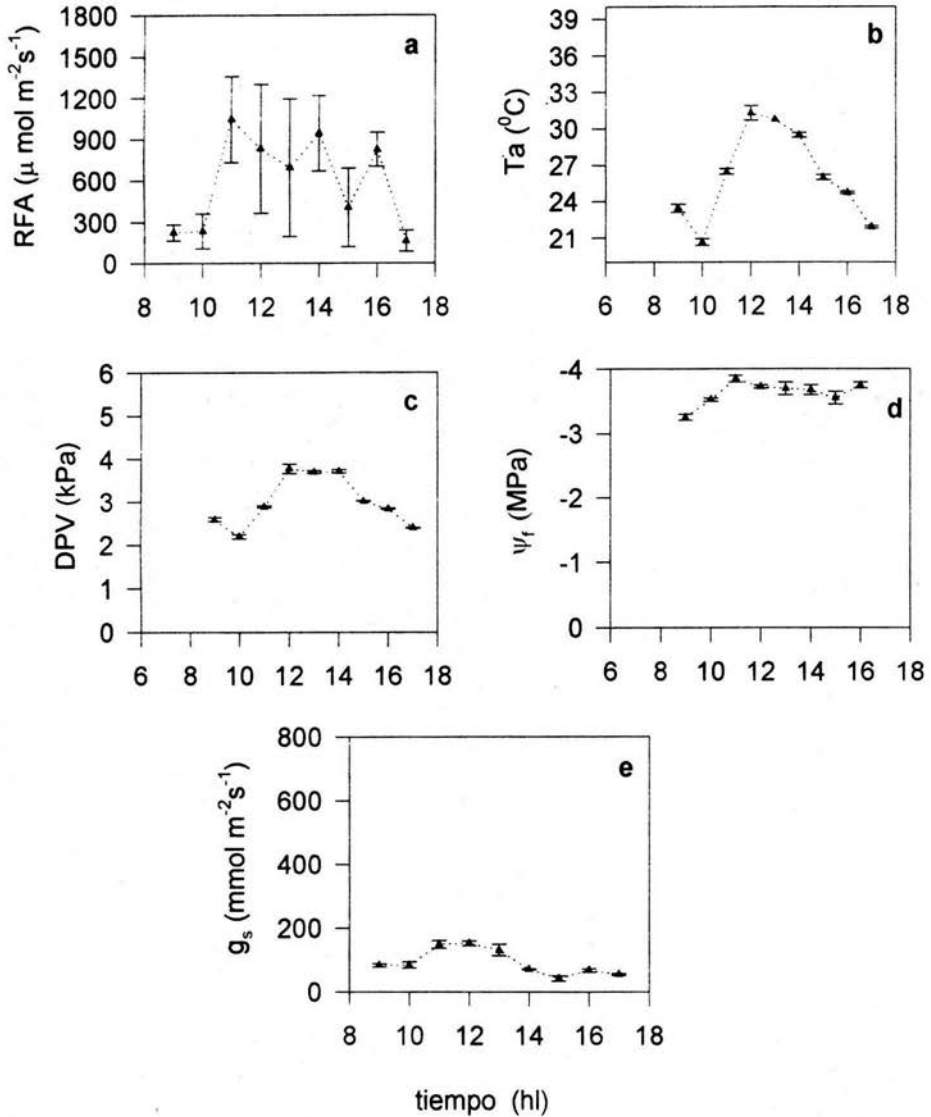


Fig. 8 Variables microclimáticas y fisiológicas registradas el 17 de febrero de 1997 (mitad de la época seca) en *D. viscosa*. Cada punto representa el promedio de 5 hojas con su desviación estándar. Radiación fotosintéticamente activa (a). Temperatura del aire (b). Diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (c). Potencial hídrico (d). Conductividad estomática (e).

#### 5.4. Respuesta de la conductividad estomática a las variables microclimáticas y fisiológicas

##### 5.4.1. RFA

En el análisis estadístico de regresión múltiple por selección de variable (stepwise variable selection) se encontró que RFA presentó un efecto significativo en la respuesta estomática de *S. praecox* (Tabla 1), en cambio, para *D. viscosa* el efecto de RFA no fue significativo en el periodo en el que se realizaron las mediciones (Tabla 2a) ni durante la época húmeda (Tabla 2b) o en la época seca (Tabla 2c). Esta diferencia del efecto de RFA entre especies en la conductividad estomática se debe probablemente a la poca variabilidad que presentaron los estomas de *D. viscosa* a las altas intensidades de RFA. La respuesta estomática a RFA en condiciones naturales o de laboratorio cuando se mantienen constantes todos los demás factores ( $T_a$ , DPV,  $\psi_f$ , etc.), es descrita por una función hiperbólica (Fanjul y Barradas, 1985; Grantz y Meinzer, 1990; Jones, 1992). Generalmente estas funciones se saturan a intensidades de RFA entre 400 y 600  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , es decir el cambio de la conductividad estomática en respuesta a intensidades de RFA mayores de 400 o 600  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  no es significativo.

Al seleccionar únicamente valores de RFA menores a 900  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y sus correspondientes valores de conductividad estomática de *D. viscosa* se encontró que ni durante todo el periodo de estudio, ni durante la época seca o húmeda (Tabla 3), RFA mostró un efecto significativo en la conductividad estomática. Se hizo la misma prueba pero involucrando sólo los valores de RFA menores a 400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y se encontró que considerando ambas épocas juntas (Tabla 4a), RFA tienen un efecto significativo en la conductividad estomática, así como en la época húmeda (Tabla 4b). En la época seca no se obtuvo respuesta alguna de  $g_s$  a RFA puesto que el análisis estadístico no encontró un modelo adecuado. Con lo anterior se deduce que en el caso de *D. viscosa* a intensidades de

RFA que influyen en la respuesta estomática son aquellos valores menores a  $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  como lo reporta Jones (1992) para muchas de las especies de plantas.

