



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

EFFECTO DE LA ONTOGENIA FOLIAR SOBRE LA EFICIENCIA
DEL USO DEL AGUA DE DOS ESPECIES DEL
PEDREGAL DE SAN ANGEL.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
B I O L O G A
P R E S E N T A
MARIA ANGELICA CERVANTES ALCAYDE



DIRECTOR DE TESIS: DR. VICTOR JUIS BARRADAS MIRANDA



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION E2004AR

TESIS CON
SELLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis 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.



INSTITUTO NACIONAL
AUTÓNOMO DE ESTUDIOS
Y INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Efecto de la ontogenia foliar sobre la eficiencia del uso del agua de dos especies del Pedregal de San Ángel."

realizado por María Angélica Cervantes Alcayde

con número de cuenta 09122829-1 , quien cubrió los créditos de la carrera de:

Biología.

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

A t e n t a m e n t e

Director de Tesis Propietario Dr. Víctor Luis Barradas Miranda

Propietario Dra. Alma Delfina Lucía Orozco Segovia

Propietario Dra. María del Pilar Huante Pérez

Suplente M. en C. María Guadalupe Barajas Guzmán

Suplente M. en C. María Esther Sánchez Coronado

Consejo Departamental de Biología

FACULTAD DE CIENCIAS

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez



FE DE ERRATAS

- En el apartado 5, correspondiente a RESULTADOS, el último enunciado del segundo párrafo de la página 43 dice: "Los análisis estadísticos correspondientes indicaron que no existen diferencias significativas entre ninguna de las categorías ($F_{(3, 98)} = 2.51, p = 0.09$) (Apéndice 5). Debe decir: **"Los análisis estadísticos correspondientes indicaron que existen diferencias significativas entre las hojas maduras y las hojas viejas ($F_{(3, 98)} = 4.14, p = 0.03$) (Apéndice 5)"**.
- En el apartado 5, correspondiente a RESULTADOS, el primer enunciado del último párrafo de la página 44 dice: "En lo que atañe a la eficiencia del uso del agua, los valores máximos de esta variable fisiológica se presentaron en las hojas maduras de *Buddleia cordata*, pero sólo fueron significativamente mayores que los valores de las hojas jóvenes de *Senecio praecox* y que los de las hojas maduras de *Buddleia cordata*. Debe decir: **"En lo que atañe a la eficiencia del uso del agua, los valores máximos de esta variable fisiológica se presentaron en las hojas maduras de *Buddleia cordata*, pero sólo fueron significativamente mayores que los valores de las hojas jóvenes de *Senecio praecox* y que los de las hojas viejas de *Buddleia cordata*"**.
- En la página 68 del apartado 7, correspondiente a CONCLUSIONES, el primer enunciado del quinto y último párrafo dice: "La eficiencia del uso del agua no experimenta modificaciones estadísticamente significativas en el curso de la vida de las hojas en *Buddleia cordata*, mientras que en *Senecio praecox* sólo hay diferencias entre las hojas jóvenes y las hojas maduras. Lo anterior..." Debe decir: **"La eficiencia del uso del agua presenta modificaciones estadísticamente significativas únicamente entre las hojas jóvenes y las hojas maduras de *Senecio praecox* y entre las hojas maduras y las hojas viejas de *Buddleia cordata*. La constancia en los valores de esta variable fisiológica..."**.
- En la página 82, correspondiente al APÉNDICE 5, la última tabla –(c) Eficiencia del uso del agua–, tiene como valor de p , en la comparación entre hojas maduras y hojas viejas, 0.13. Debe tener, como valor de p en esta comparación, **0.02899**.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	I
RESUMEN	III
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	4
2.1 La longevidad de las hojas: sus implicaciones ecológicas y características de acuerdo a la fenología de las plantas	4
2.2 Transpiración, fotosíntesis y eficiencia del uso del agua	7
2.3 La ontogenia foliar	11
2.3.1 Descripción del proceso ontogenético	11
2.3.2 Cambios anatómicos foliares durante la ontogenia	17
2.3.3 Cambios de la conductancia estomática y la asimilación de CO ₂ durante la ontogenia	19
3. HIPÓTESIS	22
4. OBJETIVOS	22
5. MATERIALES Y MÉTODO	24
Sitio de estudio	24
4.1 Material Vegetal	25
4.2 Desarrollo experimental	27
4.2.1 Medición de la asimilación de CO ₂ y la transpiración, cálculo de la Eficiencia del Uso del Agua y descripción de su comportamiento en el tiempo	27
4.2.2 Medición del crecimiento y longevidad de las láminas foliares	30
4.3 Análisis de suelo	33
4.4 Análisis de los datos	34
5. RESULTADOS	37
5.1 Comportamiento de la asimilación de CO ₂ , de la transpiración y de eficiencia del uso del agua	37
5.2 Comportamiento de la Tasa Relativa de Crecimiento foliar, del Área Foliar y de la longevidad foliar	45

5.3 Contenido de nutrientes de los suelos	49
6. DISCUSIÓN	50
6.1 Sobre el comportamiento de la Asimilación de CO ₂ , la Transpiración y la Eficiencia del Uso del Agua	50
6.2 Sobre el comportamiento de la Tasa Relativa de Crecimiento foliar, del Área Foliar y de la longevidad	57
6.3 Sobre el contenido de nutrientes del suelo de cada una de las especies	62
6.4 Sobre cuál de las dos especies presenta la estrategia más adecuada para establecerse en el Pedregal de San Ángel y ser incluida en proyectos de restauración ecológica	64
7. CONCLUSIONES	68
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	70
APÉNDICES	78

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. Víctor Luis Barradas Miranda la asesoría y enseñanzas brindadas durante el desarrollo de este trabajo.

Agradezco a la Dra. Alma Orozco Segovia, a la Dra. María del Pilar Huante Pérez, a la Maestra en Ciencias María Guadalupe Barajas Guzmán y a la Maestra en Ciencias María Esther Sánchez Coronado por su cuidadoso trabajo de revisión y sus valiosas sugerencias, comentarios y correcciones.

Quisiera reiterar mi agradecimiento a María Esther por haber aportado consejos muy valiosos relacionados con la parte de este trabajo correspondiente al cálculo y comparación del crecimiento, así como por haberme facilitado el uso del medidor de Área Foliar y haber tenido una excelente disposición siempre que le pedí ayuda. Asimismo, quiero externarle a Guadalupe Barajas (Lupita) mi más profundo agradecimiento por sus extensas, estimulantes y clarificadoras explicaciones sobre Estadística, por darme excelentes ideas para los análisis de los resultados de este trabajo, por su serenidad y por ser un ejemplo para mí en muchos aspectos.

Agradezco también a Martha América Plata Álvarez por sus valiosas clases, consejos y trucos relacionados con la utilización de *Table Curve*, *Sigma Plot* y cualquier otro programa que haya necesitado utilizar para realizar este trabajo, así como por su solidaridad siempre que la he necesitado.

Doy las gracias al Laboratorio de Análisis de Suelo del Instituto de Ecología, A.C., a cargo del Dr. Daniel Geissert Kientz, por haber hecho los análisis de contenido de nutrientes de las muestras de suelo empleados en este trabajo.

Agradezco a César Rueda Ángeles por su ayuda para realizar las figuras que ilustran la forma en la que fueron calculadas las áreas foliares, así como por su paciencia y buena voluntad.

Agradezco al Geógrafo José Benito Sánchez Huerta, quien trabaja en el Observatorio Meteorológico del Colegio de Geografía (adscrito a la Facultad de

Filosofía y Letras) por haberme facilitado amablemente los datos referentes a las temperaturas mínimas mensuales y a las temperaturas promedio mensuales registradas en el Pedregal durante los años en que se efectuó este trabajo.

Agradezco a Jaina por haberme enseñado cuán cálido puede ser un laboratorio, así como a Alfredo por su amistad desinteresada y porque me enseñó mucho de lo que sé del CIRAS-1 y de cualquier otra cosa en la que él pudo ayudarme; a Renato, Lorena (la querida Lorex), Gustavo, Tere, Betzabé (Betzita), Daniel Degollado, Daniel Juárez, Polo y Alejandro, por ser los mejores compañeros de laboratorio que uno podría tener. A Ricardo León Rico, por su sentido del humor (el mejor) , porque me enseñó a Virulo y por ser un gran amigo que, además, sabe Estadística.

Agradezco y externo mi cariño a René (la Rana) Cerritos Flores, por su inteligencia, calidez, amistad, opiniones sobre cine y maravillosas fotos, así como a Javier Medina Sánchez y Emilio Estrada Ruiz por ser tan buenos amigos.

A la beca Alcayde-Cervantes-DeCserna, por su inestimable cobertura material y afectiva. A mi mamá, porque su sola presencia es un aliciente y una esperanza; a mi papá, por su cariño, su profunda inteligencia y su concepción de las cosas, que influyó en gran medida sobre la mía propia; al Dr. De Cserna, por su cariño y extraordinario ejemplo.

A la propietaria de la sonrisa más conmovedora que he conocido, única y exclusivamente porque está aquí y eso es suficiente para darle las gracias: la pequeñísima y maravillosa Sofía *bubble*; a sus autores, Malena y Lorenzo, no sólo por ser responsables de su hechura, sino también por ser quienes son y por ser como son.

Agradezco, finalmente, al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca y los recursos brindados en el marco del proyecto G0011-N, con nombre "Restauración Ecológica: Investigación básica sobre propagación, establecimiento y sobrevivencia de especies nativas".

RESUMEN

En este trabajo se midieron la asimilación de CO₂ y la transpiración de varias hojas provenientes de cuatro individuos de *Senecio praecox* (especie perteneciente al estrato herbáceo) y de cuatro individuos de *Buddleia cordata* (especie perteneciente al estrato arbustivo o arbóreo), todos ellos propagados a partir de estacas colectadas en el Pedregal de San Ángel. Las mediciones se efectuaron, en promedio, cada cinco días, desde que las hojas brotaron hasta que las mismas murieron, utilizando un analizador de gases infrarrojo abierto y portátil (PP-Systems, CIRAS-1); con los resultados obtenidos, se calculó la eficiencia del uso del agua. La finalidad de tales mediciones y cálculos fue observar el comportamiento de estas variables en el curso de la ontogenia foliar, a fin de relacionarlo con la fenología de estas especies, puesto que *S. praecox* es una especie caducifolia mientras que *B. cordata* es una especie perennifolia.

Senecio praecox exhibió valores más altos de asimilación de CO₂ (11.08 μmol CO₂ m⁻²s⁻¹) y de transpiración (9.20 mmol H₂O m⁻²s⁻¹) que *Buddleia cordata* (8.02 μmol CO₂ m⁻²s⁻¹ y 6.07 mmol H₂O m⁻²s⁻¹, respectivamente), pero no hubo diferencias significativas entre la eficiencia del uso del agua presentada por estas dos especies.

El comportamiento de la asimilación de CO₂ y de la transpiración en *Senecio praecox* y en *Buddleia cordata*, así como de la eficiencia del uso del agua en esta última, se caracterizó por presentar, al inicio, una fase de ascenso en los valores de tales variables, seguida por una fase en la que dichos valores fueron máximos y, finalmente, una fase de descenso en los mismos. La eficiencia del uso agua de *S. praecox*, en cambio, sólo presentó las dos primeras etapas.

Las hojas jóvenes de *S. praecox* exhibieron los valores más altos de asimilación de CO₂ y de transpiración, lo que significa que alcanzó en un momento anterior de su desarrollo ontogenético, si se le compara con *B. cordata*, su máximo desempeño fisiológico, puesto que *Buddleia* presentó los valores máximos de estas dos variables en la etapa de maduración de las hojas.

Con la finalidad de establecer el posible efecto de las estaciones sobre el crecimiento del área foliar y la longevidad de las hojas en estas dos especies, se realizaron mediciones semanales de la longitud y de diversas anchuras de numerosas hojas, provenientes de catorce individuos de *Senecio praecox* y de doce individuos de *Buddleia cordata*, desde el momento en que brotaron hasta el momento en que murieron. Previamente, se efectuaron correlaciones lineales entre las áreas foliares de un conjunto de hojas (obtenidas con un medidor de área foliar LI-COR, modelo LI-1600) y las áreas calculadas utilizando sus longitudes y anchuras. A partir de esos cálculos se estimó la Tasa Relativa de Crecimiento foliar, que fue significativamente mayor en las hojas de *Senecio praecox* ($0.049 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$) que en las hojas de *Buddleia cordata* ($0.028 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$), mientras que, en el caso de la longevidad foliar, *S. praecox* exhibió valores significativamente más bajos (103 días) que los característicos de *B. cordata* (153 días).

Estos resultados fueron perfectamente congruentes con la fenología de cada una de estas especies, ya que *Senecio praecox* es una especie caducifolia mientras que *Buddleia* es una especie perennifolia.

La Tasa Relativa de Crecimiento foliar fue, lo mismo para *Senecio praecox* que para *Buddleia cordata*, significativamente mayor en las hojas de invierno ($0.071 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y $0.036 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectivamente) que en las hojas de verano (que exhibió un valor de $0.044 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en *S. praecox* y uno de $0.024 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en *B. cordata*), mientras que la longevidad fue significativamente menor en las hojas de invierno de ambas especies (con 100 días en la primera de estas especies y 137 días en la segunda) que en las hojas de verano (variable que exhibió un valor de 114 días en *Senecio praecox* y uno de 171 días en *Buddleia cordata*).

1. INTRODUCCIÓN

El Pedregal de San Ángel es un área de gran riqueza biológica, pues en ella habitan numerosas especies, tanto de climas tropicales como templados, sin importar su pequeña superficie y la disponibilidad irregular de algunos recursos, como el agua (pues el clima es marcadamente estacional) o los nutrientes (pues, en general, el suelo es de muy poca profundidad y pobre en nitrógeno y fósforo). La abundancia y heterogeneidad de especies que caracterizan al Pedregal son atribuibles a su accidentada topografía, que determina la presencia de gran cantidad de microambientes con condiciones lumínicas, térmicas y de acumulación de suelo muy diversas (Cano y Meave, 1996). Por otro lado, tal riqueza de especies hacen necesaria la conservación y expansión de esta zona, cuya extensión se reduce año tras año a consecuencia de la urbanización.

En el Pedregal de San Ángel, las especies de fenología caducifolia representan una fracción muy importante del total, habiendo menor abundancia de especies de fenología perennifolia (Rojo, 1994). Las primeras presentan características particulares que las hacen muy distintas de las especies perennifolias. Así, mientras que las primeras exhiben altas concentraciones de nitrógeno foliar, mayores tasas de crecimiento relativas, niveles superiores de nitrógeno asignados a la construcción de tejido fotosintético y longevidades foliares relativamente cortas, las segundas tienen contenidos de nitrógeno foliar menores por unidad de masa, tasas de crecimiento relativas más pequeñas, niveles considerablemente menores de nitrógeno destinado a formar parte del tejido fotosintético y longevidades foliares mayores (Lambers *et al.*, 1998). Debido a sus altos niveles de nitrógeno asignado para la construcción de tejido fotosintético, las plantas caducifolias presentan índices de asimilación de carbono y, por consiguiente, de fotosíntesis, mayores que las especies perennes, pero tienden a habitar ambientes o microhabitats ricos en recursos y capaces de mantener sus elevadas tasas de crecimiento (Reich *et al.*, 1991a), mientras que las especies perennifolias muestran

mayor resistencia en lugares donde las condiciones ambientales (como la temperatura, la cantidad de agua o el contenido de nutrientes del suelo) son marcadamente desfavorables (Reich *et al.*, 1992), creyéndose, por tanto, que este tipo de fenología incrementa la eficiencia del uso de nutrientes de las plantas (Jonasson, 1995).

Los niveles de fotosíntesis son afectados, además, por otros factores, entre los cuales hay que destacar la edad de la hoja (Sicher y Bunce, 1997), puesto que estos órganos, en el curso de su desarrollo ontogenético, atraviesan por tres fases (la fase logarítmica, la fase exponencial y la fase de senescencia) en las que la tasa fotosintética y la conductancia estomática exhiben valores muy diferentes.

No obstante, puede decirse, en términos generales, que el comportamiento de estas variables se caracteriza por presentar un agudo incremento hasta llegar a un valor máximo, alcanzado casi siempre antes de que concluya la expansión de la hoja, tras lo cual sobreviene un declive más lento en la tasa fotosintética (Šesták, 1981). Se dice que las hojas progresan de un estado heterotrófico (que corresponde a su etapa de juventud) a un estado autotrófico (correspondiente a la etapa de madurez) (Esau, 1987), volviendo, durante la senescencia, a perder su carácter autosuficiente. Este conjunto de cambios, que conforman la ontogenia foliar, ha sido estudiado básicamente en plantas cultivadas, habiendo muy pocas investigaciones en plantas silvestres (Woolhouse, 1987).