Algunos autores han mencionado que ciertas especies vegetales en selvas altas perennes la respuesta de los estomas está asociada a la RFA que pueda incidir, ya que los ambientes de luz son diferentes en los distintos estratos o cuando se abre un claro, de manera que esto influye en la modulación de la apertura estomática (Tinoco-Ojanguren y Pearcy, 1992). Probablemente este mecanismo esté presente en *S. praecox* y *D. viscosa* aunque los ambientes (la selva y el Pedregal), son diferentes. También existe una respuesta bajo ciertas intensidades de RFA que es diferente en cada una de las especies, así *S. praecox* puede presentar una respuesta hasta con valores de  $1720 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y *D. viscosa* sólo con valores menores a  $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Esto puede estar asociado también a la fotosensibilidad que presenten los estomas a la RFA, que en el caso de *S. praecox* es de 0.058 (Tabla 1) y en *D. viscosa* es de 0.15 durante todo el periodo, y 0.425 en la época húmeda (Tabla 4) así como a la velocidad de respuesta a los cambios de radiación que se pudieran presentar (Pemadasa, 1979).

Por otra parte mucho tiene que ver la edad de las hojas en la respuesta a  $g_s$  (Loustau *et al.*, 1996) ya que los estomas de la hojas jóvenes se abren más que en las hojas relativamente seniles, esta posibilidad no está descartada y pudo estar influyendo en ambas especies. Sin embargo, no se hizo un seguimiento de dicho efecto en este trabajo.

Fanjul y Barradas (1985) al estudiar la conductividad estomática en dos especies tropicales también encontraron que si bien el rango de RFA puede ser muy grande (hasta  $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) existe una respuesta estomática a  $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y aún más marcada a  $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Así mismo Fitchner y Schulze (1990) reportan que la respuesta a RFA en cierta especie leñosa fue más notable a valores menores de  $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Probablemente *D. viscosa* tenga una respuesta a un rango característico como es común en muchas especies que inclusive puede ser muy bajo ( $140 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (Meinzer *et al.*, 1995).

#### 5.4.2. Temperatura del aire y la hoja.

Se encontró con la prueba de regresión múltiple por selección de variable en *D. viscosa* que  $T_a$  tuvo un efecto positivo en la conductividad estomática durante todo el periodo de estudio y durante la época húmeda, pero no resultó ser un factor importante en la época seca (Tabla 2). En la época húmeda  $T_a$  fue siempre mayor que la temperatura de la hoja ( $T_h$ ) y su rango fue de 17 a 34 °C (Fig. 9). La conductividad estomática generalmente es favorecida por un incremento en  $T_a$  pero dentro de ciertos valores y es diferente en cada especie ya que depende de su hábitat el cual está en relación a la tolerancia a la radiación o a la temperatura (Mansfield, 1971; Bidwell, 1993; Jones, 1992). Por otro lado durante la época seca  $T_h$  pudo haber favorecido la conductividad estomática posiblemente con el fin de evitar un sobrecalentamiento (Hamerlynck y Knapp, 1996), sin embargo pareciera que esto no puede suceder con facilidad debido a que la planta tiene poca agua (el contenido relativo en tallos que se encontró fue de 77.72% en la época húmeda y en la época seca de 41%) de modo que la conductividad estomática que se registró fue alrededor de  $133.8 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  por lo que la planta mantuvo la temperatura de la hoja sólo 0.8 °C más alta que  $T_a$  (Fig. 9).

En *S. praecox* (Tabla 1) el análisis de regresión mostró que  $T_a$  no resultó ser un factor importante en la conductividad estomática, sin embargo si lo fue  $T_h$  debido a que probablemente como se aprecia en la Fig. 10, ésta es más alta que  $T_a$  en la mayoría de los días. El 25 de septiembre de 1996 por ejemplo (Fig. 5a) a las 12:00 h el valor promedio de RFA fue de  $1436 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  el cual posiblemente provocó un sobrecalentamiento de la hoja (Fig. 10), por lo que se piensa que en las horas posteriores se presenta un incremento en la conductividad estomática (aunque mínimo) como se aprecia en la Fig. 5e con la finalidad de disminuir la temperatura de la hoja.

Al respecto se sabe que es común que las hojas tengan una temperatura más alta que la del ambiente y aquellas que presentan una diferencia grande son denominadas termotolerantes (Hamerlyn y Knapp, 1996) por lo que es considerado como una característica ecológica importante (ya que su tasa fotosintética se ve decrementada) en las especies que toleran la sequía como los típicos arbustos del desierto. Probablemente *S.*

*praecox* y *D. viscosa* podrían ser incluidos en este tipo de plantas ya que cabe aclarar que sólo fue un día (25 de septiembre) en el que se presentó una diferencia muy alta (en *S. praecox*), por lo que consideramos que no es suficiente para asegurarlo, de manera que se necesitaría aumentar el número de individuos y de sitios. Comparando ambas especies (época húmeda), se observa que mientras para *S. praecox* es importante la temperatura de la hoja, para *D. viscosa* es más importante la temperatura del aire y esto posiblemente tenga alguna relación con el tipo de hojas, es decir, *S. praecox* presenta hojas de mayor tamaño y no presentan esa dureza y brillo (dado por su cutícula) características de las hojas de *D. viscosa*, por lo que se calientan más fácilmente generándose dicha respuesta estomática.