Dadas las diferencias entre las características que son propias de las especies caducifolias y las que lo son de las especies perennifolias, y considerando que la longevidad de las hojas se modifica, incluso, en función de la estación del año en que éstas brotan, es muy posible que la manera de enfrentar el cambio de estaciones sea muy distinta en *Senecio praecox* (de fenología caducifolia) respecto a *Buddleia cordata* (que es una especie perennifolia); estas dos especies habitan en el Pedregal de San Ángel y se cuentan entre las más dominantes en la parte baja de este hábitat.

Las variables fisiológicas utilizadas en este trabajo, realizado bajo condiciones de irrigación controlada (asimilación de CO₂, transpiración y eficiencia del uso del agua en el curso de la ontogenia foliar, Tasa Relativa de Crecimiento foliar y

longevidad de las hojas) constituyen indicadores muy útiles sobre las diferencias fisiológicas que exhiben las plantas en función de su fenología y, por ello, sobre la manera en que deben ser empleadas en un proyecto de restauración ecológica en el Pedregal de San Ángel.

Este trabajo forma parte del proyecto número G0011-N financiado por el CONACYT, cuyo nombre es "Restauración Ecológica: investigación básica sobre propagación, establecimiento y sobrevivencia de plantas nativas".

2. ANTECEDENTES

2.1 La longevidad de las hojas: sus implicaciones ecológicas y características de acuerdo a la fenología de las plantas

Las especies que se caracterizan por tener longevidades foliares cortas y otras características relacionadas, como una alta concentración de nitrógeno foliar con base en la masa o un Área Foliar Específica alta, tienden a habitar ambientes ricos en recursos o microhabitats que se caracterizan por su abundancia aunque estén localizados en ambientes pobres en recursos. En cambio, las especies con mayores longevidades foliares y menor contenido de nitrógeno foliar o Área Foliar Específica, crecen en ambientes con temperaturas bajas, con escasez de agua o con bajos contenidos de nutrientes (Reich *et al.*, 1992).

De acuerdo con lo anterior, la mayor longevidad foliar ha sido observada en lugares infértiles (Aerts, 1995; Berendse y Aerts, 1987, *en* Lambers *et al.*, 1998) y, en cualquier especie, la retención de las hojas se incrementa en lugares con alta infertilidad (Lambers *et al.*, 1998).

Por ello, la extensión del tiempo de retención de las hojas en las especies perennifolias, que es, a menudo, mayor que en las especies caducifolias, se considera una adaptación fisiológica de gran importancia en el mejoramiento del balance de carbono y en el aprovisionamiento de las nuevas hojas con nutrientes. Además, las especies perennes reabsorben un mayor porcentaje de nutrientes, antes de la abscisión de las hojas, que las plantas caducifolias. Se cree que la combinación de una mayor eficiencia en la reabsorción de nutrientes y un mayor lapso de vida de las hojas, deriva en un mayor tiempo de residencia de los nutrientes en las plantas perennes, lo que da como resultado una mayor asimilación de carbono por unidad de nutrientes invertida que en las especies caducifolias. Por ello, la forma de vida perennifolia incrementa la eficiencia del uso de nutrientes en las plantas (definida como la ganancia de carbono por unidad de nutrientes invertida -Jonasson, 1995-) y, con ello, reduce la limitación de nutrientes

en suelos con baja disponibilidad de los mismos (Small 1972, Schlesinger y Chabot 1977, Chapin 1980, Chabot y Hicks 1982, Aerts y van der Peil 1993). En sentido inverso, las longevidades foliares pequeñas y la caducifoleidad son consideradas adaptaciones que conducen a una rápida tasa de crecimiento (Coley 1988) y a evitar la sequía (Axelrod 1966, *en Reich et al., op. cit.*) u otros estreses estacionales, como los inviernos fríos (Reich *et al.*, 1991b).

Lo mencionado en el párrafo anterior significa que la forma de vida caducifolia parece ser favorecida en lugares en los que se alternan periodos marcadamente favorables con periodos poco benignos para la ganancia de carbono, mientras que las comunidades conformadas por especies perennifolias dominan en regiones estacionales, en las que siempre hay condiciones poco favorables debido a la baja fertilidad del suelo y/o a la disponibilidad del agua y en las que hay estaciones favorables muy breves y estaciones desfavorables muy prolongadas, o tienen alguna combinación de estos u otros factores (Reich *et al.*, 1992).

Aparentemente, los costos de la construcción de la hoja (considerados en términos de la inversión de carbono y energía requeridos) están positivamente correlacionados con la longevidad foliar, dado que el riesgo de herbivoría se incrementa con la duración de la vida de la hoja y, por consiguiente, las hojas que tienen una vida más larga invertirían mayores recursos en la síntesis de estructuras o compuestos de protección (Feeny 1976, Rhoades y Cates 1976, Bryant *et al.* 1985, *en Williams et al.*, 1989), como la lignina, diversos taninos o compuestos fenólicos. Dado que la inversión inicial para la producción de hojas de vida larga es mayor que la requerida para las hojas de vida corta, un incremento en el tiempo de residencia de estos órganos garantiza la recuperación de la inversión inicial de carbono; en el caso de las hojas de vida corta, éstas tienen costos de construcción iniciales posiblemente menores que aquellos de las hojas perennes o de vida más larga, o bien mayores tasas de ganancia de carbono que las últimas (Chabot y Hicks, 1982; Mooney y Gulmon, 1982; Johnson y Tieszen 1976, Miller y Stoner 1979, *en Williams et al.*, 1989). En este sentido, varios investigadores han probado, en experimentos efectuados en diversas especies de plantas, que la Tasa Relativa de Crecimiento de las hojas decrece a medida que

se incrementa su longevidad, que la Tasa de Crecimiento Absoluta de la altura de árboles jóvenes disminuye al incrementarse la longevidad foliar (Reich *et al.*, 1992), que las hojas con longevidades pequeñas tienen mayor Área Foliar Específica, mayor concentración de N (con base en la masa) y son más delgadas que las hojas con longevidades más grandes (Chabot y Hicks 1982, Mooney y Gulmon 1982).

La longevidad de las hojas presenta valores que fluctúan entre algunas semanas (en las especies de más rápido crecimiento), hasta años en ciertos organismos perennes e, incluso hasta una década, en algunas plantas (Chabot y Hicks, 1982; Ewers and Schmid 1981, *en* Jonasson, 1995). En todo caso, esta característica está vinculada con otras que pueden, eventualmente, reflejar el hábitat o el nicho de una especie en particular (Reich *et al.*, 1991a). Estos vínculos parecen ser universales en la naturaleza y, por ello, pueden brindar una relación cuantitativa que permita efectuar comparaciones ecológicas entre varios sistemas; por ejemplo, la longevidad foliar propia de cada especie está relacionada con la tasa fotosintética, el Área Foliar Específica (o la relación entre el área foliar y la materia seca de la hoja), la concentración de nitrógeno foliar, la proporción de Área Foliar (o la proporción entre el área foliar total de un individuo y la materia seca del mismo) y la Tasa Relativa de Crecimiento foliar, variables, todas ellas, que tienen valores más altos en las especies con longevidades foliares más breves (Reich *et al.*, 1992). Aun más, de acuerdo con algunos autores, en comunidades vegetales compuestas por especies con hojas de vida larga, aunque las diferencias entre el desempeño fisiológico de las distintas especies quizás sean ligeras, las diversas longevidades podrían tener una fuerte influencia sobre la acumulación de follaje y el reciclaje de los nutrientes (o la eficiencia en el uso de los mismos) en dichas comunidades (Aerts, 1990; Gosz 1981, *en* Reich *et al.*, 1992).

El incremento en la elevación (Ewers y Schmid 1981, *en* Reich *et al.*, 1992), la disminución de la luz incidente (provocada, por ejemplo, por el sombreado de las hojas superiores) (Schoettle, 1990; Nilsen *et al.* 1987, *en* Reich *et al.*, 1992) y la contaminación crónica del aire (Reich 1983, *en* Reich *et al.*, 1992) son factores

que incrementan la longevidad de las hojas en diversas especies. Asimismo, la magnitud de esta característica depende, en plantas que producen hojas continuamente, del momento de nacimiento o emergencia de las mismas; en algunas especies, esta variable tiene un valor mayor en las hojas que nacen en invierno, mientras que en otras especies dicho valor es más alto en las hojas que emergen en verano. Lo anterior implica que las plantas asignan diferentes cantidades de recursos a sus nuevas hojas de acuerdo a la disponibilidad temporal de los mismos; así, una hoja a la que le fueron asignados pocos recursos durante su etapa de crecimiento, vivirá poco tiempo pero habrá contribuido fotosintéticamente, al morir, con la planta (Meave, 1987). Otro factor que altera la longevidad de las hojas en algunas especies es la posición de las mismas en la rama o en la planta (Bazzaz, 1984a; Bazzaz y Harper 1977, Jones 1985, Porter 1984, *en* Meave, 1987).

2.2 Transpiración, fotosíntesis y eficiencia del uso del agua

Las hojas son órganos vegetales cuya contribución para la adquisición de nutrientes y agua por parte de la planta es fundamental, pues la apertura de los estomas posibilita el ascenso de este líquido como resultado de la fuerza de succión producida por el gradiente de potencial hídrico existente entre el suelo, la planta y la atmósfera. Asimismo, en dichos órganos se llevan a cabo los diferentes procesos que, en conjunto, constituyen la fotosíntesis y la respiración, entre los cuales están la captación de CO₂ proveniente de la atmósfera y la liberación de este compuesto cuando es desechado como producto de la respiración (Salisbury y Ross 1994, Jones 1992).

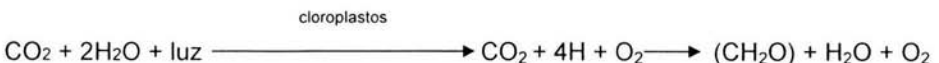
La evaporación del agua contenida en las plantas se denomina **transpiración** y es dada a la atmósfera principalmente a través de los estomas, ubicados casi siempre en el envés de las hojas (Jones, 1992). A través de los estomas sale de las plantas más del 90% del agua que transpiran e ingresa a las mismas el CO₂ (Jones, *op. cit.*). Debido a que para las plantas es vital absorber dióxido de carbono, comúnmente se dice que el aparato estomático evolucionó a causa de

este requerimiento y la consecuencia desventajosa es la transpiración. No obstante, este fenómeno puede haberse convertido en una ventaja, pues se considera que la evaporación del agua es un potente proceso refrigerante y, en ocasiones, el único medio de transferencia neta de calor al medio (Salisbury y Ross, 1994).

La fuerza impulsora de la transpiración es el gradiente de densidad de vapor del agua, del interior de la hoja a la atmósfera; tal gradiente está fuertemente influenciado por tres factores: 1) el grosor de la capa límite, que es la zona de transferencia de un fluido que se encuentra en contacto con un objeto, en este caso la hoja; 2) el déficit de presión de vapor; 3) la temperatura de la hoja. De este modo, un crecimiento del gradiente de temperatura incrementa agudamente el gradiente de densidad de vapor, dado que la densidad de vapor máxima del aire aumenta conforme lo hace la temperatura (Salisbury y Ross, 1994; Jones, 1992).

La fotosíntesis, por otro lado, es el único mecanismo de entrada de energía para la biosfera, con la única excepción de los productos del metabolismo de las bacterias quimiosintéticas (Salisbury y Ross, 1994). Parte de la energía libre que se almacena en los productos de la fotosíntesis es transferida, posteriormente, al proceso de la respiración en forma de compuestos de alta energía que pueden ser empleados para procesos de síntesis y mantenimiento del vegetal (Jones, 1992).

El proceso global consiste en la oxidación de agua y en la reducción de CO_2 para formar compuestos orgánicos, entre los que destacan los carbohidratos, lo cual se describe en la fórmula de la reacción de Hill (Jones, 1992):



En la respiración, los carbohidratos atraviesan un proceso de oxidación que culmina con la formación de moléculas de dióxido de carbono, mientras que el oxígeno es reducido y da origen a moléculas de agua, exactamente al contrario de lo que ocurre en la fotosíntesis (Salisbury y Ross, 1994).

En esta fórmula aparece la luz, que tiene las siguientes funciones esenciales: 1) impulsar a los electrones provenientes del agua a reducir el NADP^+ y convertirlo

en NADPH; 2) suministrar la energía necesaria para obtener ATP a partir de ADP y P_i . Una vez que se forman el ATP y el NADPH, la energía de estas moléculas se emplea en el proceso de reducción de CO_2 y la síntesis de carbohidratos (Gepstein, 1988; Jones, 1992; Salisbury y Ross, 1994). El efecto neto del proceso fotosintético es, entonces, la transformación de un mol de agua y la producción de un mol de O_2 por cada mol de CO_2 que es reducido hasta la formación de azúcares ($(CH_2O)_6$). Se puede definir la fotosíntesis neta (P_n) como la diferencia entre el índice de fijación de CO_2 (P_g) y el índice de pérdida de CO_2 debido a la respiración (R) (Jones, 1992).

La fotosíntesis está dividida en tres componentes separados, los cuales son: (I) las reacciones luminosas, en las cuales la energía radiante es empleada para generar NADPH y ATP; (II) las reacciones oscuras, en las que el CO_2 es reducido bioquímicamente, hasta formar azúcares, empleando los compuestos de alta energía (NADPH y ATP) generados en las reacciones luminosas; (III) aprovisionamiento de CO_2 a partir del aire, tras lo cual esta molécula es transferida al lugar de reducción en los cloroplastos (Gepstein, 1988; Jones, 1992; Lambers *et al.*, 1998).

La tasa fotosintética máxima que puede alcanzar una hoja es llamada **capacidad fotosintética foliar**, definiéndosele como la tasa fotosintética por unidad de área foliar cuando la irradiación está en el punto de saturación, las concentraciones de dióxido de carbono y de oxígeno molecular son normales, la temperatura es óptima y la humedad relativa es alta (Salisbury y Ross, 1994).

Varios factores influyen la fotosíntesis, y entre ellos es imposible olvidar el potencial hídrico del suelo, que se relaciona de manera lineal con la tasa fotosintética (Marín Ch. y Pérez de Azkue, 1999), la edad de la hoja, que también influye de manera decisiva en este proceso (Sicher y Bunce, 1997) y la presencia de flores o frutos adyacentes, que genera incrementos en la tasa fotosintética de las hojas de hasta 23% y aumentos en la conductancia estomática de hasta 29% (Chapin III *et al.*, 1991).

Incluso la edad del individuo determina el valor de la tasa fotosintética en las herbáceas, donde los valores máximos de este parámetro a menudo

corresponden a las plantas que han atravesado el primer tercio de la fase vegetativa de su vida (Šesták, 1981). Las tasas fotosintéticas pueden variar incluso entre las hojas de un mismo individuo; así, las hojas sombreadas de la parte inferior de una planta contienen menos azúcares y almidón que aquellas de la parte superior, además de exhibir menores tasas respiratorias. Lo anterior permite afirmar que la capacidad fotosintética de muchas hojas es muy plástica y depende de las condiciones microambientales (Lambers *et al.*, 1998; Salisbury y Ross, 1994).

Es interesante mencionar que las especies con breves temporadas de crecimiento (como las especies alpinas –que viven en ambientes donde la duración diurna es moderada y hay altos niveles de irradiación– o las especies árticas –donde los días son largos y hay bajos niveles de irradiación–) presentan capacidades fotosintéticas que exceden tanto a la respiración que son capaces de duplicar su peso seco en un mes o menos (Salisbury y Ross, 1994).

La eficiencia del uso del agua (**WUE**, por sus siglas en inglés) puede ser descrita como la proporción de materia seca producida respecto al consumo de agua de una planta (Salisbury y Ross, 1994) o como la relación entre la asimilación neta y la pérdida de agua (Jones, 1992). Las definiciones precisas de la asimilación o uso del agua difieren entre autores, dado que, por ejemplo, la pérdida de agua puede ser expresada en unidades de masa o en moles, mientras que la asimilación puede ser expresada en términos del intercambio neto de CO_2 (P_n , ya sea en unidades de masa o molares), del crecimiento o producción de materia seca (Y_d) o de la productividad (Y) (Jones, 1992). La pérdida de agua puede ser expresada en términos de agua transpirada (E_t) o evaporación total (E) (Jones, *op. cit.*).

Independientemente de la forma en que la eficiencia del uso del agua es expresada, hay gran evidencia de que, para una especie dada, la **WUE** en un ambiente estacional puede ser sorprendentemente constante en una amplia gama de condiciones ambientales (como distintos suministros de agua –la **WUE** no sufre modificaciones por el grado de aridez ambiental-, o de nutrientes). Sin embargo, cuando el clima cambia en un ambiente dado, los valores absolutos de eficiencia

del uso del agua son variables (Jones, 1992).

En todo caso, las diferencias entre las especies son muy consistentes y están claramente relacionadas con la ruta fotosintética. Así, según análisis hechos en plantas sembradas en macetas, para las plantas C_3 los valores de **WUE**, expresados como Y_d/E_i , fluctúan entre 0.88×10^3 y 2.65×10^3 kg/kg $m^{-2}s^{-1}$, mientras que en el caso de las plantas C_4 , los valores de **WUE** se ubican entre 3.88×10^3 y 2.44×10^3 kg/kg $m^{-2}s^{-1}$ (Jones, 1992).

2.3 La ontogenia foliar

2.3.1 Descripción del proceso ontogenético

La *ontogenia* se define como el "desarrollo de un organismo, órgano, tejido o célula desde el comienzo hasta la madurez" (Esau, 1987).

La ontogenia foliar ha sido estudiada, primordialmente, en unas pocas especies de plantas cultivadas (como varios cereales, el tabaco, el rábano y el frijol, entre otros) escogidas para la investigación en virtud de su abundancia e importancia económica. Tales estudios, si bien han contribuido al conocimiento de este fenómeno, han sido efectuados en especies que tienen hojas con una vida relativamente corta y con una alta proporción de clorénquima respecto al tejido vascular y el de soporte (Woolhouse, 1987).

El desarrollo de la hoja es una secuencia de cambios bioquímicos y fisiológicos programados genéticamente (Stoddart y Thomas, 1982).

Uno de los procesos más visibles que ocurren durante el desarrollo ontogénico es el aumento del tamaño de los individuos o de los órganos que los constituyen, fenómeno que es llamado **crecimiento**. A continuación, se presenta un modelo del crecimiento del maíz (Salisbury y Ross, 1994) (Figura 2.1).

En la **fase logarítmica** que se muestra en la Figura 2.1, el tamaño del órgano o individuo aumenta en forma exponencial con el tiempo (Salisbury y Ross, 1994).

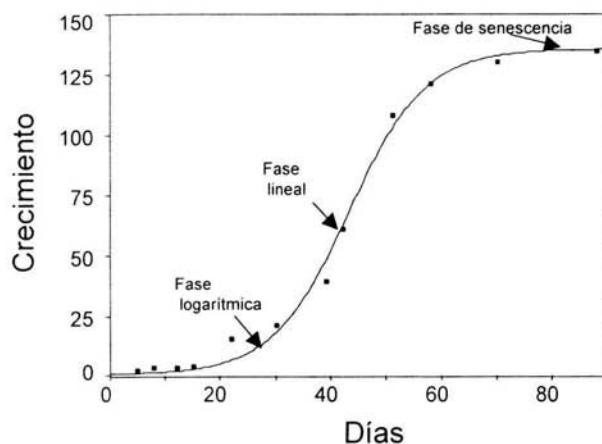


Figura 2.1 Modelo *sigmoide* del crecimiento de numerosas plantas anuales y las partes individuales de múltiples vegetales. Se caracteriza por la presencia de tres fases principales: la logarítmica, la lineal y la de senescencia (Sinnot, 1960; Richards 1969, en Salisbury y Ross, 1994).

En esta fase, el contenido de clorofila del follaje se incrementa linealmente con el logaritmo de la edad y la tasa de asimilación fotosintética neta está correlacionada positivamente con el contenido de clorofila (Hutchinson *et al.*, en Rodríguez *et al.*, 1990).

Durante la **fase lineal**, por otro lado, el incremento en el tamaño continúa a una velocidad constante (y, usualmente, la mayor en el curso de toda la vida de la planta u órgano de la misma) por algún tiempo (Salisbury y Ross, 1994). El aumento en el área foliar está acoplado con el incremento no sólo en el volumen de las células, sino también en el número de cloroplastos. El tamaño de estos organelos aumenta a la par que el tamaño de la lámina foliar y el contenido de clorofila. El incremento en el tamaño de la hoja también está acompañado por cambios en la frecuencia de cloroplastos juveniles, maduros y en proceso de degeneración (Šesták, 1981).

Tras las dos primeras fases, sobreviene el periodo de madurez de las hojas, en el que se modifican tanto la fisiología como la morfología de las hojas. En

Hedera, por ejemplo, las hojas maduras parecen más masivas (lo que significa que son más gruesas y tienen un peso foliar específico mayor) y presentan una Tasa de Asimilación Neta por unidad de área más alta que el follaje joven, posiblemente debido a una frecuencia estomática mayor y a un consecuente incremento en la conductancia (Hutchinson *et al.*, en Rodríguez *et al.*, 1990).

Finalmente, la **fase de senescencia** (que se entiende como el proceso de deterioro -genéticamente programado- que acompaña al envejecimiento y que conduce a la muerte de un órgano u organismo) se caracteriza por una velocidad de crecimiento decreciente y corresponde al periodo en el cual la planta u órgano de la misma alcanza su madurez (Šesták, 1981; Leshem *et al.*, 1986; Salisbury y Ross, 1994); dicho proceso no es una interrupción caótica de las funciones de las células, sino una pérdida gradual y ordenada de tales funciones que, vista desde un nivel autoecológico, tiene funciones adaptativas importantes, pues permite a los organismos retranslocar los nutrientes desde las hojas viejas (Lal *et al.*, 2001) y hacer frente a un ambiente cambiante o que, repentinamente, presenta condiciones estresantes, como deficiencia de agua (Noodén, 1988a).

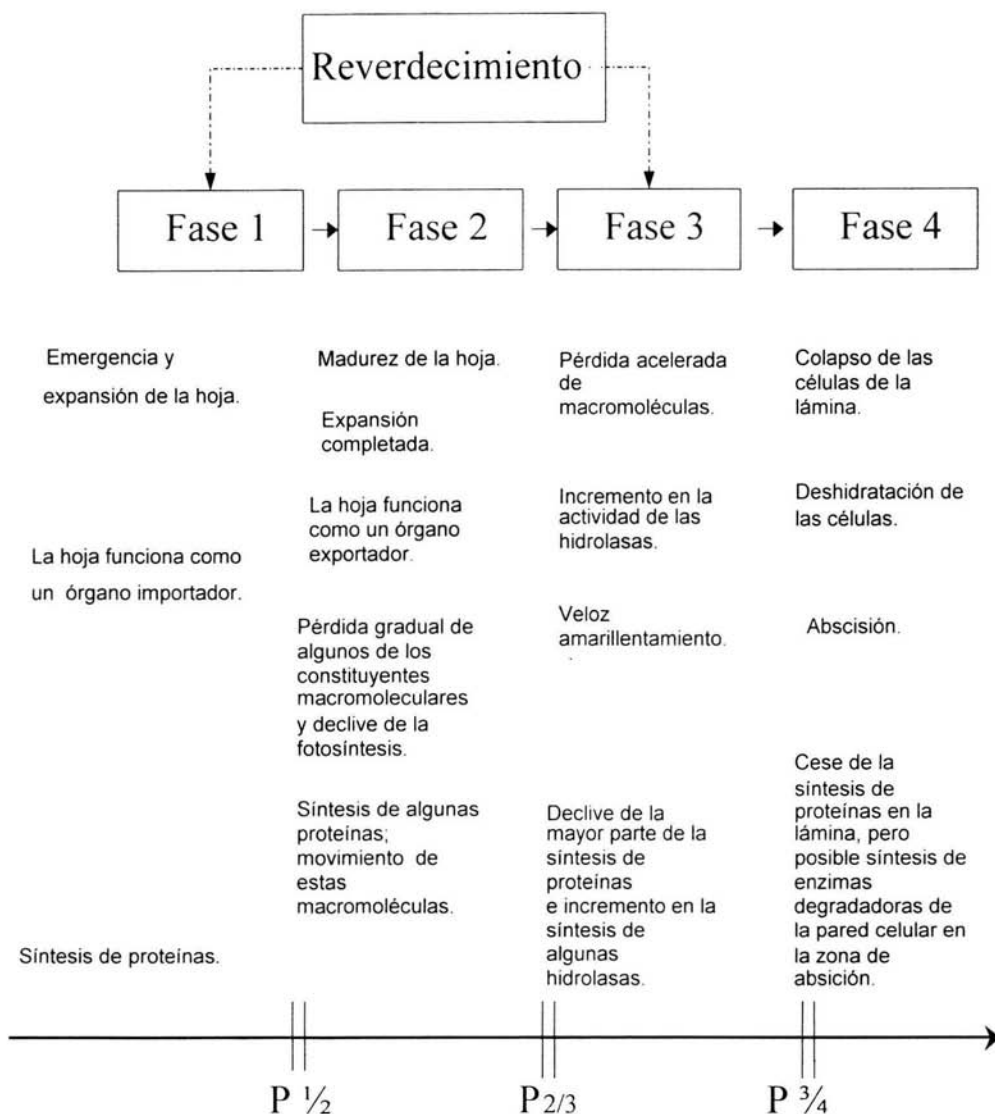
Aparentemente, el proceso de senescencia se inicia cuando la tasa fotosintética disminuye hasta estar debajo de cierto nivel umbral. Dicho nivel se aproxima o es igual al punto de compensación en el cual la hoja no aporta más carbono fijado o reducido al resto de la planta. Los mecanismos exactos que inician el envejecimiento de las hojas en respuesta a la disminución de la fotosíntesis son desconocidos, aunque diversas hipótesis apuntan a los niveles intracelulares de azúcares u otros productos fotosintéticos (Hensel *et al.* 1993, King *et al.* 1995, en Gan y Amasino, 1997).

Paralelamente, la senescencia es acompañada por el declive en la concentración de N foliar, en el Área Foliar Específica (Reich *et al.*, 1992) y en la masa de la hoja, la cual disminuye aproximadamente 10%, en la mayoría de las especies, durante esta etapa (Jonasson, 1995).

En términos moleculares, el proceso ontogenético se describe, muy apropiadamente, en el esquema que se muestra en el Cuadro 2.1, tomado de Woolhouse (1987).

Si la hoja ha de beneficiar a la planta, su ganancia de carbono debe superar la cantidad de este elemento que la planta destinó a su formación, mantenimiento y protección. Sin embargo, como se puede ver en el Cuadro 2.1, cuando la hoja es joven debe usar más carbono previamente fijado del que ella misma capta; los recursos importados provienen de las hojas exportadoras más viejas que están conectadas vascularmente con las hojas en desarrollo (Esau, 1987). Cuando la expansión de la hoja se completa, es provechosa o útil para la planta porque fija más carbono del que usa (Salisbury y Ross, 1994). Al sobrevenir la senescencia, la hoja experimenta una disminución en la fijación de carbono y grandes cantidades de nitrógeno (proveniente, básicamente, de la clorofila, diversas proteínas y ARN, de acuerdo con Matoo y Aharoni, 1988) y de otros minerales son movilizados y expulsados antes de que caiga la hoja (Salisbury y Ross, 1994). Así, Thomas (1978) encontró que, en hojas cortadas de *Lolium temulentum*, más del 85% de la clorofila desapareció cinco días después de haberse efectuado la abscisión, al tiempo que la cantidad de proteínas solubles descendió en un 70%.

La disminución en la fijación de carbono que sobreviene con el final de la etapa de madurez y con la etapa de senescencia se ve acompañada por alteraciones en la ultraestructura de los cloroplastos, mismas que afectan directamente la cadena de transporte de electrones (que experimenta, en el frijol, una disminución de, aproximadamente, 80%) que es requerida para la producción de NADPH y ATP y que está acoplada al proceso de activación de algunas enzimas que son esenciales para la reducción del CO_2 (Woolhouse, 1987) durante el ciclo de Calvin, lo que, inevitablemente, reduciría la asimilación de CO_2 (Jenkins y Woolhouse 1981, Bricker y Newmann 1982, Holloway *et al.* 1983, en Gepstein, 1988). A pesar de estas alteraciones, la envoltura de los cloroplastos mantiene su integridad hasta que el proceso de degradación de las membranas internas prácticamente ha concluido (Gepstein, 1988). En el curso de la senescencia, se degrada más del 80% de la ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa (Rubisco) y la actividad de diversas enzimas proteolíticas y ARNasas experimenta un agudo incremento,



Cuadro 2.1 Esquema en el que se muestra el desarrollo ontogenético de las hojas dividido en cuatro fases. Los procesos que las componen se mencionan, en forma sintética, debajo del número de cada una de ellas. $P_{1/2}$, $P_{2/3}$ y $P_{3/4}$ representan los periodos de transición entre las diferentes fases.

mientras que se afectan los índices de síntesis y/o degradación de ciertas proteínas de los cloroplastos (Gepstein, 1988).

Se dice que las hojas progresan de un estado heterotrófico a uno autotrófico, importando fotosintatos durante su rápida expansión y exportando fotosintatos cuando alcanza su propia capacidad para fotosintetizar (Esau, 1987). Durante la senescencia, las hojas pierden su carácter autotrófico, siendo productoras muy deficientes de fotosintatos, pero se convierten en una fuente primordial de nitrógeno a medida que las proteínas contenidas en ella se hidrolizan y las moléculas resultantes de este proceso se redistribuyen en distintas partes de la planta, como podría ser el tallo (Gan y Amasino, 1997). La función de las hojas senescentes, entonces, es análoga a la de órganos de almacenamiento como el endospermo o los cotiledones de una semilla en curso de germinación (Thomas, 1978).

La velocidad del proceso de desarrollo de las hojas, la duración relativa del mismo y la duración de cada una de sus fases es controlada por diversos factores ambientales. Entre aquellos que aceleran el proceso de senescencia (y, con ello, contribuyen a disminuir el consumo de agua por parte de las hojas más viejas y menos productivas) se encuentran las temperaturas extremas, la sequía, el ozono, la deficiencia de nutrientes, las infecciones provocadas por patógenos, la falta de luz o la calidad de la misma, las heridas, etcétera. En sentido inverso, la senescencia se inhibe o retrasa, en muchos casos, si se impide que la planta florezca o produzca frutos (Engvild, 1989).

La senescencia foliar interviene de forma significativa en la composición de muchos productos agrícolas. La acumulación o reducción en el almacenaje de proteínas y carbohidratos en órganos vegetales como las hojas, las semillas, las raíces o los frutos, son afectadas por cambios, dependientes de la edad, en las rutas metabólicas (Peoples y Dalling, 1988; Leshem *et al.*, 1986). En este sentido, se ha visto que el rendimiento de ciertas especies de cultivos se relaciona inversamente con el índice de senescencia foliar después de la antesis (Wolfe *et al.*, 1988a).

Las hojas pueden experimentar dos patrones esenciales de senescencia. En el primero de ellos, característico de las especies con fenología perennifolia, estas estructuras envejecen en el marco de una senescencia progresiva, en la cual las hojas más antiguas se vuelven viejas mientras se producen hojas nuevas. En el segundo patrón de senescencia, correspondiente a las plantas con fenología caducifolia, todas las hojas envejecen juntas, relativamente, lo cual corresponde a un envejecimiento sincronizado sobre una base estacional (Noodén, 1988a)

Por otra parte, Hardwick y otros investigadores encontraron, en 1968, que en hojas de *Perilla* que aún no se escindían de la planta, el gran incremento en la respiración ocurrió únicamente en los estados más avanzados de la senescencia (Stoddart y Thomas, 1982, en Boulter y Parthier, 1982).

2.3.2 Cambios anatómicos foliares durante la ontogenia

El primer signo de desarrollo foliar consiste en divisiones en una de las tres capas de células más externas ubicadas en la proximidad de la superficie del ápice del tallo. Estas divisiones periclinales son seguidas del crecimiento de las células hijas, con lo que se produce el primordio foliar, cuya área superficial aumentará por las divisiones anticlinales. El ulterior desarrollo de las hojas consiste en la extensión continua hacia el exterior del primordio provocada por divisiones, tanto periclinales como anticlinales, que ocurren en la punta del mismo. Cuando la hoja tiene alrededor de un milímetro de longitud, se inicia la actividad meristemática en todas sus células. En las dicotiledóneas, la mayoría de las divisiones celulares se detiene mucho antes de que la hoja se haya expandido por completo; frecuentemente, el proceso de división celular concluye cuando la hoja tiene la mitad o menos de su tamaño final (Dale 1988, en Salisbury y Ross, 1994). Las células de la hoja joven son, entonces, pequeñas y compactas. Cuando la hoja se expande, las células del mesófilo concluyen su crecimiento antes de que lo hagan las células de la epidermis, por lo que ésta, durante su proceso de expansión, separa a las células del mesófilo y produce una gran cantidad de

espacios intercelulares, los cuales son llamados *aerénquima* (Salisbury y Ross, 1994).

El área y el número de células de una cierta región de las hojas se incrementan exponencialmente durante los dos primeros tercios de la duración del desarrollo. En esta etapa, la Tasa Relativa de Expansión (RER, por sus siglas en inglés) y la Tasa Relativa de División (RDR, por sus siglas en inglés) son constantes y similares en todas las zonas de una hoja; una vez transcurrido este periodo, RDR y RER se reducen de acuerdo con un gradiente que va de la punta a la base de las hojas (Granier y Tardieu, 1998).