#### 5.4.3. Diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja.

En general cuando  $g_s$  es medida en condiciones controladas para analizar como es afectada por la DPV, en la mayoría de las especies en donde podemos incluir a *S. praecox* y *D. viscosa*, la curva que se obtiene es un hipérbola que disminuye conforme es más evidente dicha diferencia, pero bajo condiciones naturales la dispersión de los datos que se registran es muy grande (Granz y Meinzer, 1990) como en este caso.

En *S. praecox* (Tabla 1) la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja fue la variable de mayor peso en la respuesta estomática de acuerdo a lo que presentó el análisis de regresión múltiple, notándose que existe un efecto negativo en la  $g_s$ . Aunque para *D. viscosa* DPV no es la variable más importante para alguna época en particular ni durante el todo el periodo de estudio (Tabla 2), si mostró al igual que en *S. praecox* un efecto negativo en la  $g_s$ , es decir a mayor DPV menor  $g_s$ . Por lo que, si las diferencias de presión de vapor son muy marcadas los valores en la  $g_s$  disminuyen (Whitehead *et al.*, 1981; Granz y Meinzer, 1990; Gutiérrez *et al.*, 1994a) de modo que es considerado uno de los factores más comunes y de mayor importancia en el comportamiento estomático y cabe recordar que la respuesta a dicho factor es diferente en cada especie (Jones, 1992).

Así por ejemplo, en especies cultivables como el café (*Coffea arabica*) su  $g_s$  disminuye cuando la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja es de 2 kPa (Fanjul *et al.*, 1985), o bien en un caso particular de especies pioneras tropicales, la  $g_s$  se ve modificada negativamente, es decir los estomas tienden a cerrarse cuando las diferencias de presión entre el aire y la hoja son menores a 4 kPa (Meinzer *et al.*, 1995).

El que tan sensibles sean los estomas a la DPV puede prevenir la excesiva pérdida de agua en las plantas (Ellesworth y Reich, 1992) ya que esta es una medida de avidez del aire por absorber vapor de agua y como lo determina el análisis de regresión (Tabla 1 y 2) esta sensibilidad fue menor en *D. viscosa* que en *S. praecox* (considerando la época lluviosa), además esta última especie resultó tener menor sensibilidad en la época seca (Tabla 2).

#### 5.4.4. Potencial hídrico foliar.

En la Tabla 1 el análisis de regresión múltiple indicó que  $\psi_f$  en *S. praecox* no fue un factor que tuviera un papel primordial en el control estomático debido posiblemente a que la temperatura de la hoja fue relativamente más alta, lo que provoca que la presión de vapor dentro de la hoja se incremente generando una mayor diferencia de presión con el aire cuyo efecto podría ser más importante que el de  $\psi_f$ . Esto se puede deducir de la poca variabilidad que presentó  $\psi_f$  a través del día y en la estación lluviosa (Figs. 3d, 4d, 5d y 6d). Por otro lado, en *D. viscosa* se encontró que el potencial hídrico foliar tiene un efecto significativo en la respuesta estomática al realizar un análisis de todo el periodo de estudio y durante la época húmeda (Tabla 2). No obstante, en la época seca (Tabla 2) el potencial hídrico no resultó ser un factor importante en la conductividad estomática. Cabe señalar que de las variables que modifican a la conductividad estomática (en las dos épocas juntas y en la época húmeda), el potencial hídrico foliar fue la variable de menor importancia.

En la época húmeda el potencial hídrico tuvo un efecto importante debido a que los valores presentaron una mayor variabilidad que en la época seca lo que posiblemente le permite a las plantas presentar también conductividad más altas en comparación con la

época seca. Esto puede estar vinculado con la presencia de lluvias dado que implica agua disponible para las plantas permitiendo que ambas variables ( $\psi_f$  y  $g_s$ ) se incrementen (Squire, 1978; Assman y Grantz, 1990; Nilsen *et al.*, 1990).

Los valores de  $\psi_f$  en *S. praecox* y *D. viscosa* son similares a los registrados en especies de plantas del desierto de Baja California por Nilsen y colaboradores (1990). Estos investigadores encontraron como característica típica de especies suculentas que los  $\psi_f$  no son tan bajos y la variabilidad diurna que pueden presentar es mínima (como en *S. praecox*) en comparación con especies perennes y caducifolias del mismo sitio cuyos registros de ambas variables son más grandes como sucede en *D. viscosa*. El valor de  $\psi_f$  mínimo en suculentas es de -1.6 MPa y en perennes de -4.3 MPa y en este caso *S. praecox* tiene registros que están entre -0.5 y -1.5 MPa y *D. viscosa* de -1 a -4 MPa aproximadamente dependiendo de la época del año. Cabe aclarar que *S. praecox* no es reportada como una especie suculenta ni tiene el aspecto de tal, pero sus tejidos parecen presentar un almacenamiento de agua considerable (datos sin publicar) como en dichas plantas.

Al comparar los valores de  $\psi_f$  a *S. praecox* y *D. viscosa* con especies (*Cocoloba liebmannii* y *Jacquinia pungens*) de una selva tropical caducifolia (Fanjul y Barradas, 1985) se aprecia que estas últimas registraron valores tan bajos como -4 MPa en la época de secas, muy similar a los  $\psi_f$  en *D. viscosa*. Por otro lado los valores máximos que registraron dichas especies asíncronas fueron alrededor de -0.2 MPa, y *D. viscosa* presentó un valor máximo aproximadamente de -1.3 MPa, se observó que los valores  $\psi_f$  de *D. viscosa* son muy similares a los de *Cocoloba liebmannii* y *Jacquinia pungens*.