El incremento en el área de la lámina de la hoja es, casi siempre, más rápido y termina antes que el incremento en la anchura de la hoja, mientras que la materia seca de una hoja y la materia seca por unidad de área foliar continúan acrecentándose lentamente durante casi toda la vida de la hoja (Šesták, 1981); en cierto momento, estas dos variables se estabilizan, durante algún tiempo y, finalmente, declinan (Lal *et al.*, 2001). En las dicotiledóneas, la división celular y la expansión de las hojas se desarrollan a lo largo de varias semanas y se sobrelapan temporalmente en todas las zonas de la hoja, mientras que en las monocotiledóneas estos fenómenos ocurren en el curso de unas horas (Granier y Tardieu, 1998). En ambos casos, sin embargo, la expansión de la superficie de la hoja está asociada con un aumento en el número y tamaño de los cloroplastos y en la cantidad de clorofila (Esau, 1987).

Los tejidos ubicados alrededor del sistema vascular de las hojas, los cuales son requeridos para el transporte de nutrientes, son los últimos en envejecer (Gan y Amasino, 1997).

En casi todas las especies, la abscisión de las hojas es precedida por la formación de una zona o capa de abscisión en la base del órgano implicado; dicha zona consiste en una o más capas de células parenquimatosas de paredes delgadas que son producto de divisiones anticlinales a través del peciolo (Salisbury y Ross, 1994). En esta zona (que es estructuralmente débil) se distinguen dos capas: la capa de abscisión o separación, a través de la cual ocurre la separación, y una capa protectora, la cual, durante la caída de las hojas,

protege a la superficie que queda expuesta de la desecación o invasión por parásitos (Esau, 1987). Antes de la caída, la lámina media de algunas células de la región distal de la zona de abscisión es digerida por una enzima degradadora de celulosa (la *celulasa*) y por varias pectinasas, que son sintetizadas y liberadas en y desde el citoplasma.

Paralelamente, se registra un rápido aumento en la respiración de las células de la región proximal de la zona de abscisión, en donde, además, una o más capas de células aumentan de tamaño. La digestión de la pared y las presiones derivadas de un crecimiento desigual en las células distales y las proximales provocan, en conjunto, la ruptura del peciolo y la consecuente caída del órgano (Salisbury y Ross, 1994). Tras la caída, se forma una capa protectora, o cicatriz, formada por sustancias como la suberina, que se acumulan en las paredes celulares y en los espacios intercelulares (Esau, 1987).

2.3.3 Cambios de la conductancia estomática y la asimilación de CO₂ durante la ontogenia

A medida que la hoja madura, la apertura de los estomas es más veloz y las aperturas logradas por los mismos se incrementan hasta que alcanzan un nivel óptimo o máximo de actividad. Posteriormente, a medida que la senescencia de las hojas avanza, las respuestas estomáticas se hacen más lentas y sus aperturas son cada vez más pequeñas. No obstante, los estomas de las hojas senescentes siguen siendo funcionales mucho después de que las células del mesófilo de la hoja se han vuelto amarillas. Por lo anterior, es posible decir que los estomas tienen la capacidad de funcionar a plenitud aún cuando sus células hayan envejecido, pero que factores como el contenido de carbono o de iones minerales de la hoja regulan la magnitud de sus aperturas (Willmer y Fricker, 1996).

En lo referente a la conductancia foliar máxima (g_{max}), su comportamiento en el curso de la ontogenia puede verse en la Figura 2.2, que representa los datos obtenidos a lo largo de la vida de la hoja primaria de *Phaseolus vulgaris* (Jones, 1992).

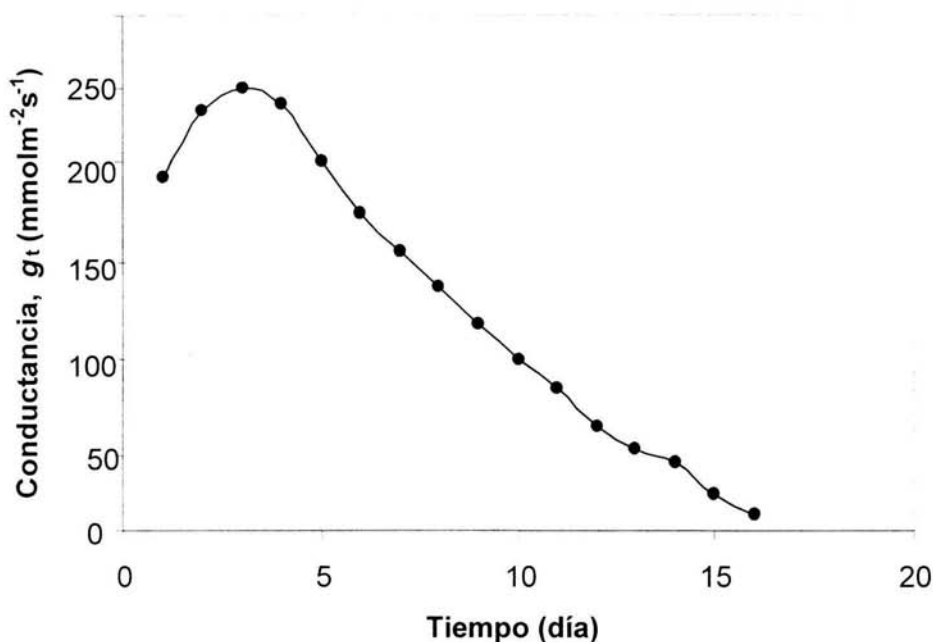


Figura 2.2 Variación en la conductancia estomática de las hojas primarias de *Phaseolus vulgaris* en función de la edad de las mismas.

Se ha encontrado que, al menos en plantas que no experimentan estrés, la resistencia estomática (o su inverso, la conductancia estomática) no experimenta alteraciones importantes hasta estados muy avanzados del proceso de senescencia, en los que la retranslocación de nutrientes ha avanzado mucho y el amarillamiento de las hojas está a punto de comenzar, momento en el que dicha resistencia atraviesa por un incremento importante (Noodén, 1988b).

El comportamiento de la tasa fotosintética en el curso de la ontogenia foliar, por su parte, se caracteriza por un agudo incremento hasta llegar a un valor máximo, alcanzado casi siempre antes de que concluya la expansión de la hoja, tras lo cual sobreviene un declive más lento en la tasa fotosintética (Šesták, 1981).

El curso de la actividad fotosintética durante la ontogenia foliar puede modificarse por la producción de flores o frutos en casi cualquier especie (Salisbury y Ross, 1994), ya que se desarrolla una competencia por los

nutrimentos entre los órganos vegetativos y los órganos reproductivos. Los últimos tienen gran capacidad de extraer minerales, azúcares y aminoácidos de las hojas, por lo que no son extrañas las observaciones que indican que la tasa de formación de hojas nuevas disminuye al avanzar la formación de los frutos, a los cuales aumenta el traslado de fotosintatos (Marín Ch. y Pérez de Azkue, 1999). Así, durante el proceso de acumulación de esas sustancias en las flores o los frutos, se desarrolla con frecuencia un decremento simultáneo de las cantidades presentes en las hojas, particularmente aquellas adyacentes a los órganos reproductivos.

Contrariamente a lo antes mencionado, Stoddart y Thomas (1982) sugirieron que la remoción de los vertederos en los que se depositan los recursos producidos por las hojas maduras (tales como las hojas jóvenes o las estructuras reproductivas) provoca que los carbohidratos se acumulen en las hojas maduras, que decrezca la fotosíntesis de las mismas y se induzca su senescencia (Crafts-Brandner *et al.*, 1984a).

Hay que destacar que la asimilación de CO_2 y la respiración no cambian de manera similar en las hojas senescentes; comúnmente, el descenso en la primera comienza antes que el declive en la segunda, caracterizándose por un mayor índice de disminución (Woolhouse, 1987), lo que coincide con las observaciones de que las mitocondrias mantienen su ultraestructura por un mayor periodo que los cloroplastos.

Schulze y Hall (1982) demostraron que existe una correlación lineal entre la conductancia estomática y la asimilación máxima de CO_2 durante la senescencia, por lo cual la concentración interna de CO_2 permanece inalterable en el curso de este proceso (Gepstein, 1988).

Como resultado del proceso de envejecimiento, se ha observado que el punto de compensación de CO_2 de las hojas senescentes es mucho más alto que el de las hojas maduras (Šestak, 1981), además de que hay un incremento en los niveles de fotoinhibición a medida que las hojas empiezan a envejecer (Murchie *et al.*, 1999).

3. HIPÓTESIS

Dado el contraste entre la fenología foliar de *Senecio praecox* (caducifolia) y *Buddleia cordata* (perennifolia), habrá diferencias entre la asimilación de CO₂, la transpiración y la Eficiencia del Uso del Agua de estas especies, siendo mayores en *S. praecox*, cuando ambas son mantenidas en un invernadero y en condiciones de irrigación semejantes y controladas.

Bajo un régimen de irrigación semejante y controlado, se encontrarán diferencias entre la Tasa Relativa de Crecimiento foliar y la longevidad de las hojas en individuos de *Senecio praecox* y *Buddleia cordata* mantenidos en invernadero; dado que la primera de estas especies es caducifolia, presentará una mayor Tasa Relativa de Crecimiento foliar y una menor longevidad foliar promedio que la segunda, que es perennifolia.

En condiciones de irrigación controlada y constante, se hallarán diferencias entre la Tasa Relativa de Crecimiento foliar y la longevidad de las hojas en la época fría y en la época cálida en cada especie, dado que el metabolismo de las plantas depende de la temperatura del ambiente; probablemente, ambos parámetros presentarán mayores valores en la época cálida, en individuos mantenidos en un invernadero, tanto en *S. praecox* como en *B. cordata*.

4. OBJETIVOS

GENERAL

Describir el efecto de la ontogenia sobre diversas características fisiológicas de las hojas de *Senecio praecox* D.C. y *Buddleia cordata* H.B.K., dos especies dominantes del Pedregal de San Ángel, así como el efecto de la época fría y cálida a través del año.

PARTICULARES

- Cuantificar la asimilación de CO₂ en el curso de la existencia de las hojas de *S. praecox* y *B. cordata*.
- Cuantificar la transpiración en el transcurso de la vida de las hojas de *S. praecox* y *B. cordata*.
- Evaluar la eficiencia del uso del agua a través del desarrollo de las hojas de *S. praecox* y *B. cordata*.
- Determinar la Tasa Relativa de Crecimiento foliar de *S. praecox* y *B. cordata* durante el periodo frío y el periodo cálido del año.
- Determinar la longevidad de las hojas de *S. praecox* y *B. cordata* durante el periodo frío y el periodo cálido del año.

4. MATERIALES Y MÉTODO

Sitio de estudio

Se trabajó con individuos de *Senecio praecox* y de *Buddleia cordata* obtenidos a partir de estacas colectadas en el Pedregal de San Ángel, área constituida por el derrame de lava proveniente del volcán Xitle hace, aproximadamente, 2,500 años (Schmitter, en Rojo, 1994). Debido a lo anterior, esta zona presenta una topografía heterogénea caracterizada por la presencia de hoyos, grietas, cuevas, pendientes y planos que, en conjunto dan lugar a una gran cantidad de microambientes, caracterizados por condiciones lumínicas, de acumulación de suelo e, incluso, de temperatura, muy diversas (Cano y Meave, 1996). El suelo del Pedregal es, en general, de muy poca profundidad, habiéndose originado por la acción conjunta del viento y de la acumulación de compuestos orgánicos. Se le clasifica como litosol, es moderadamente ácido, de textura arenosa-limosa y contiene gran cantidad de Potasio, Calcio y materia orgánica, si bien sus concentraciones de Nitrógeno y Fósforo aprovechables son, más bien, pobres (Rzedowski, 1994). Su clima es Cb (w_1) (w) que corresponde a templado con régimen de lluvias en verano, de acuerdo con la modificación a la clasificación climática de Köppen hecha por García (1964) y citada por Soberón *et al.* (1991). La precipitación media anual es de 870 mm, distribuidos en una época seca (de noviembre a mayo, en la cual cae el 11% de la precipitación total) y una época húmeda (de junio a octubre, en la que ocurre 89% de la precipitación total) (Rzedowski, 1994).

La temperatura media anual es de 15.1 °C, correspondiendo a abril y mayo las temperaturas máximas que, en promedio, son de 29.4 °C. Las temperaturas mínimas, por otro lado, fluctúan entre -0.4 °C y -1.1°C y se presentan en los meses de enero y febrero (Ramos, 1998).

El tipo de vegetación del Pedregal de San Ángel es considerado por Rzedowski (1991), un matorral xerófilo y, de acuerdo con este autor, está conformado por un estrato herbáceo bien desarrollado, un estrato arbustivo medio menos abundante y un estrato arbóreo representado por, relativamente, pocos

individuos.

4.1 Material Vegetal

Las especies que se escogieron para realizar este trabajo fueron *Senecio praecox* (CAV.) DC. var. *praecox* y *Buddleia cordata* HBK, especies dominantes del Pedregal de San Ángel.

Senecio praecox es un miembro de la familia Compositae cuyos nombres comunes son *chipiachi* (en purépecha), cineraria, hierba olorosa, palo loco o palo bofo, candelero, *tesapacle* y *tezacpatli* (Bello, 1993).

Se trata de un arbusto candelabriforme o planta arborescente de 1 a 4 m de altura. Comúnmente tiene varios tallos que parten de la base, los cuales son erectos, suculentos, quebradizos y tienen la corteza de color gris claro. Las hojas están en fascículos y aglomeradas en el extremo de las ramas, presentando márgenes con 5-8 lóbulos acuminados con el borde entero; son glabras en ambas superficies. Las flores se disponen en inflorescencias con forma de cimas corimbiformes, cada una de las cuales tiene de 5 a 6 flores liguladas y amarillas. Los frutos son aquenios maduros claviformes a subcilíndricos, de 3-4 mm de largo, estriados y glabros, de color café. Esta planta carece de hojas durante la temporada seca del año, en la cual ocurre su floración, aunque aparecen algunas hojas por muy poco tiempo un poco antes de la floración; una vez que las flores se marchitan y empiezan a caer, las hojas aparecen (Rzedowski y Rzedowski, 1985).

El follaje de esta especie y sus flores son usadas para arreglar templos y casas, así como para elaborar coronas el día de muertos. Asimismo, la resina que mana de la corteza se usa para aliviar la sequedad de la piel y disminuir las grietas en los talones de los pies (Bello, 1993).

Se le encuentra, particularmente, en matorrales xerófilos que crecen sobre sustratos rocosos y basálticos.

Se extiende desde Zacatecas, San Luis Potosí y Jalisco a Puebla y Oaxaca (Rzedowski y Rzedowski, 1985).

Esta especie es considerada una planta *evasora de la sequía* y, como muchas de las plantas pertenecientes a esta "categoría", es colectora de agua (o suculenta) y tiene un sistema radical somero (Salisbury y Ross, 1994).

Buddleia cordata es un miembro de la familia Loganiaceae cuyos nombres comunes son *batowí* o *matowí* (en purépecha), salvia silvestre, *tepoza*, *tepozán* o *tepozán* blanco (Bello, 1993).

Es un arbusto o árbol de 4 a 6 metros de alto (Sánchez, 1974), de tallos tetragonales y extremadamente tomentosos en las ramas jóvenes. Las hojas tienen el limbo lanceolado, oblongo, ovado o elíptico, el ápice agudo, acuminado o largamente acuminado y la base obtusa y cuneada; la venación es muy prominente en el envés, el cual presenta una profusa pubescencia de pelos estrellados con un color blanco brillante, los cuales también se encuentran en el haz, aunque con una menor densidad. Las inflorescencias son grandes panículas terminales provistas de flores blancas o amarillentas, campanuladas, de cáliz tomentoso y de 1.5-3 mm de longitud. El fruto es ovoide-elipsoide con dehiscencia septicida y loculicida. (Rzedowski y Rzedowski, 1985).

Es utilizada para el tratamiento de heridas o raspones, calenturas, llagas y úlceras; en los dos últimos casos se ponen cataplasmas de las hojas en la parte afectada (Bye, 1985). También se utiliza como pesticida, pues el extracto acuoso de esta planta repele al gusano cogollero (Reyes y Roldán, 1992), y en el tratamiento de algunas enfermedades de animales (Bye, 1985).

Se encuentra en matorrales, pastizales y bosques de pino-encino, aunque se ubica, también, en la vegetación secundaria y en lugares intensamente perturbados, incluyendo zonas urbanas, a una altitud de 2250-3000 msnm. Está ampliamente distribuida en el Valle de México. Es de fenología perennifolia (Rzedowski y Rzedowski, 1985)

Se distribuye desde Chihuahua hasta Tamaulipas y, de Norte a Sur, hasta Guatemala (Rzedowski y Rzedowski, 1985).

Tiene una sinonimia, la cual es *Buddleja humboldtiana* Roem et Schult.