El análisis de regresión múltiple indicó que la respuesta estomática en *S. praecox* en la época húmeda es afectada por las variables que en orden de importancia son: diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja, temperatura de la hoja y radiación fotosintéticamente activa (Tabla 1), mientras que en *D. viscosa* en esta misma época las variables que afectan mayormente al comportamiento estomático fueron: temperatura ambiente, diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja y potencial hídrico (Tabla 2).



En *D. viscosa* al analizar las dos épocas juntas y en la época húmeda las variables más importantes fueron la temperatura del aire, la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja y el potencial hídrico y durante la época seca la temperatura de la hoja y la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja fueron las variables de mayor importancia.

Como puede observarse cada especie responde a variables distintas a través del tiempo, de ahí que sus rangos de conductividades también sean diferentes, en *S. praecox* durante todo el tiempo el intervalo fue de 1.12 a 597.14  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y en *D. viscosa* de 0.68 a 776.40  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . En esta última especie durante la época húmeda y seca los intervalos registrados fueron de 17.3 a 776.40 y 0.68 a 233.76 respectivamente.

Estos valores mínimos y máximos indican que *S. praecox* permite salir agua en menor cantidad en comparación con *D. viscosa* de lo que puede deducirse que *S. praecox* pareciera que nunca se encuentra en estrés hídrico en comparación con *D. viscosa* aunado a que cuando la época seca se presenta deja caer sus hojas, mostrando un mecanismo evasor de la sequía en donde la transpiración se reduce pudiendo subsistir en la época seca con contenidos de agua relativamente altos, mientras que *D. viscosa* podría ser una planta menos economizadora ya que permite salir más agua cuando dispone de mayor cantidad (por efecto de la lluvia que a su vez incrementa el contenido en sus tejidos) en comparación de cuando es escasa, pero presenta un control estomático efectivo para enfrentar la sequía.

Los intervalos de conductividad estomática de ambas especies fueron muy amplios sobrepasando los valores registrados  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en diferentes grupos de plantas que son mencionados por Jones (1992), sin embargo existen grupos a los cuales se asemejan más como al de herbáceas cultivables cuyo intervalo va de 60 a casi 600  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  con un promedio de 250  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y al grupo de herbáceas cultivables C4 cuyo intervalo es de 70 a 460  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  con un promedio aproximado de 210  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

Se observó que la conductividad estomática fue mayor en relación a los valores que se reportan en plantas del desierto cuyos valores son menores a 200  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y que plantas leñosas siempreverdes cuyo valor máximo de conductividad es de 210  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

Es muy importante tener en cuenta que no solo las variables que se han considerado en este estudio son las que influyen en el comportamiento estomático, podría mencionarse por ejemplo la disponibilidad de agua en el suelo, la concentración de CO<sub>2</sub> interno y los niveles de ácido abscísico (Whitehead *et al.*, 1981; Gutiérrez *et al.*, 1994a) y posiblemente los altos índices de contaminación en la atmósfera como el ozono. Vinculado a esto existen otros factores como el ritmo circadiano y la interacción de los diferentes factores involucrados (Jones, 1992) lo que puede explicar las correlaciones bajas en las mediciones realizadas en ambientes naturales (Dolman y Van derburg, 1988).

Tabla 1. Resultados del análisis de regresión múltiple ( $p < 0.05$ ) del efecto de las diferentes variables microclimáticas y fisiológicas en la conductividad estomática de *S. praecox*.

$r^2 = 0.28301$	Ajuste 0.2758	Paso 5	MSE 18168.70	$p < 0.05$	g.l. 298
Variables en el modelo	Coefficientes.	F	Variables no incluidas en el modelo	P. Corr.	F
2. T. hoja	22.0488	56.9353	1. T. del aire	0.1064	3.3992
3. RFA	0.05834	19.3055	5. $\psi_f$	0.0197	0.1155
4. DPV	-140.566	81.5766			

Tabla 2. Resultados del análisis de regresión múltiple ( $p < 0.05$ ) del efecto de las diferentes variables microclimáticas y fisiológicas en la conductividad estomática de *D. viscosa* (a) durante todo el periodo de estudio, (b) en la época de lluvia y (c) en la época seca.

(a) Epoca de lluvias y época seca

$r^2 = 0.60202$	Ajuste 0.60035	Paso 5	MSE 11686.19	$p < 0.05$	g.l. 715
-----------------	----------------	--------	--------------	------------	----------

Variables en el modelo	Coefficiente.	F	Variables no incluidas en el modelo	P. Corr.	F
1. T. del aire	34.239	387.1798	2. T. hoja.	0.0692	3.4348
4. DPV	-163.28	320.9278	3. RFA	0.0024	0.0042
5. $\psi_f$	48.965	32.4984			

(b) Epoca de lluvias

$r^2 = 0.30591$	Ajuste 0.29986	Paso 5	MSE 21921.73	$p < 0.05$	g.l. 344
-----------------	----------------	--------	--------------	------------	----------

Variables en el modelo	Coefficiente.	F	Variables no incluidas en el modelo	P. Corr.	F
1. T. del aire	31.842	116.4113	2. T. hoja	0.0538	0.9940
4. DPV	-109.362	84.3830	3. RFA	0.0141	0.0679
5. $\psi_f$	57.715	4.5240			

(c) Epoca seca

$r^2 = 0.12659$	Ajuste 0.12138	Paso 5	MSE 1253.59	$p < 0.05$	g.l. 367
-----------------	----------------	--------	-------------	------------	----------

Variables en el modelo	Coefficiente.	F	Variables no incluidas en el modelo	P. Corr.	F
2. T. hoja	17.154	48.4837	1. T. del aire	0.0935	3.2312
4. DPV	-81.612	41.3582	3. RFA	0.0222	0.1811
			5. $\psi_f$	0.0458	0.7710

Tabla 3. Resultados del análisis de regresión múltiple del efecto de las diferentes variables microclimáticas y fisiológicas en la conductividad estomática de *D. viscosa* considerando los valores de RFA menores a  $900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $p < 0.05$ ) (a) durante todo el periodo de estudio, (b) en la época de lluvia y (c) en la época seca.

(a) Época seca y época húmeda

$r^2 = 0.58007$	Ajuste 0.5712	Paso 5	MSE 13568.08	$p < 0.05$	g.l. 544
-----------------	---------------	--------	--------------	------------	----------

Variables en el modelo	Coficiente.	F	Variables no incluidas en el modelo	P. Corr.	F
1. T del aire	33.9678	274.2825	2. T. hoja	0.0019	0.0019
4. DPV	-166.358	224.3143	3. RFA	0.0427	0.9931
5. $\psi_f$	43.6302	19.3195			

(b) Época húmeda

$r^2 = 0.28215$	Ajuste 0.2747	Paso 5	MSE 23317.13	$p < 0.05$	g.l. 290
-----------------	---------------	--------	--------------	------------	----------

Variables en el modelo	Coficiente.	F	Variables no incluidas en el modelo	P. Corr.	F
1. T. del aire	31.5558	90.1457	2. T. hoja	0.0105	0.0317
4. DPV	-136.442	53.4691	3. RFA	0.0748	1.6271
5. $\psi_f$	51.06254	4.7460			

(c) Época seca

$r^2 = 0.06615$	Ajuste 0.05587	Paso 5	MSE 1278.186	$p < 0.05$	g.l. 215
-----------------	----------------	--------	--------------	------------	----------

Variables en el modelo	Coficiente.	F	Variables no incluidas en el modelo	P. Corr.	F
2. T. hoja	11.4794	14.0961	1. T. del aire	0.0655	1.0780
4. DPV	54.5779	11.1289	3. RFA	0.0540	0.7318
			5. $\psi_f$	0.0417	0.4355

Tabla 4. Resultados del análisis de regresión múltiple del efecto de las diferentes variables microclimáticas y fisiológicas en la conductividad estomática de *D. viscosa* considerando los valores de RFA menores a  $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $p < 0.05$ ) (a) durante todo el periodo de estudio, (b) en la época de lluvia y (c) en la época seca.

(a) Epoca seca y época húmeda

$r^2 = 0.57565$	Ajuste 0.57123	Paso 5	MSE 14090.23	$p < 0.05$	g.l. 348
-----------------	----------------	--------	--------------	------------	----------

Variables en el modelo	Coficiente.	F	Variables no incluidas en el modelo	P. Corr.	F
1- T. del aire	31.38122	160.3314	2. T. hoja	0.0570	1.2482
3. RFA	0.15874	6.9110			
4. DPV	-172.1114	150.7553			
5. $\psi_r$	42.2530	11.3033			

(b) Epoca húmeda

$r^2 = 0.32989$	Ajuste 0.31725	Paso 5	MSE 22604.21	$p < 0.05$	g.l. 212
-----------------	----------------	--------	--------------	------------	----------

Variables en el modelo	Coficiente.	F	Variables no incluidas en el modelo	P. Corr.	F
1. T. del aire	26.236	42.9457	2. T. hoja	0.0471	0.4683
3. RFA	0.4256	14.8483			
4. DPV	-128.229	27.7954			
5. $\psi_r$	77.528	8.0956			

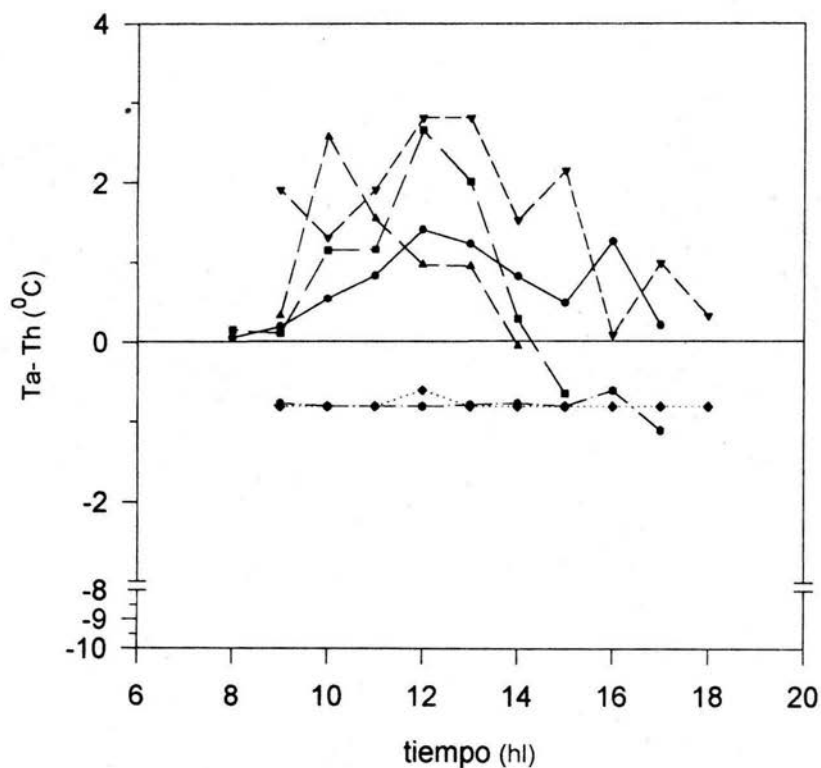


Fig. 9 Diferencia de la temperatura del aire y temperatura de la hoja en *D. viscosa* durante la época húmeda, considerando los días:

—●— 13 de julio, —■— 30 de julio, —▲— 9 de agosto,  
 —▼— 10 de agosto y durante la época seca sólo se muestran  
 ◆◆ 28 de enero y ●— 17 de febrero ya que en los demás  
 la diferencia de temperaturas es constante ( $0.8^{\circ}\text{C}$ ) durante todo  
 el día. Cada punto representa el promedio de cinco hojas.