4.2 Desarrollo experimental

Este trabajo estuvo compuesto por dos partes, en las que se utilizaron estacas de *Senecio praecox* y de *Buddleia cordata* después de haber transcurrido un año desde su establecimiento. En la primera de ellas, se midieron la asimilación de CO₂ (**A**) y la transpiración (**TRP**), en condiciones de laboratorio, de las hojas de *Senecio praecox* y *Buddleia cordata*, dos especies nativas del Pedregal de San Ángel; a partir de estas variables, se calculó la eficiencia del uso del agua (**WUE**) a lo largo de la vida de las hojas. En la segunda parte del trabajo se midió la expansión de las láminas foliares en estas dos especies en el curso del tiempo, y también se determinó la longevidad de sus hojas.

4.2.1 Medición de la asimilación de CO₂ y la transpiración, cálculo de la eficiencia del uso del agua y descripción de su comportamiento en el tiempo.

Alrededor de un año antes de que se empezara a realizar este experimento, se colectaron estacas provenientes de individuos situados en el Pedregal de San Ángel. Los individuos donantes fueron seleccionados, para cada una de las especies, de tal manera que tuvieran, todos ellos, un aspecto saludable y una altura aproximadamente igual. Después de que las estacas fueron colectadas, se plantaron en bolsas de 24 x 24 cm de polietileno negro, utilizándose tierra de monte como sustrato, y se colocaron en un invernadero de malla, situado en las instalaciones del Instituto de Ecología de la UNAM, de manera que, al brotar el follaje, no se dieran sombra unas a otras. La temperatura y la humedad ambientales no fueron controladas.

Una vez que transcurrió un año desde su colecta y posterior siembra, fueron seleccionadas cuatro estacas (que a partir de ahora serán llamadas plantas o individuos) de *Senecio praecox* y cuatro de *Buddleia cordata*, escogiéndolas en virtud de que tuvieran un aspecto saludable, una longitud del tallo y una densidad del follaje muy semejantes.

En el tiempo previo a la realización de este experimento, las plantas no fueron fertilizadas, dejándose que crecieran exclusivamente con los nutrientes de la tierra de monte contenida en las bolsas en las que estaban colocadas, si bien fueron regadas cada semana.

Posteriormente, se seleccionaron varias de las hojas más pequeñas en cada uno de los individuos, que fueron marcadas con etiquetas de hilo y papel e identificadas con un número. En *Senecio praecox*, las hojas se identificaron en cuanto fue posible ver brotar un primordio foliar nuevo en el único meristemo apical de cada individuo (ya que, para esta parte del experimento, fueron escogidas plantas que no estuvieran ramificadas y constaran, únicamente, de un tallo) y se marcaron una semana después.

En el caso de *Buddleia cordata*, se seleccionó una sola rama en cada individuo, en la que se marcaron las hojas a ser medidas en cuanto el primordio foliar alcanzó una longitud de 2 mm, si bien es cierto que el mismo todavía estaba debajo de las hojas precedentes, por lo que la etiqueta fue colocada en la rama de la que salía ese grupo específico de hojas. Lo anterior fue hecho de esta manera porque se ha visto que las tasas fotosintéticas de las hojas de un mismo individuo varían en función de su ubicación en el tronco o tallo, así como de la irradiación por la que son alcanzadas (Salisbury y Ross, 1994). Por otra parte, sólo se incluyeron en el experimento aquellas hojas cuya emergencia fue posterior a la de las inflorescencias en la misma rama, a fin de evitar que las hojas sujetas a medición carecieran de los recursos que el individuo desvía de los órganos vegetativos a las estructuras reproductivas (Salisbury y Ross, 1994; Marín y Pérez de Azkue, 1999).

En el caso de ambas especies, el día en el que fueron revisados por primera vez (*Senecio praecox*) y marcados (*Buddleia cordata*) los primordios de las nuevas hojas, fue considerado el Día 0 de las mismas.

Una vez seleccionados los individuos en los que se efectuarían los experimentos, los mismos fueron fertilizados con seis gramos de *Osmocote*® NPK, 14-14-14 aplicada cada cuatro meses, teniendo en cuenta las consideraciones del fabricante respecto a la cantidad de fertilizante recomendado

de acuerdo al diámetro de las bolsas y al tamaño de las plantas a ser fertilizadas. Por otro lado, las bolsas o macetas se colocaron en el piso del invernadero en el que crecieron las estacas, procurando que todos los individuos recibieran, aproximadamente, la misma cantidad de luz y que no hubiera ninguna planta u objeto que les proporcionara sombra.

Las plantas se regaron dos veces a la semana (una de ellas siempre un día antes de llevarse a cabo las mediciones) hasta superar la capacidad de campo del sustrato contenido en las bolsas de polietileno (es decir, hasta que el agua empezaba a salir por los orificios ubicados en la parte inferior de las mismas).

Aproximadamente dos meses después de que las plantas escogidas se fertilizaron, se seleccionaron ocho hojas en cada uno de los individuos de *S. praecox* y cuatro en cada uno de los individuos de *B. cordata* (debido a que, en esta especie, sólo se utilizaron hojas provenientes de la misma rama y, aun más, del mismo meristemo). Las mediciones de la asimilación de CO₂ y de la transpiración fueron iniciadas en cuanto el tamaño de las hojas permitió que se introdujeran en la cámara del analizador de intercambio gaseoso sin que el peciolo se rompiera. En las primeras cinco semanas de vida, aquellas en las que la expansión de la lámina foliar fue muy evidente, las determinaciones se realizaron cada tres o cuatro días. Una vez que las hojas alcanzaron el área foliar máxima o que no se incrementó más en forma evidente, las mediciones se efectuaron cada siete días. Cuando las hojas empezaron a ser monitoreadas, a menudo tenían un área foliar menor a la de la cámara de medición; en esos casos, la lámina en medición se copiaba en un acetato y, así, la figura delineada se trasladaba a un papel negro y su área se midió empleando un medidor de área foliar (LI-COR, modelo LI-1600, Lincoln, Nebraska, U.S.A.).

Antes de que las hojas se colocaran en la cámara de medición del analizador de gases infrarrojo, se aclimataron a una densidad de flujo fotónico de alrededor de 600 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ durante una hora, que fue medida con un cuántómetro (LI-COR, modelo LI-189, Lincoln, Nebraska, U.S.A.) y emitida por lámparas halógenas OSRAM de 50 watts. Estas mediciones se realizaron en el laboratorio.

Las mediciones de **A** y **TRP** se efectuaron entre junio y noviembre del año

2000, entre las 12:00 y las 18:00 hrs., empleando un analizador de gases infrarrojo abierto y portátil (PP-Systems, CIRAS-1, Cambridge, U.K.). Las variables mencionadas se midieron manteniendo constante la densidad de flujo fotónico de $600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, un flujo de aire de 200 ml min^{-1} , una temperatura foliar de $25 \text{ }^\circ\text{C}$ y una concentración de CO_2 de alrededor de $400 \mu\text{mol}$ (concentración ambiental).

Cada valor de **A** y **TRP** empleados en el análisis de los datos fue el promedio de los cinco datos que eran registrados cada vez que se medía una hoja. Los valores de WUE se calcularon con la relación: $WUE = A/TRP$.

4.2.2 Medición del crecimiento y longevidad de las láminas foliares

Para determinar el crecimiento y la longevidad de las hojas se eligieron catorce individuos de *Senecio praecox* y doce individuos de *Buddleia cordata*. Se escogieron plantas con tallos de alturas heterogéneas, con grados de ramificación muy diversos y con follajes de distinta amplitud, a fin de obtener una muestra lo más representativa posible del conjunto total de hojas de los individuos monitoreados. En cada uno de los individuos se seleccionaron siete hojas, que se marcaron de la manera mencionada en el apartado precedente. En este caso, sin embargo, las hojas de los individuos de *Buddleia cordata* se eligieron sin distinción de la rama o grupo de hojas en que se encontraban. Las mediciones se efectuaron entre mayo y noviembre de 2001 (en el caso de *Senecio praecox*) o entre mayo de 2001 y mayo de 2002 (en lo referente a *Buddleia cordata*).

Una vez que el tamaño de las hojas, en *S. praecox*, o la separación de las mismas, en *B. cordata* (ya que las hojas, que tiene filotaxia opuesta, están unidas en pares al iniciar su crecimiento) lo permitieron, se dibujaron los contornos de las láminas foliares en acetatos cada siete días. Estas mediciones cesaron una vez que las hojas se escindieron de la planta o, cuando debido a su envejecimiento, se rompieron al manipularlas. Una vez que todas las hojas marcadas murieron y sus láminas foliares fueron calcadas, se seleccionó un total de quince hojas en cada una de las especies (que constituían alrededor del 15% del número total de hojas) y se copiaron las siluetas de sus láminas de los acetatos a hojas de papel negro.

Previamente, en el caso de ambas especies, a cada área copiada en acetato se le midió, con ayuda de un vernier, la longitud, la anchura en la línea imaginaria que indica el término del primer tercio de la hoja, la anchura en la línea imaginaria situada a la mitad de la lámina y la anchura en la línea correspondiente a la finalización de las dos terceras partes de la hoja (Figura 4.1 y Figura 4.2).

Las áreas foliares copiadas en papel negro se midieron en un medidor de área foliar (LI-COR modelo LI-1600, Lincoln, Nebraska, U.S.A.). Posteriormente, se realizaron varios ajustes de regresiones simples entre la longitud y las diferentes anchuras de las hojas, así como entre la longitud y los productos de las anchuras [es decir, (1ª Anchura)(2ª Anchura), (1ª Anchura)(3ª Anchura) y (2ª Anchura)(3ª Anchura)] a fin de encontrar cuál de estas relaciones se acercaba con mayor precisión a las áreas reales, particularmente en *S. praecox*, cuyas hojas presentan una forma muy irregular. En cada una de las especies, entonces, se eligió aquella regresión que relacionaba, con el mayor coeficiente de determinación (r^2) posible, el producto de multiplicar la longitud de las hojas por una, dos o tres de sus anchuras con el área medida empleando el medidor de área foliar. Con las ecuaciones que presentaron una r^2 más alta, se calculó el área foliar de las hojas que se monitorearon desde su nacimiento hasta su muerte.

Una vez seleccionadas las ecuaciones, los productos de la longitud por la anchura o anchuras obtenidos en el resto de las hojas (aquellas que no fueron copiadas en las hojas negras) fueron modificados o corregidos utilizando tales ecuaciones.

El día en el cual las hojas se marcaron o fueron observadas se consideró el Día 0. A partir de entonces, se registró la duración de la vida de cada una de las hojas, que fue utilizada en análisis posteriores.

Por otro lado, partiendo del supuesto de que las especies utilizadas en este trabajo presentan, tal como ha sido encontrado en otras plantas (Chapin III, 1980), un almacenaje de minerales y carbohidratos sintetizados en estaciones previas y, dado que en el Pedregal de San Ángel se registran diferencias apreciables entre las temperaturas de las distintas estaciones, se procedió a clasificar las hojas en función de las mismas. Así, las de *Senecio praecox* se dividieron en dos

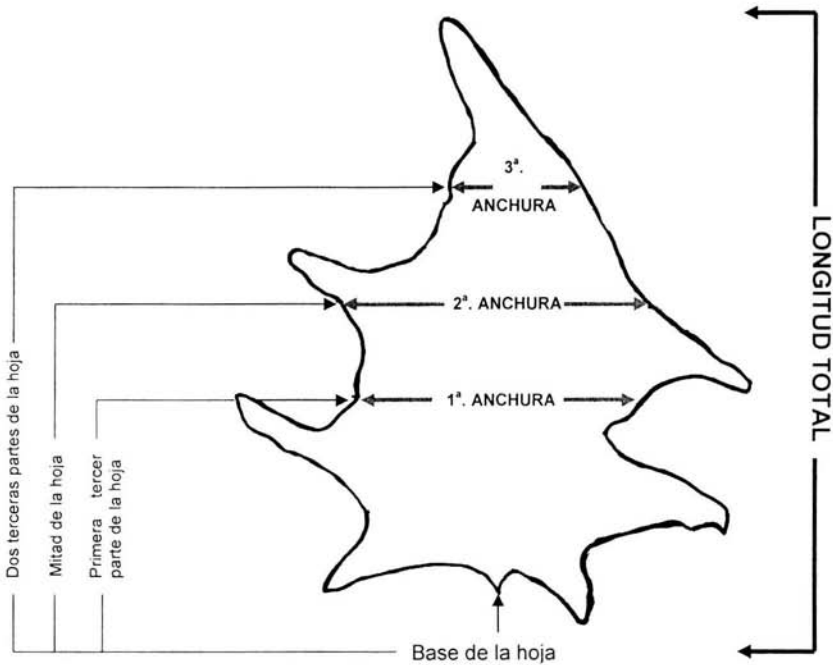
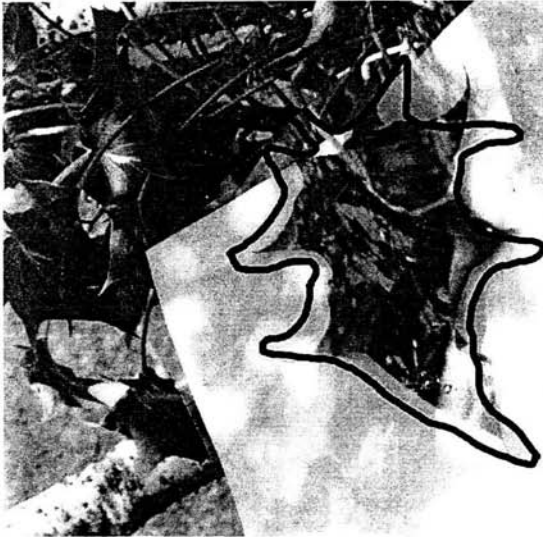


Figura 4.1 Calcado de las hojas de *Senecio praecox* (parte superior) y obtención de la longitud y las anchuras en las copias de las mismas (parte inferior); las rayas grises indican el lugar de las láminas foliares en las que se midieron las diferentes anchuras.

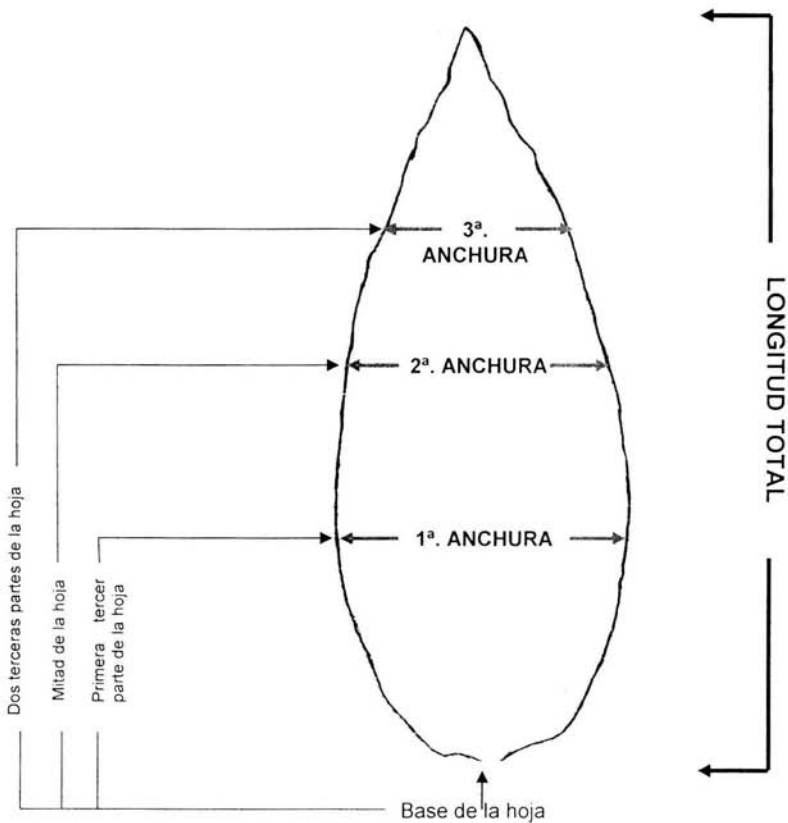
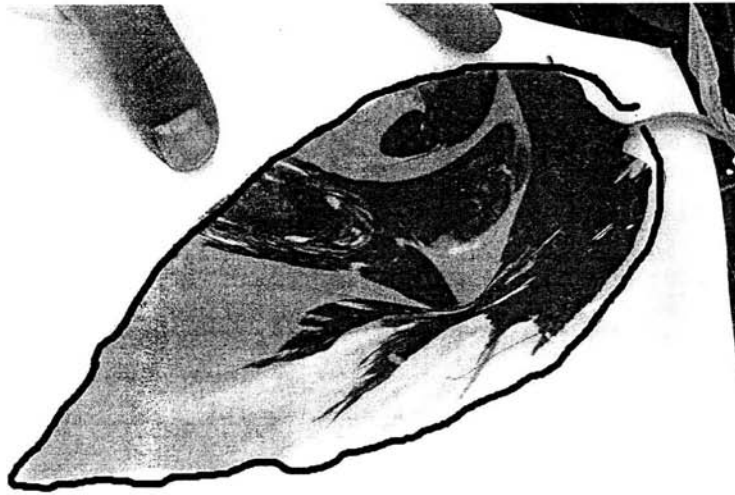


Figura 4.2 Calcado de las hojas de *Buddleia cordata* (parte superior) y obtención de la longitud y las anchuras en las copias de las mismas (parte inferior); las rayas grises indican el lugar de las láminas foliares en las que se midieron las diferentes anchuras.

categorías; aquellas que nacieron entre el 12 de mayo y el 21 de junio fueron consideradas "Hojas de Invierno" (pues probablemente fueron producidas con los recursos que los individuos sintetizaron durante el periodo primaveral precedente –en el que la temperatura ambiental promedio fue de 17.4 °C y la temperatura mínima mensual de 7.9 °C- o con los recursos generados en los últimos días de invierno, antes de que las plantas perdieran sus hojas –en los que la temperatura ambiental promedio fue de 11.7 °C y la temperatura mínima mensual de 3.0 °C, aproximadamente) y las que nacieron entre el 22 de junio y el 23 de agosto se categorizaron como "Hojas de Verano" (pues recibieron, durante su formación, los recursos producidos por las hojas en la época más cálida –con 17.5 °C de temperatura ambiental promedio y 11.6 °C de temperatura mínima- y lluviosa del año). Es importante destacar, no obstante, que en condiciones naturales *S. praecox* no presenta hojas durante el invierno.

En lo que se refiere a *Buddleia cordata*, fueron consideradas "Hojas de Primavera" aquellas que nacieron entre el 12 de mayo y el 21 de junio (y, por consiguiente, fueron producidas durante el periodo que exhibió una temperatura ambiental promedio de 17.4 °C y una temperatura mínima mensual de 7.9 °C), "Hojas de Verano" a las que lo hicieron entre el 22 de junio y el 21 de septiembre (que recibieron, durante su formación, recursos sintetizados en el periodo cuya temperatura ambiental promedio fue de 17.8 °C y su temperatura mínima mensual de 11.1 °C) y "Hojas de Otoño" a las que brotaron entre el 22 de septiembre y el 23 de octubre (y, por consiguiente, fueron producidas en los meses que exhibieron una temperatura ambiental promedio de 17.6 °C y una temperatura mínima mensual de 11.8 °C). Dado que se consideró que las Hojas de Primavera fueron el producto de los recursos sintetizados por los individuos durante la estación invernal, las Hojas de Verano y las Hojas de Otoño se agruparon en un solo conjunto (el cual se homologó con las Hojas de Verano de *S. praecox*) y se las comparó con las Hojas de Primavera (las que fueron consideradas equivalentes a las Hojas de Invierno de tal especie).

Las temperaturas reportadas en los dos párrafos anteriores fueron obtenidas por el observatorio meteorológico del Colegio de Geografía, adscrito a la Facultad

de Filosofía y Letras, que se ubica a un costado de la Alberca Olímpica de Ciudad Universitaria.

Con los datos obtenidos de la manera descrita en este apartado, por otro lado, se efectuaron análisis estadísticos ulteriores.

4.3 Análisis de suelo

Una vez finalizadas las mediciones de asimilación de CO₂, de transpiración, de incremento en la longitud y la anchura de las hojas y de longevidad de las mismas, se tomaron muestras del sustrato de cada una de las bolsas de polietileno en que fueron plantados los individuos utilizados en este experimento, con ayuda de una pala de jardín, procurando que tales muestras fueran representativas de todas las profundidades del sustrato. La tierra de todas las bolsas con plantas de *Senecio praecox* se colocó en una cubeta y se revolvió para homogeneizarla tanto como fuera posible. Lo mismo se hizo con toda la tierra extraída de los contenedores con individuos de *Buddleia cordata*.

Posteriormente, se tamizaron ambas muestras con un cernidor marca FIICSA (Número 18; abertura en mm: 1.00) a fin de remover todas las piedras o tejidos vegetales que pudieran contener. De cada muestra de sustrato tamizado, cada una correspondiente a una especie, se tomaron 200 gramos y se pusieron a secar en un horno (RIOSSA, Modelo HSCFME) a 60° C durante un periodo aproximado de 24 hrs. Una vez transcurrido este tiempo, las muestras de tierra se extrajeron del horno y se dejaron enfriar durante una media hora a la temperatura del laboratorio para posteriormente guardarlas en dos bolsas de polietileno negro para su traslado a un Laboratorio de Análisis de Suelo del Instituto de Ecología, A.C. donde fueron analizados sus contenidos de Nitrógeno total (mediante el método de Kjeldahl), Fósforo (utilizando la técnica de Olsen) y Potasio intercambiable (mediante su extracción con acetato de amonio y su posterior lectura con flamómetro)

El contenido de Nitrógeno de las muestras de suelo se analizó utilizando una prueba no paramétrica de Mann-Whitney, puesto que estos datos no se ajustaron

a una distribución normal, mientras que el contenido de Fósforo y de Potasio intercambiable de las mismas fue analizado con una prueba de *t-Student* para cada nutriente. Ambos análisis estadísticos se efectuaron con el programa *SigmaStat 2.0 Demo* (1992-1995, Jandel Scientific Corporation, San Rafael, CA).

4.4 Análisis de los datos

El conjunto total de valores obtenidos para cada una de las variables fisiológicas medidas se ajustó a las funciones matemáticas con el programa *Table Curve 2D* (versión 3, AISN. Software, Inc.). Se utilizaron las mismas funciones para ambas especies, salvo en el caso de la eficiencia del uso del agua, a fin de poder comparar los resultados.

El número total de datos obtenidos mediante la metodología descrita en el apartado 4.2.1 (correspondientes a la asimilación de CO₂, la transpiración y la eficiencia del uso del agua) se analizó, en el caso de cada variable fisiológica, utilizando la prueba de *t-Student* para muestras independientes, a fin de determinar si había diferencias significativas en estas variables entre *Senecio praecox* y *Buddleia cordata*. Dado que el número de datos obtenidos para cada especie fue distinto, el tamaño de las muestras se hizo lo más semejante posible para poder efectuar las comparaciones interespecíficas.

A partir del conjunto total de valores obtenidos para cada especie, se seleccionaron tres categorías de edad (hojas jóvenes, hojas maduras y hojas viejas) cuya duración dependió de la longevidad de las hojas de cada una de las especies. La longevidad se escogió como un criterio para la delimitación de cada una de las categorías de edad pues se ha visto que la tasa fotosintética es influenciada por la demanda de nutrientes de los órganos a los cuales son enviados los productos sintetizados por las hojas maduras (Noodén, 1988). Se empleó un Análisis de Varianza (ANOVA) múltiple complementado con una prueba de Tukey para establecer la existencia de diferencias significativas en estos parámetros entre las distintas categorías de edad de cada una de las especies estudiadas. A continuación, se compararon entre sí las seis categorías de las dos

especies empleando para ello los mismos análisis que en el caso anterior.

Se procesaron los valores obtenidos con el método descrito en el apartado 4.2.2 (correspondientes al crecimiento y la longevidad de las láminas foliares) empleando una *t-Student* para muestras dependientes; tal prueba fue hecha con el fin de establecer la presencia o no de diferencias en la Tasa Relativa de Crecimiento foliar (TRC_f), el Área Foliar Máxima (AFM) y la longevidad entre las hojas correspondientes a las diferentes estaciones en cada una de las especies. En *Senecio praecox*, antes de efectuarse el análisis de la TRC_f se realizó una transformación, utilizando el logaritmo natural, de los datos correspondientes a esta variable; lo mismo se hizo con el conjunto de valores de Área Foliar (AF) de *Buddleia cordata*, puesto que ninguno de los dos se ajustó a una distribución normal.

La Tasa Relativa de Crecimiento foliar (TRC_f), se calculó con la siguiente relación (Charles-Edwards *et al.*, 1986):

$$TRC_f = (\ln At_1 - \ln At_0) / Dt$$

donde At_1 es el Área Foliar alcanzada por las hojas al concluir su crecimiento, At_0 es la primer Área Foliar calculada para cada una de las hojas y Dt es el número de días transcurrido entre la primera vez que se copió el área de las hojas y el último día en que tal cosa pudo hacerse.

Para comparar si existen diferencias en TRC_f y la longevidad de las hojas entre *Senecio praecox* y *Buddleia cordata* se utilizó una prueba de *t-Student* para muestras independientes. El análisis, en el caso de estas variables se realizó empleando los logaritmos naturales de los datos. Los datos referentes al tiempo en que se alcanzó el AFM de cada especie se analizaron con una prueba no paramétrica de Mann-Whitney.

Finalmente, los incrementos del Área Foliar en función del tiempo se ajustaron a la ecuación que describiera, con la mayor r^2 posible, su comportamiento. Se analizó el contenido de Nitrógeno total en el suelo de ambas especies con la prueba no paramétrica de Mann-Whitney, mientras que el contenido de Fósforo y

de Potasio intercambiable se comparó con una prueba de *t-Student*. Asimismo, a la mayor concentración de cada uno de los nutrientes se le asignó el valor de 100% y, utilizando la regla de tres, se obtuvo el porcentaje correspondiente a la concentración de dicho nutriente en el sustrato de la otra especie, con lo que se calcularon las diferencias, expresadas como porcentajes, entre las concentraciones de estos tres nutrientes en el sustrato de *Senecio praecox* y en el de *Buddleia cordata*.

Para saber si había diferencias significativas en las variables fisiológicas medidas en función de las categorías de edad se utilizó un Análisis de Varianza (ANOVA), acompañado por una prueba de Tukey. Dicho análisis, al igual que las pruebas de *t-Student* para muestras dependientes y para muestras independientes, se hicieron con el programa *Statistica* (versión 6.0, StatSoft. Inc., 1998).

Las pruebas no paramétricas utilizadas en este trabajo, así como las dos pruebas de *t-Student* que se realizaron para encontrar si había diferencias en el contenido de nutrientes del suelo entre las especies utilizadas se efectuaron con el programa *SigmaStat 2.0 Demo* (1992-1995, Jandel Scientific Corporation, San Rafael, CA).

5. RESULTADOS

5.1 Comportamiento de la asimilación de CO₂, de la transpiración y de la eficiencia del uso del agua

El comportamiento de la asimilación de CO₂ (**A**) respecto a la edad de las hojas, tanto de *Senecio praecox* como de *Buddleia cordata*, se ajustó significativamente a una ecuación logarítmica del tipo: $y = a + b \exp(-0.5(\ln(x/c)/d)^2)$, donde, para *S. praecox*, **a** = 0.95, **b** = 10.86, **c** = 43.69 y **d** = 0.51 ($p = 0.00000$, $r^2 = 0.63$) (Figura 5.1a), mientras que para *B. cordata* **a** = -4.34, **b** = 13.61, **c** = 67.56 y **d** = 0.66 ($p = 0.00000$; $r^2 = 0.44$) (Figura 5.1b) (Apéndice 1).

Si se observan cuidadosamente la Figura 5.1a y la Figura 5.1b es posible identificar un conjunto de valores máximos, relativamente estables, de la asimilación de dióxido de carbono en ambas especies.

Así, se puede decir que la asimilación máxima de CO₂ (**A_{MAX}**) de *Senecio praecox*, cuyo valor promedio fue de, aproximadamente, 11.08 μmol CO₂ m⁻²s⁻¹, se alcanzó hacia los 32 días y empezó a disminuir al llegar a los 61 días. En el curso de este tiempo, los valores de **A** permanecieron relativamente constantes (desviación estándar = 3.30). La fase de descenso de **A** se prolongó hasta los 105 días, cuando la tasa fotosintética se redujo a aproximadamente 2.66 μmol CO₂ m⁻²s⁻¹. En *Buddleia cordata*, el análisis de la Fig. 5.1b evidencia que, alrededor de los 37 días, hubo un conjunto de datos máximos, relativamente estables, que se mantiene hasta los 115 días, edad en la que esta variable fisiológica comenzó a decrecer. En el caso de esta especie, **A_{MAX}** presentó un valor promedio de alrededor de 8.02 μmol CO₂ m⁻²s⁻¹ (desviación estándar = 3.57). La fase de decrecimiento de **A** se prolongó hasta los 180 días, momento en que la tasa de asimilación de CO₂ disminuyó a 0.55 μmol CO₂ m⁻²s⁻¹, aproximadamente.

A partir del análisis de estas gráficas (Fig. 5.1a y Fig. 5.1b) y, considerando que la primera derivada máxima representa, en este caso, la velocidad con la que la asimilación de CO₂ alcanza sus valores máximos, es interesante mencionar que este parámetro tuvo, en *S. praecox*, un valor de 0.53 μmol CO₂ m⁻²s⁻¹/día, mientras

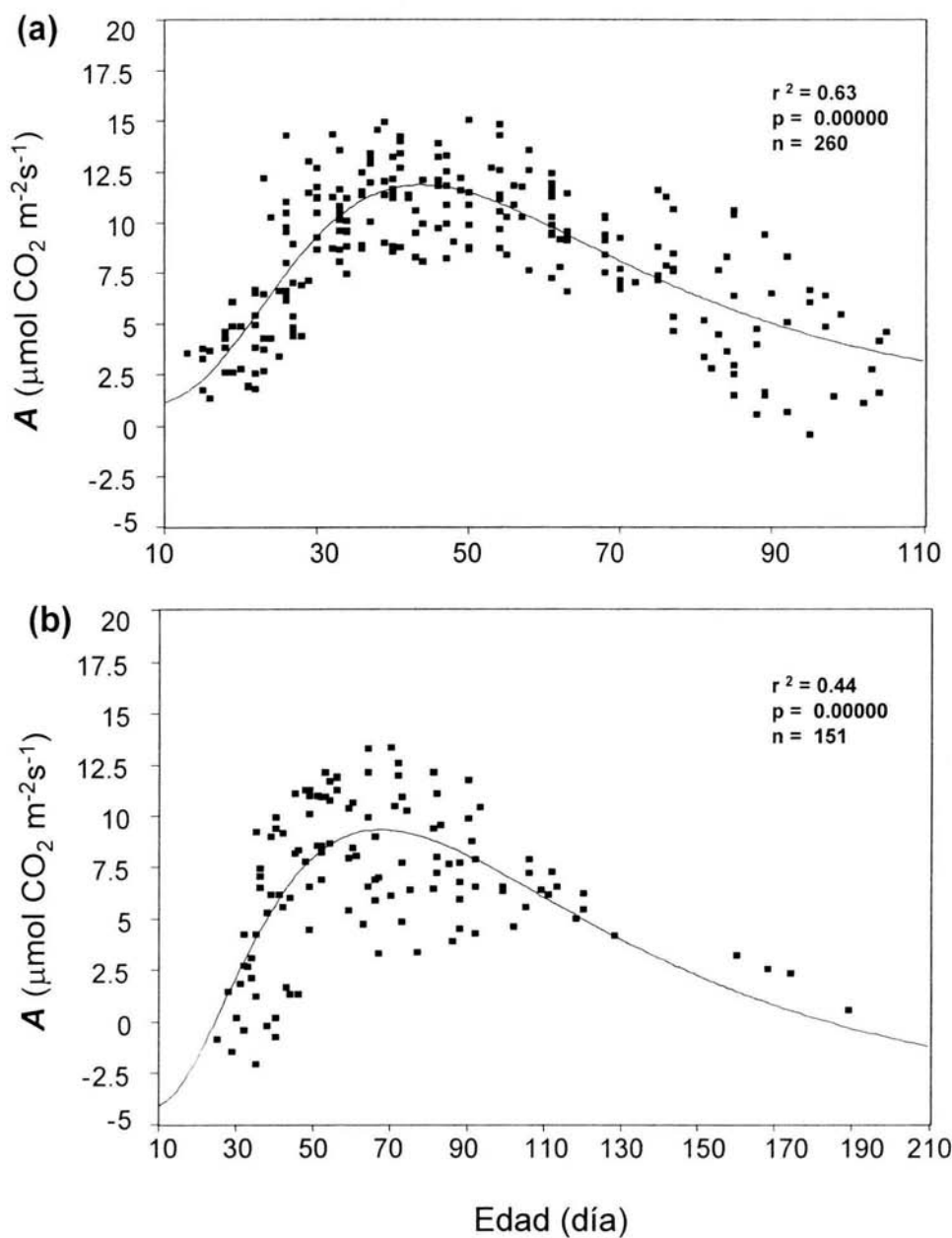


Figura 5.1 Asimilación de CO_2 (A) en función de la edad de las hojas en *Senecio praecox* (a) y *Buddleia cordata* (b), ambas ajustadas a la ecuación logarítmica $y = a + b \exp(-0.5(\ln(x/c)/d)^2)$.

que en *B. cordata* fue de $0.40 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{día}$; lo anterior permite afirmar que la velocidad con la que *S. praecox* alcanzó su A_{MAX} fue, aparentemente, mayor que aquella con la que lo hace *B. cordata*. No obstante, ambas especies alcanzaron en un tiempo semejante la máxima velocidad de ascenso. Así, la primera derivada máxima se presentó, en *S. praecox*, a los 23 días, mientras que en *B. cordata* fue a los 27 días.