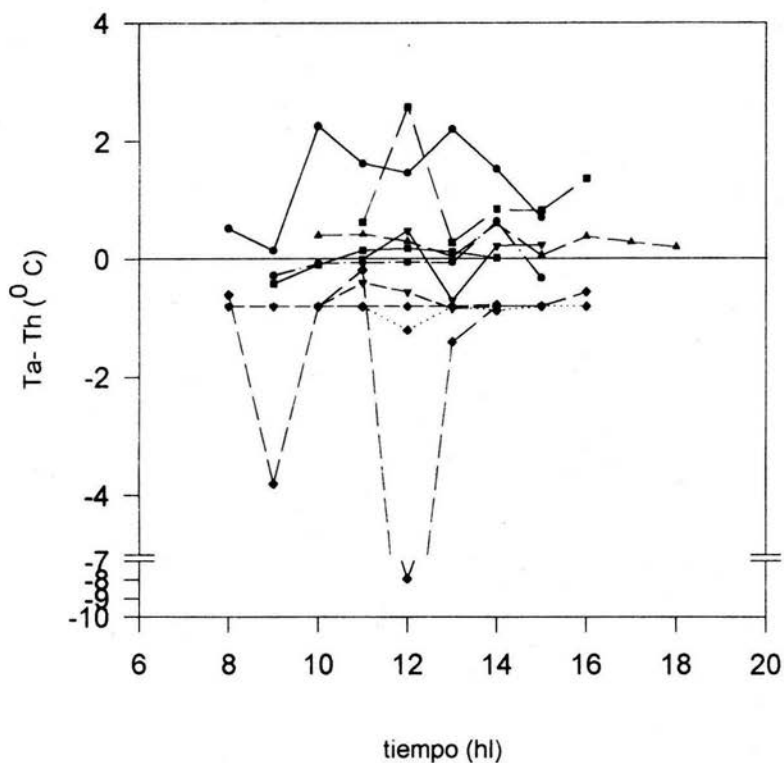


Fig. 10 Diferencias de la temperatura ambiente y de la hoja en *S. praecox*,  
 —●— 13 de julio    —●— 30 de julio    —■— 9 de Agosto  
 —▲— 10 de agosto    —■— 7 de septiembre    —▼— 10 de septiembre  
 —◆— 24 de septiembre    —◆— 25 de septiembre    —▼— 23 de octubre  
 Cada punto representa el promedio de cinco hojas.



## 6. CONCLUSIONES

La conductividad estomática de *S. praecox* fue afectada por la temperatura de la hoja, la radiación fotosintéticamente activa y por la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja.

La conductividad estomática en *D. viscosa* fue afectada por la temperatura ambiente, temperatura de la hoja, la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja y el potencial hídrico, dependiendo de la época del año en el que algunas variables fueron más importantes.

La diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja fue la variable ambiental que siempre influyó en el comportamiento estomático en ambas especies sin importar la época del año.

La radiación fotosintéticamente activa no tuvo influencia en ninguna época del año para *D. viscosa* cuando su valores fueron mayores a los  $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

*S. praecox* y *D. viscosa* presentan mecanismos diferentes para poder sobrevivir durante la época en que el agua es escasa, *S. praecox* evade la sequía perdiendo sus hojas y *D. viscosa* la enfrenta regulando su conductividad estomática y tolerando potenciales hídricos bajos. Dichas características les confieren a ambas especies capacidad para poder habitar en la Reserva del Pedregal de San Angel.

Finalmente se concluye que hacen falta más estudios sobre conductividad estomática en otras especies tanto de la Reserva del Pedregal de San Angel como de otros sitios, a fin de entender más su fisiología y su relación con el medio, y aprovechar su posible potencial (en reforestación, por ejemplo) y para entender el funcionamiento de las comunidades vegetales.

## 7. REFERENCIAS

- Aguilera, C. M. y R. Martínez. 1986. **Relaciones Agua-Suelo-Planta- Atmósfera.** Departamento de Enseñanza, Investigación y Servicio en Irrigación. Chapingo, México. 248 pp.
- Assman, S. M. y D. A. Grantz 1990. Stomatal response to humidity in surgance and soybean: effect of vapor pressure difference on the kinetics of the blue light response. **Plant, Cell and Environment** 13, 163-169.
- Barceló C. J., G. Nicolas, B.Sabater y R. Sánchez. 1988. **Fisiología Vegetal.** Ed. Pirámide S. A, México. 823 pp.
- Barradas, V. L. 1994. **Instrumentación Biometeorológica.** Fondo de Cultura Económica, S. A. México, D. F. 113 pp.
- Bidwell, R. G. 1993. **Fisiología Vegetal.** AGT editor, S.A. México, D.F. 784 pp.
- Billings, W. D. 1968. **Las Plantas y el Ecosistema.** Centro Regional de Ayuda Técnica. México, D. F. 168 pp.
- Cruizat, P. y M. T. Tyree. 1990. La subida de la savia en los árboles. **Mundo Científico** 103, 25-32.
- Daubenmire, R. F. 1979. **Ecología Vegetal. Tratado de Autoecología de Plantas.** Limusa, México, D. F. 496 pp.
- Devlin, R. M. 1982. **Fisiología Vegetal.** Ed. Pueblo y Educación, Barcelona. 468 pp.
- Dolman, A. J. y G. J. Van der burg. 1988. Stomatal behaviour in an oak canopy. **Agricultural and Forest Meteorology** 43, 99-108.
- Ellesworth, D. S. y P. B. Reich 1992. Water relations and gas exchange of *Acer saccharum* seedlings in contransting natural light and water regimes. **Tree Physiology** 10, 1-20.
- Enciso de la Vega, S. 1979. Las Lavas de el Pedregal. **Ciencia y Desarrollo** 25,89-93.
- Fanjul, L., R. Arreola-Rodriguez y M. P. Méndez-Castrejón. 1985. Stomatal responses to environmental variables in shade and sun grown coffe plants in México. **Expl. Agric.** 21, 249-258.