Por otro lado, el periodo de máxima asimilación de CO_2 se prolongó durante 30 días en *S. praecox*, y en *B. cordata* tuvo una duración de 79 días. Mientras que la fase de decrecimiento de la asimilación de CO_2 fue más rápida en *Senecio* que en *Buddleia* (muy similar a la fase de ascenso de esta variable), como lo muestra el hecho de que la primera derivada mínima fue de $-0.19 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{día}$ en la primera de estas especies, exhibiendo un valor menor ($-0.10 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{día}$) en la segunda especie. Además de lo anterior, es interesante mencionar que el periodo de decremento de esta variable fisiológica se inició considerablemente antes en *S. praecox* (a los 65 días) que en *B. cordata* (especie en la que comenzó a los 109 días). A partir del conjunto total de valores de cada una de las especies, se encontró que la asimilación de CO_2 de *S. praecox* fue mayor ($8.0 \pm 3.71 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) que la de *B. cordata* ($7.2 \pm 4.24 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) ($t_{(300, 0.05)} = 2.34$; $p = 0.02$).

El comportamiento temporal de TRP que presentaron tanto *Senecio* como *Buddleia* se ajustó significativamente a una relación logarítmica: $y = a + b \ln x + c(\ln x)^2 + d(\ln x)^3$, en la que $a = 25.38$, $b = -37.44$, $c = 16.68$ y $d = -2.09$ ($p = 0.00000$, $r^2 = 0.53$) (Figura 5.2a) para *S. praecox* y para *B. cordata*, $a = 54.89$, $b = -54.95$, $c = 17.74$ y $d = -1.76$ ($p = 0.00000$, $r^2 = 0.32$) (Figura 5.2 b) (Apéndice 2).

La Fig. 5.2a muestra que la TRP_{MAX} (considerada aquí como el promedio del conjunto de valores más altos y con un grado apreciable de estabilidad) en *Senecio praecox* fue de alrededor de $9.20 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y se alcanzó a partir de los 29 días de edad, empezando a decrecer a los 55 días, si bien es cierto que se presentaron valores máximos hasta los 77 días; en el transcurso de los 29 a los 55 días, los valores de TRP presentaron una desviación estándar relativamente pequeña (1.73). La fase de descenso en esta variable fisiológica se prolongó hasta

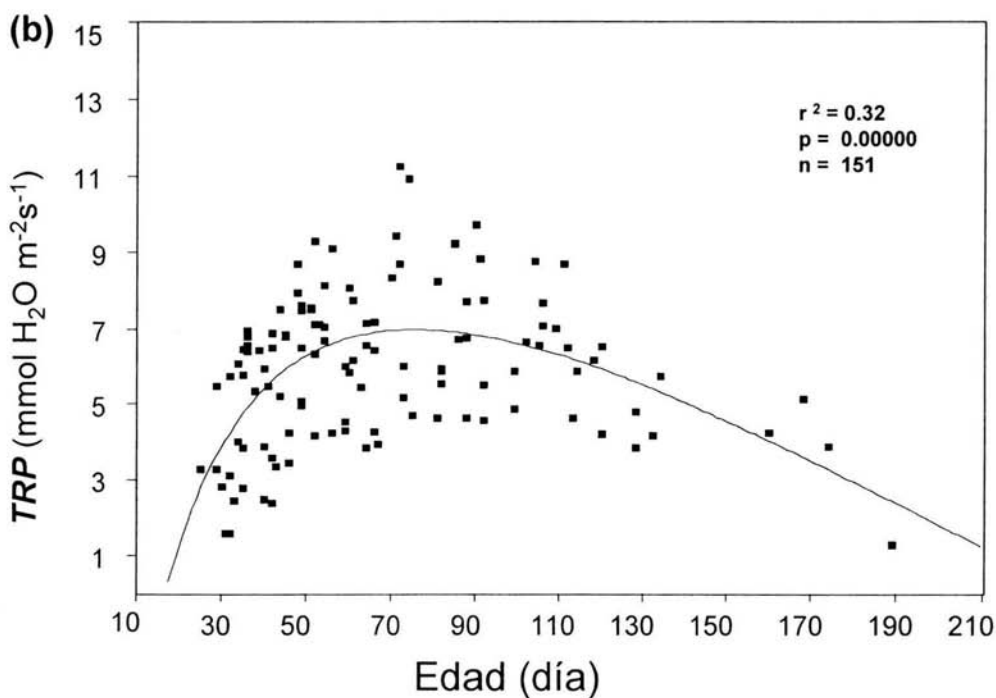
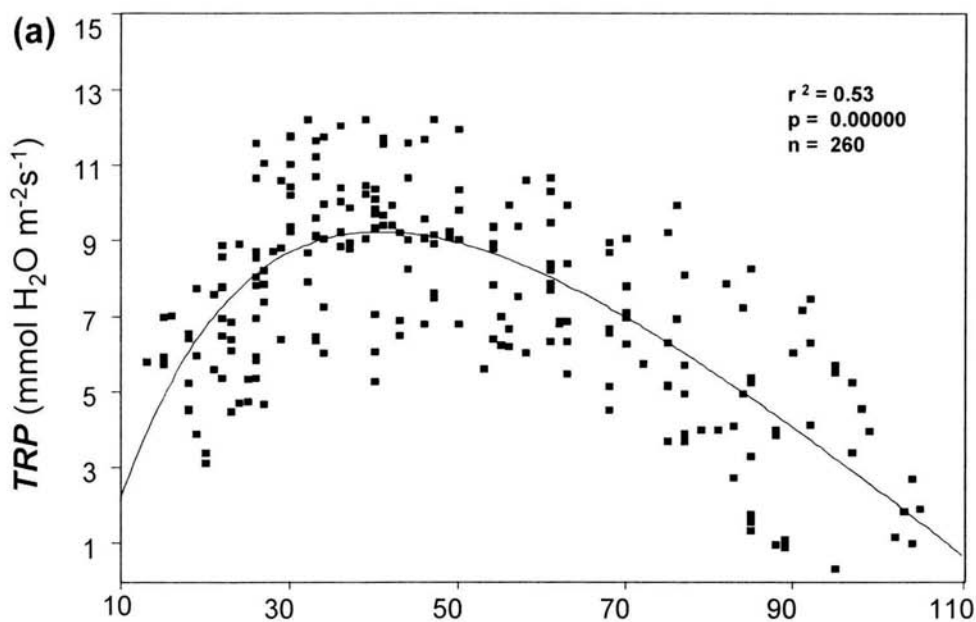


Figura 5.2 Transpiración (TRP) en función de la edad de las hojas en *Senecio praecox* (a) y *Buddleia cordata* (b), ambas ajustadas a la ecuación logarítmica $y = a + b \ln x + c(\ln x)^2 + d(\ln x)^3$.

los 106 días, cuando la misma alcanzó, aproximadamente, $1.7 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

La Fig. 5.2b muestra que, en *Buddleia cordata*, la TRP_{MAX} (determinada en la misma forma en que se hizo en *S. praecox* y cuyo valor fue, en este caso, de $6.07 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) se presentó alrededor de los 37 días y se mantuvo relativamente constante hasta los 116 días, momento en el que empezó a descender. En este periodo, los valores de TRP mostraron una variabilidad ligeramente mayor que en *Senecio praecox* (desviación estándar = 2.70). La fase de descenso en la transpiración se prolongó hasta los 189 días, momento en que la misma alcanzó un valor de $1.2 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$, aproximadamente.

Empleando nuevamente el análisis de la primera derivada máxima, se encontró un valor considerablemente mayor en *S. praecox* ($0.52 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{día}$) que en *B. cordata* ($0.19 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{día}$). De esto puede inferirse que *Senecio* se caracteriza por presentar una mayor velocidad de ascenso en la TRP que *Buddleia*, además de que el veloz incremento de esta variable se inicia en *S. praecox* a los escasos 13 días, en contraste con *B. cordata*, en que lo hace a los 25 días. En cuanto a la duración del periodo en el cual se desarrolla la transpiración máxima, éste se prolonga durante 27 y 80 días en *S. praecox* y *B. cordata*, respectivamente.

Para finalizar, la fase de descenso en la transpiración se caracterizó por presentar una mayor velocidad en *Senecio praecox* (expresada por la primera derivada mínima de $-0.17 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{día}$) que en *Buddleia cordata* (cuya primera derivada mínima fue de $-0.07 \text{ H}_2\text{O mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{día}$). Es interesante hacer notar que el periodo de declive en esta variable fisiológica comenzó mucho antes en *Senecio* (alrededor de los 55 días) que en *Buddleia* (especie en la que esta fase comenzó alrededor de los 113 días). A partir del conjunto total de valores de cada una de las especies, se encontró que hay diferencias significativas entre la transpiración de *Senecio praecox* ($x = 7.19 \pm 3.15 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y *Buddleia cordata* ($x = 6.07 \pm 2.67 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) ($t_{(300, 0.05)} = 3.33$, $p = 0.001$).

La eficiencia del uso del agua en función de la edad de la hoja se ajustó significativamente, en *S. praecox*, a una ecuación logarítmica del siguiente tipo:

$y = a + b \ln x/x^2$, en la que $a = 1.33$ y $b = -73.79$ ($p = 0.00000$, $r^2 = 0.46$) (Fig. 5.3a). Mientras que en *B. cordata* la ecuación que expresó más adecuadamente el comportamiento de esta variable en las hojas fue:

$y = a + b \ln x + c/(\ln x)^2$; siendo $a = -17.62$, $b = 155.64$ y $c = -321.22$ ($p = 0.00000$, $r^2 = 0.38$) (Fig. 5.3b) (Apéndice 3).

Como se menciona en el párrafo anterior, la eficiencia del uso del agua mostró, en las especies utilizadas, un comportamiento tan diferente entre sí que éste no pudo ser ajustado a la misma ecuación en ambas, como sucedió con la asimilación de CO_2 y la transpiración. Así, en *S. praecox*, después de que este índice alcanzó su valor máximo, no experimentó disminución en el curso de la vida de las hojas, en tanto que en *B. cordata* se observó un comportamiento en el que, tras un periodo de *WUE* máxima, esta variable presentó un continuo descenso que se prolongó hasta la muerte de las hojas. Esto se debe a que, en el caso de *Senecio praecox*, la primera derivada mínima de *A* fue casi idéntica ($-0.19 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{día}$) a la que correspondió a la *TRP* ($-0.17 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{día}$), lo que implica que el descenso de estas dos variables transcurrió en forma casi simultánea. Si se recuerda que el valor de la eficiencia del uso del agua es el resultado de dividir la asimilación de CO_2 entre la transpiración (Jones, 1994), no es de extrañar que la primera derivada mínima de la eficiencia del uso del agua en *S. praecox* fuera prácticamente imperceptible (exhibiendo un valor de $0.0004 \frac{\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}}{\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}}$), lo que se reflejó, a su vez, en la forma

día

que caracterizó a la curva de esta variable en esta especie. En *Buddleia cordata*, en cambio, la primera derivada mínima de *A* fue de $-0.10 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{día}$, mientras que a la de *TRP* le correspondió un valor de $-0.07 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{día}$. Dada la apreciable diferencia entre la primera derivada mínima de una y otra variable, es comprensible que la eficiencia del uso del agua en esta especie descendiera en forma paulatina y perceptible, como lo muestra la Figura 3b) y el valor de la primera derivada mínima de esta variable (que ascendió a $-0.0081 \frac{\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}}{\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}}$).

día

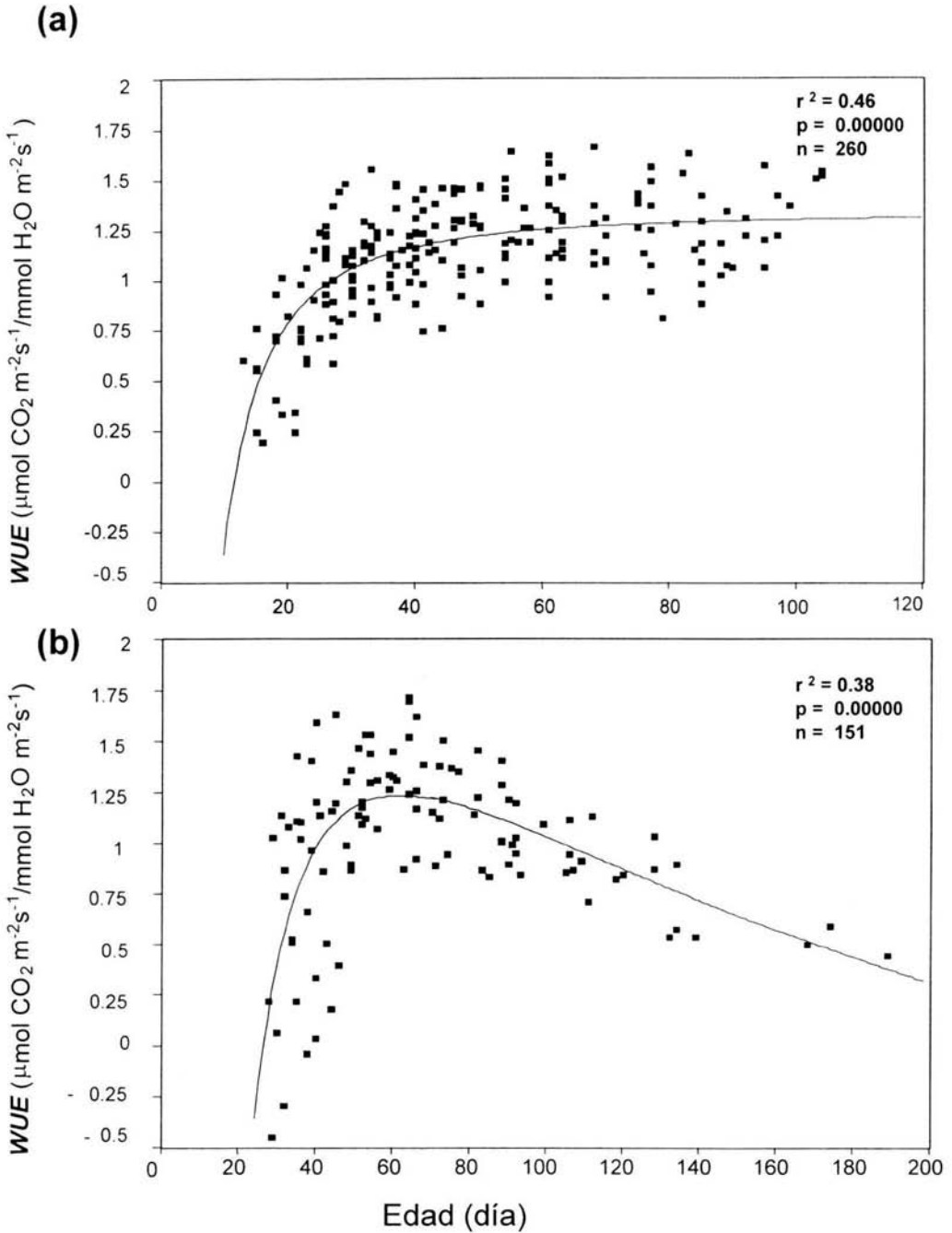


Figura 5.3 Eficiencia del uso del agua (*WUE*) en función de la edad de las hojas en *Senecio praecox* (a) y *Buddleia cordata* (b). En *S. praecox* los datos están ajustados a la ecuación logarítmica $y = a + b \ln x / x^2$; en *Buddleia cordata* lo están a la ecuación logarítmica $y = a + b / \ln x + c / (\ln x)^2$.

La mayor eficiencia del uso del agua (considerándola como el promedio del conjunto superior de valores, caracterizado por una clara estabilidad) en *Senecio praecox* presentó un valor aproximado de $1.27 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$, que se alcanzó entre los 44 y los 66 días de edad. Como se mencionó con anterioridad, la **WUE** no experimentó disminución alguna en el desarrollo subsecuente de la vida de las hojas y tuvo una desviación estándar de 0.38.

En lo que atañe a *Buddleia cordata*, en la Fig. 5.3b se puede observar que este índice alcanzó su valor máximo, considerado de la misma manera que en *S. praecox*, a los 48 días de edad y se mantuvo relativamente estable hasta los 101 días de edad, momento en el que empezó a disminuir a una gran velocidad hasta los 189 días, cuando alcanzó el valor de $0.42 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$. En el periodo de 54 días durante el cual se mantuvo la máxima eficiencia del uso del agua (cuyo valor giró alrededor de $1.43 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), la desviación estándar propia de este conjunto de datos fue de 0.32, casi idéntica a la presentada por *S. praecox*.