- Fanjul, L. y V. L. Barradas. 1985. Stomatal behaviour of two heliophile understorey species of a tropical deciduous forest in México. *Journal of Applied Ecology* 22, 943-954.
- Fitter, A. H. y R. K. Hay. 1987. **Environmental Physiology of Plants**. Academic Press, New York 423 pp.
- Fitchner, K. y E. D. Schulze. 1990. Xylem water flow in tropical vines as measured by a steady state heating method. *Oecologia* 82, 355-361.
- Grantz, D. A. y F.C. Meinzer. 1990. Stomatal response to humidity in a surgance field: simultaneous porometric and micrometeorological measurements. *Plant, Cell and Environment* 13, 27-37.
- Gutiérrez, M. V., F. C. Meinzer y D. A. Grantz. 1994a. Regulation of transpiration in coffee hedgerows: covariation of environmental variables and apparent responses of stomata to wind and humidity. *Plant, Cell and Environment* 17, 1305-1313.
- Gutiérrez, R. M., R. San Miguel, T. Nava y A. Larqué-Saavedra. 1994b. **Métodos Avanzados en Fisiología Vegetal Experimental**. Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas. Texcoco, Méx. 86 pp.
- Hamerlynck, E. y A. K. Knapp. 1996. Photosynthetic and stomatal responses to high temperature and light in two oaks at the western limit of their rango. *Tree Physiology* 16, 557-565.
- Hodgkinson, K. 1992. Water relations and growth of shrubs before and after fire in a semi-arid woodland. *Oecologia* 90, 467-473
- Jones H.G. 1992. **Plants and Microclimatie**. Cambridge University Press, Cambridge. 428 pp.
- Kramer, J. P. 1974. **Relaciones Hídricas de Suelos y Plantas**. Una Síntesis Moderna. Edutex, S. A., México D. F. 206 pp.
- Lange, O. L., P. S. Nobel, C. B. Osmond y H. Ziegler. 1982. **Physiological Planta Ecology II. Water Relations and Carbon Assimilation**. Encicl. Plant. Physiol. New. Ser., Vol 12B. Springer-Verlag:Berlín. 230 pp
- Larqué-Saavedra, A. y C. Trejo. 1990. **El Agua en las Plantas**. Trillas, México, D. F. 88 pp.
- Lira, R. H. 1994. **Fisiología Vegetal**. Trillas, México, D. F. 218 pp.
- Loustau, D., P. Berbigier, P. Roumagnac, C. Arruda-Pacheco, J. S. David, M. I. Ferreira, J. S. Pereira y R. Tavares. 1996. Transpiration of a 64-year-old maritime pine stand in Portugal. *Oecologia* 107, 33-42.

- Mansfield, T. A. 1971. Los estomas: dispositivos sensores versátiles pero difíciles sujetos de experimentación. *Journal of Biological Education* 5, 115-123.
- Maynard, H. G. y D. M. Orcutt. 1987. *La Fisiología de las Plantas bajo Estrés*. John Wiley y Sons, New York 206 pp.
- Mazliak, P. 1976. *Fisiología Vegetal. Nutrición y Metabolismo*. Ed. Omega, México, D. F. 350 pp.
- Medina, E. 1977. *Introducción a la Ecofisiología Vegetal*. Serie de Biología. Monografía 16 OEA.
- Meinzer, F. C., G. Goldstein, P. Jackson, N. Holbrook, M. V. Gutiérrez y J. Cavelier. 1995. Environmental and physiological regulation of transpiration in tropical forest gap species: the influence of boundary layer and hydraulic properties. *Oecologia* 101, 514-522.
- Méndez-Castrejón, M. P. y R. Arreola-Rodríguez. 1985. *Estado hídrico y respuestas estomáticas en plantas de café (Coffea arabica) expuestas a sol y sombra*. Tesis de licenciatura. ENEP Iztacala UNAM. 247 pp.
- Meyer, S., D. A. Bernard y R. Böhhning 1976. *Introducción a la Fisiología Vegetal*. Ed. Universitaria de Buenos Aires 579 pp.
- Nilsen, E. T., M. R. Sharifi, P. W. Rundel, I. N. Foresty y J. R. Ehleringer. 1990. Water relations of stem succulent trees in north-central Baja California. *Oecologia* 82, 290-303.
- Odum, E. P. 1972. *Ecología*. Ed. Interamericana, México, D. F. 538 pp.
- Pemadasa, A. 1979. Movements of abaxial and adaxial stomata. *New Phytol.* 82, 69-80.
- Pérez, G. F. y J. B. Martínez-Laborde. 1994. *Introducción a la Fisiología Vegetal*. Ed. Mundi-prensa, Madrid. 208 pp.
- Raschke, K. 1975. Stomatal action. *Ann. rev. Physiol.* 26,309-340.
- Ray, P. M. 1988. *La Planta Viviente*. Cía editorial continental. México, D:F. 272 pp.
- Rojas, M. G. 1972. *Fisiología Vegetal*. McGraw-Hill, México, D. F. 252 pp.
- Rojo, A. 1994. Compilador. *Reserva Ecológica "Pedregal de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo"* Compilación. Ed. Impresos del Valle de México, D. F. 410 pp.

- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Angel. An. Esc. Nac. Cien. Biol. IPN 8, 8:59-129
- Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski. 1985. Flora Fanerogámica de México. Vol. 2 Pub. 15. Instituto de Ecología, A. C., México, D. F. 674 pp.
- Rzedowski, J. 1986. Vegetación de México. Limusa, México, D. F. 432 pp.
- Sala, O. E., W. K. Lavenrgh y C. P. Reid. 1982. Water relations: a new dimension for niche separation between *Bouteova gracilis* and *Agropyron smithii* in North American semi-arid grasslands. *Journal of Applied Ecology* 19, 647-657.
- Salisbury, B. F. y C. W. Ross. 1985. *Plant physiology*. Ed. Wadsworth Publishing Company, Belmont, California 540 pp.
- Sánchez-Huerta, J.B.C. 1990. Análisis de algunas variables meteorológicas y su área de influencia en Ciudad Universitaria, D. F. durante el periodo de 1963 a 1983. Tesis de licenciatura en Geografía. Fac. de Filosofía y Letras, UNAM 115 pp.
- Sánchez, S. O. 1976. La Flora del Valle de México. Ed. Herrero, S.A., México, D. F. 519 pp.
- Santos, D. M. y N. Ochoa. 1990. Adaptación de las plantas al déficit hídrico. *Ciencia* 41,333-344.
- Soberón, J. y G. Jiménez. 1991. Ecología hipotética del Pedregal de San Angel. *Ciencia y Desarrollo* 17,25-38.
- Steward, F. C., J. F. Sutcliffe y J. E. Dale. 1986. *Plant physiology*. Vol. IX. Water and solutes in plants. Academic Press, Inc. 611 pp.
- Squire, G. R. 1978. Stomatal behaviour of tea (*Camellia sinensis*) in relation to environment. *Journal of Applied Ecology* 15, 287-301.
- Sutcliffe, J. 1979. *Las Plantas y el Agua*. Ediciones Omega, Barcelona. 91 pp.
- Taiz, L. y E. Zeiger. 1991. *Plant Physiology*. Benjin/Cummings Publishing Company, California, E. U. A. 565 pp.
- Tinoco-Ojanguren, C. 1986. Relaciones hídricas en especies de Piper de diferentes microhábitats en una selva baja caducifolia. Tesis de maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias UNAM. 91 pp.
- Tinoco-Ojanguren, C. y W. Pearcy 1992. Dynamic stomatal behaviour and its role in carbon gain during lightflecks of a gap phase and an understory Piper especies acclimated to high and low light. *Oecología* 92, 222-228.

- Torres, R. E. 1983. **Agrometeorología**. Diana, México, D. F. 150 pp.
- Turner, N. C. 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. **Plant and soil**. 58, 339-366.
- Valiente-Banuet, A. y G. E. De Luna. 1990. Una lista florística actualizada para la Reserva del Pedregal de San Angel, México, D. F. **Acta Botánica Mexicana** 9, 13-30.
- Vickery, M. L. 1982. **Ecología de Plantas Tropicales**. Limusa, México, D. F. 232 pp.
- Warrit, B. J., J. Landsberg y M. R. Thorpe. 1980. Responses of apple leaf stomata to environmental factors. **Plant, Cell and Environment** 3, 13-22.
- Weier, E. T., G. R. Stocking y M. C. Barbour. 1980. **Botánica**. Limusa, México, D. F. 741 pp.
- Whitehead, D., D. U. Okali y F. Fasehun. 1981. Stomatal response to environmental variables in two tropical species during the dry season in Nigeria. **Journal of Applied Ecology** 18, 571-587.
- Zar, J. H. 1984. **Bioestatistical Analysis**. Pentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, E.U.A. 718 pp.

## APENDICE A

Análisis de varianza (ANOVA) del potencial hídrico foliar entre *S. praecox* y *D. viscosa*,  $p < 0.05$ , durante la época húmeda.

Origen de la variación	Suma de cuadrados	g. l.	Cuadrado medio	Valor de F	Nivel de significancia
Entre grupos	8434.9698	1	8434.9698	731.553	0.0000
Dentro de los grupos	7598.4144	659	11.5302		
Total	16033.384	660			

## APENDICE B

Análisis de varianza (ANOVA) del potencial hídrico foliar entre la época seca y la época húmeda en *D. viscosa*,  $p < 0.05$

Origen de la variación	Suma de cuadrados	g. l.	Cuadrados medios	Valor de F	Nivel de significancia
Entre grupos	230.91948	1	230.91948	999.99	0.000
Dentro de los grupos	100.89021	662	0.15240		
Total	381.80969	663			



## APENDICE C

Análisis de varianza (ANOVA) de la conductividad estomática entre *D. viscosa* y *S. praecox*  $p < 0.05$ , durante la época húmeda.

Origen de la variación	Suma de Cuadrados	g. l.	Cuadrado medio	Valor de F	Nivel de significancia
Entre grupos	3284312	1	3284312	149.181	0.0000
Dentro de los grupos	14508282	659	2015.6		
Total	17792594	660			

## APENDICE D

Análisis de varianza (ANOVA) de la conductividad estomática en *D. viscosa* entre la época seca y la época húmeda,  $p < 0.05$

Origen de la variación	Suma de cuadrados	g. l.	Cuadrados medios	Valor de F	Nivel de significancia
Entre grupos	9946476	1	9946476.4	633.038	0.000
Dentro de los grupos	10401543	662	15712.3		
Total	20348020	663			