En esta ocasión, el análisis de la primera derivada máxima muestra que, lo mismo que en **A** y en **TRP**, su valor fue ligeramente mayor en *Senecio praecox* que en *Buddleia cordata*.

En *S. praecox*, su valor fue de $0.14 \frac{\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}}{\text{día}}/\frac{\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}}{\text{día}}$, mientras que en *B. cordata* exhibió un valor de $0.12 \frac{\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}}{\text{día}}/\frac{\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}}{\text{día}}$.

Además de lo anterior, *Senecio* exhibió la máxima velocidad de ascenso de esta variable fisiológica a partir de los 13 días de edad de las hojas, en tanto que en *Buddleia* ocurrió a los 28 días de emergencia. En *S. praecox* la fase de máxima eficiencia del uso del agua se prolongó por 60 días, mientras que en *B. cordata* lo hizo por un periodo de 54 días. En general, y contrariamente a lo que sucedió con **A** y **TRP**, no se encontraron diferencias significativas en la eficiencia del uso del agua entre *Senecio praecox* (donde tuvo un valor promedio de $1.17 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1} \pm 0.40$) y *Buddleia cordata* (con una media de

1.15 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1} \pm 0.93$).

El comportamiento de la asimilación de CO_2 , la transpiración y la eficiencia del uso del agua también se analizó (tal como se mencionó anteriormente), dividiendo en tres categorías de igual duración la vida de las hojas en cada especie, con el propósito de fragmentar en varias partes simétricas la vida de las hojas de ambas especies y, con ello, poder analizar, con una escala más pequeña, en cuál de ellas se inicia antes el periodo de máxima asimilación de CO_2 , de máxima transpiración y de máxima eficiencia del uso del agua (que puede suponerse que es el periodo de madurez) y en cuál de ellas se prolonga por más tiempo, sin importar las diferencias en la longevidad foliar existentes entre estas dos especies. El comportamiento de la **A**, la **TRP** y la **WUE** en función de tales categorías de edad se muestra en la Fig. 5.4a, la Fig. 5.4b y la Fig. 5.4c, respectivamente.

En *Senecio praecox*, las hojas vivieron hasta los 123 días; por ello, la categoría de las hojas jóvenes comprendió a aquellas de entre 13 y 50 días de edad, la categoría de las hojas maduras incluyó a las de 51 a 87 días de edad y la categoría de las hojas viejas fue constituida por las de entre 88 y 123 días de edad. El promedio de asimilación de CO_2 de las hojas jóvenes fue de $8.38 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, el de las hojas maduras de $7.67 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y el de las hojas viejas tuvo un valor de $4.43 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$. El Análisis de Varianza complementado con una prueba de Tukey, mostró que existen diferencias significativas entre la asimilación de CO_2 de las hojas jóvenes y las hojas viejas y entre las hojas maduras y las hojas viejas ($F_{(3, 131)} = 13.40$, $p = 0.0000$) (Apéndice 4). En lo referente a la transpiración, el valor medio de esta variable en las hojas jóvenes fue de $8.14 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$, en las hojas maduras de $5.87 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y en las hojas viejas tuvo un valor de $3.65 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Hubo diferencias significativas entre las hojas jóvenes y las hojas maduras, las hojas jóvenes y las hojas viejas y las hojas maduras y las hojas viejas ($F_{(3, 131)} = 26.75$, $p = 0.0000$) (Apéndice 4). En lo correspondiente a la eficiencia del uso del agua, este parámetro tuvo un valor de 1.03 en las hojas jóvenes, de 1.36 en las hojas maduras y de 1.17 en las hojas viejas. Los análisis estadísticos

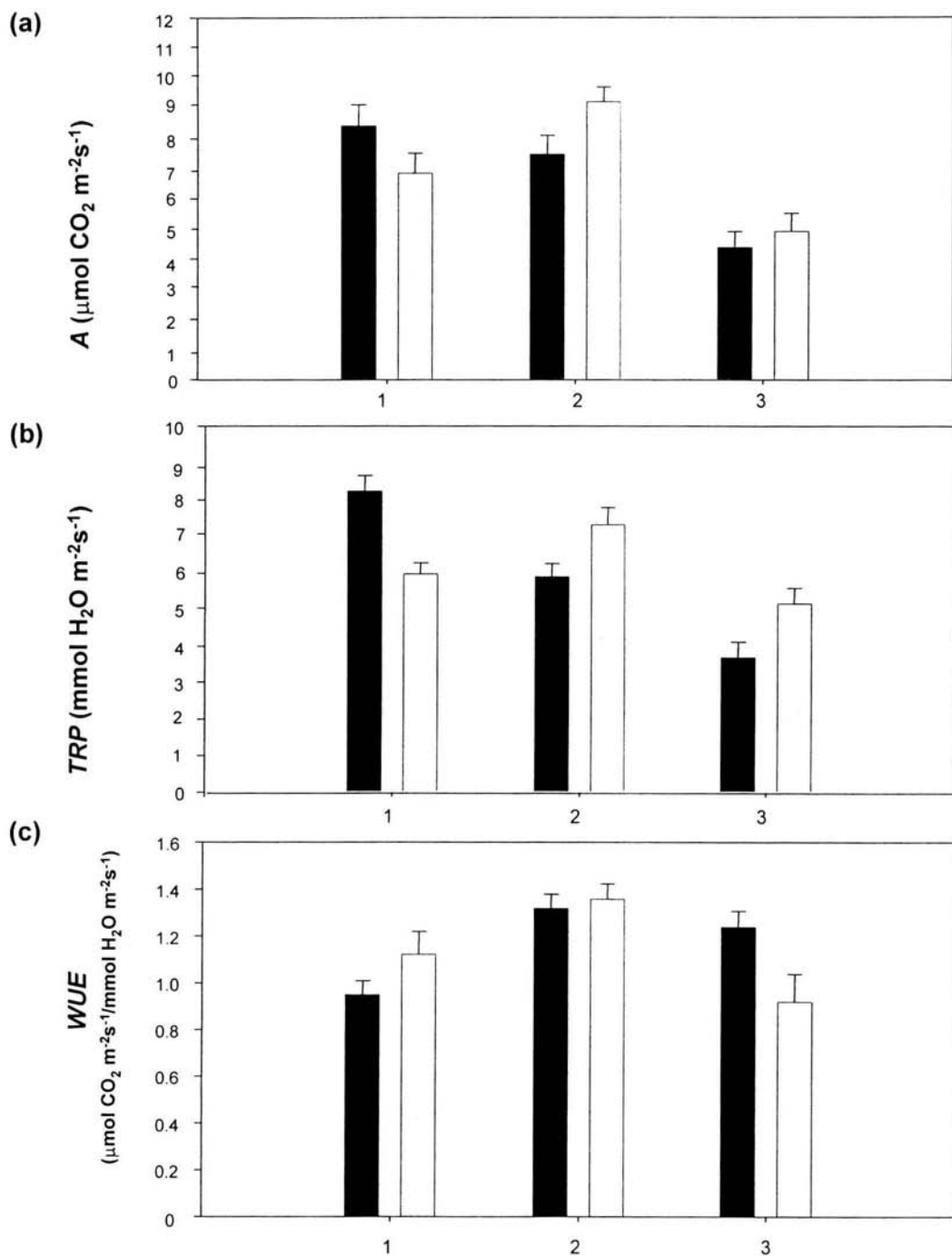


Figura 5.4 Comportamiento de la asimilación de CO₂ (A) (a), la transpiración (TRP) (b) y la eficiencia del uso del agua (WUE) (c), en hojas jóvenes (1), hojas maduras (2) y hojas viejas (3) de *Senecio praecox* (columnas negras) y *Buddleia cordata* (columnas grises). Las barras representan los errores estándar.

correspondientes indicaron que hubo diferencias significativas entre las hojas jóvenes y las hojas maduras ($F_{(3, 131)} = 8.78, p = 0.0003$) (Apéndice 4).

En *Buddleia cordata*, las hojas sobrevivieron hasta los 189 días de edad; por ello, la categoría de las hojas jóvenes comprendió a aquellas de entre 25 y 79 días de edad, la categoría de las hojas maduras incluyó a las de 80 a 134 días de edad y la categoría de las hojas viejas fue constituida por las de entre 135 y 189 días de edad. El promedio de asimilación de CO_2 de las hojas jóvenes fue de $7.37 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, el de las hojas maduras de $9.12 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y el de las hojas viejas tuvo un valor de $4.99 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Apéndice 5). El Análisis de Varianza combinado con una prueba de Tukey mostró que existen diferencias significativas entre la asimilación de CO_2 de las hojas maduras y las hojas viejas ($F_{(3, 98)} = 8.60, p = 0.0004$) (Apéndice 5). En lo referente a la transpiración, el valor medio de este parámetro en las hojas jóvenes fue de $5.97 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$, en las hojas maduras de $7.34 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y en las hojas viejas tuvo un valor de $5.26 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$. El mismo tratamiento estadístico utilizado en el caso anterior demostró que hay diferencias significativas entre las hojas maduras y las hojas viejas ($F_{(3, 98)} = 4.69, p = 0.01$) (Apéndice 5). En lo correspondiente a la eficiencia del uso del agua, este parámetro tuvo un valor de $1.20 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en las hojas jóvenes, de $1.50 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en las hojas maduras y de $0.94 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en las hojas viejas. Los análisis estadísticos correspondientes indicaron que no existen diferencias significativas entre ninguna de las categorías ($F_{(3, 98)} = 2.51, p = 0.09$) (Apéndice 5).

El Análisis de Varianza, complementado con una prueba de Tukey en la que fueron consideradas las tres categorías de edad de las dos especies, arrojó los resultados que serán mencionados en este y los párrafos subsecuentes. En el caso de la asimilación de CO_2 , hubo diferencias significativas entre las hojas jóvenes y las hojas viejas de *S. praecox*, siendo mayor esta variable en las hojas jóvenes que en las hojas viejas ($F_{(3, 131)} = 13.40, p = 0.00004$); también hubo diferencias significativas, de acuerdo con esta prueba, entre las hojas maduras y las hojas viejas de esta especie, en la que las hojas maduras exhibieron un valor más alto que las hojas viejas ($F_{(3, 131)} = 13.40, p = 0.001$). En el caso de *B. cordata*,

se presentaron diferencias significativas entre las hojas maduras y las hojas viejas, teniendo las primeras una mayor asimilación de CO₂ que las segundas $F_{(3, 131)} = 8.60$, $p = 0.0004$). Considerando todas las categorías de edad de las dos especies, las hojas jóvenes y las hojas maduras de *S. praecox* exhibieron valores de asimilación de CO₂ significativamente mayores que las hojas viejas de *B. cordata*, mientras que las hojas viejas de *Senecio praecox* se caracterizaron por presentar una asimilación de CO₂ significativamente menor que las hojas jóvenes y las hojas maduras de *B. cordata* (Apéndice 6). Es importante hacer notar que no hubo diferencias significativas entre ninguna de las categorías de edad de *Senecio praecox* y las correspondientes categorías de edad de *Buddleia cordata*.

En lo referente a la transpiración, las hojas jóvenes de *S. praecox* presentaron un valor significativamente mayor de esta variable que las hojas maduras y las hojas viejas de la misma especie, diferencia que también se presentó entre las hojas maduras, que exhibieron el mayor valor de transpiración, y las hojas viejas de esta planta caducifolia; en cuanto a *B. cordata*, solamente hubo diferencias significativas entre las hojas maduras, que presentaron los valores más altos de esta variable, y las hojas viejas de esta especie. Al comparar entre sí todas las categorías de edad de ambas especies, se encontró que las hojas jóvenes de *Senecio praecox* exhibieron valores significativamente más altos que las hojas jóvenes y las hojas viejas de *Buddleia cordata*, mientras que las hojas maduras de esta especie mostraron una transpiración significativamente mayor que las hojas viejas de la misma (Apéndice 6). Es de destacar el hecho de que la transpiración exhibiera sus valores más elevados en las hojas jóvenes de *S. praecox* (que fueron solamente iguales, desde el punto de vista estadístico, a los de las hojas maduras de *B. cordata*); también es sobresaliente el comportamiento de esta variable en dicha especie, que se caracterizó por un descenso continuo y prácticamente constante en el curso de la vida de las hojas.

En lo que atañe a la eficiencia del uso del agua, los valores máximos de esta variable fisiológica se presentaron en las hojas maduras de *Buddleia cordata*, pero sólo fueron significativamente mayores que los valores de las hojas jóvenes de *Senecio praecox* y que los de las hojas maduras de *B. cordata*. En este caso, hay

que destacar la constancia de los valores de esta variable mostrado en el curso de la vida de las hojas de *S. praecox*, que contrasta con la conducta del mismo en *Buddleia cordata*, caracterizada por una clara fase de descenso en el último tercio de la vida de las hojas. La diferencia entre el comportamiento de la eficiencia del uso del agua entre las dos especies es muy evidente al compararse la Fig. 5.3a con la Fig. 5.3b. En este sentido, de las tres variables relacionadas con el desempeño fotosintético empleadas en este trabajo, la única cuya evolución en el curso del tiempo no fue descrita por la misma ecuación en *S. praecox* y *B. cordata* fue la eficiencia del uso del agua.

En la Figura 5.4a y Figura 5.4b puede observarse, con relativa facilidad, que mientras que *Senecio praecox* exhibió, en ambos casos, una tendencia a presentar los valores máximos en la categoría de las hojas jóvenes, mismos que experimentaron una disminución casi constante hasta la muerte de las hojas, en *Buddleia cordata* la tendencia fue al incremento de los valores hasta llegar a la categoría de las hojas maduras, donde éstos fueron máximos y los cuales disminuyeron hasta su nivel mínimo en la categoría de las hojas viejas. La Figura 5.4c muestra que la misma tendencia caracterizó el comportamiento de los valores de la eficiencia del uso del agua en *B. cordata*, mientras que esta variable, en el caso de *S. praecox*, presentó sus valores mínimos en las hojas jóvenes y alcanzó sus valores máximos en las hojas maduras, mismos que no sufrieron cambios importantes posteriormente, lo que contrastó con el comportamiento de las otras dos variables en esta especie.

El análisis estadístico que evalúa el efecto de la edad de las hojas sobre el conjunto total de los datos correspondientes a la asimilación de CO₂, a la transpiración y a la eficiencia del uso del agua, tanto en *Senecio praecox* como en *Buddleia cordata*, se muestran en el Apéndice 7.

5.2 Comportamiento de la Tasa Relativa de Crecimiento foliar, del Área Foliar y de la longevidad foliar

Las numerosas regresiones lineales realizadas entre el área medida de las hojas de *Senecio praecox* y el área estimada (AE) de las mismas, arrojaron como resultado que, en esta especie, el producto de la longitud de las láminas por la anchura medida en la línea imaginaria que da final a la primera tercera parte de las mismas (1ª Anchura) fue el que tuvo un mayor coeficiente de correlación. Por lo anterior, las áreas foliares estimadas en la citada especie se obtuvieron con la fórmula:

$$AE = -0.58 (\text{longitud}) (1^{\text{a}} \text{ Anchura}) + 1.36 \quad (r^2 = 0.94; p = 0.00000) \text{ (Figura 5.5a)}$$

Por otra parte, en *Buddleia cordata*, la regresión lineal con mayor coeficiente de correlación fue aquella que relacionó el área medida con el área estimada obtenida multiplicando la longitud de las láminas por la anchura medida en la línea imaginaria que dividía en dos partes iguales a las mismas. En el caso de esta especie, entonces:

$$AE = -1.69 (\text{longitud}) (2^{\text{a}} \text{ Anchura}) + 1.35 \quad (r^2 = 0.99; p = 0.00000) \text{ (Figura 5.5b)}$$

La Tasa Relativa de Crecimiento foliar (TRC_f) de las hojas de *Senecio praecox* en invierno fue de $0.071 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$, mientras que aquella de las hojas de verano fue de $0.044 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$; el análisis de *t-Student* mostró que la diferencia entre ambas tasas fue estadísticamente significativa ($t_{(13, 0.05)} = 6.52; p = 0.000019$), de lo cual se concluye que las hojas de invierno crecen con una velocidad mayor que las hojas de verano. Las hojas de invierno vivieron un promedio de 100 días, en tanto que las de verano tuvieron una sobrevivencia media de 114 días. El análisis de *t-Student* indicó que existe diferencia significativa entre estas dos categorías ($t_{(13, 0.05)} = -3.39; p = 0.005$); por lo anterior, se puede decir, con toda objetividad, que las hojas de verano tienen una mayor longevidad que las hojas de invierno (Apéndice 8). El área foliar fue la misma en las hojas de invierno que en las de verano ($t_{(13, 0.05)} = 1.51, p = 0.15$).

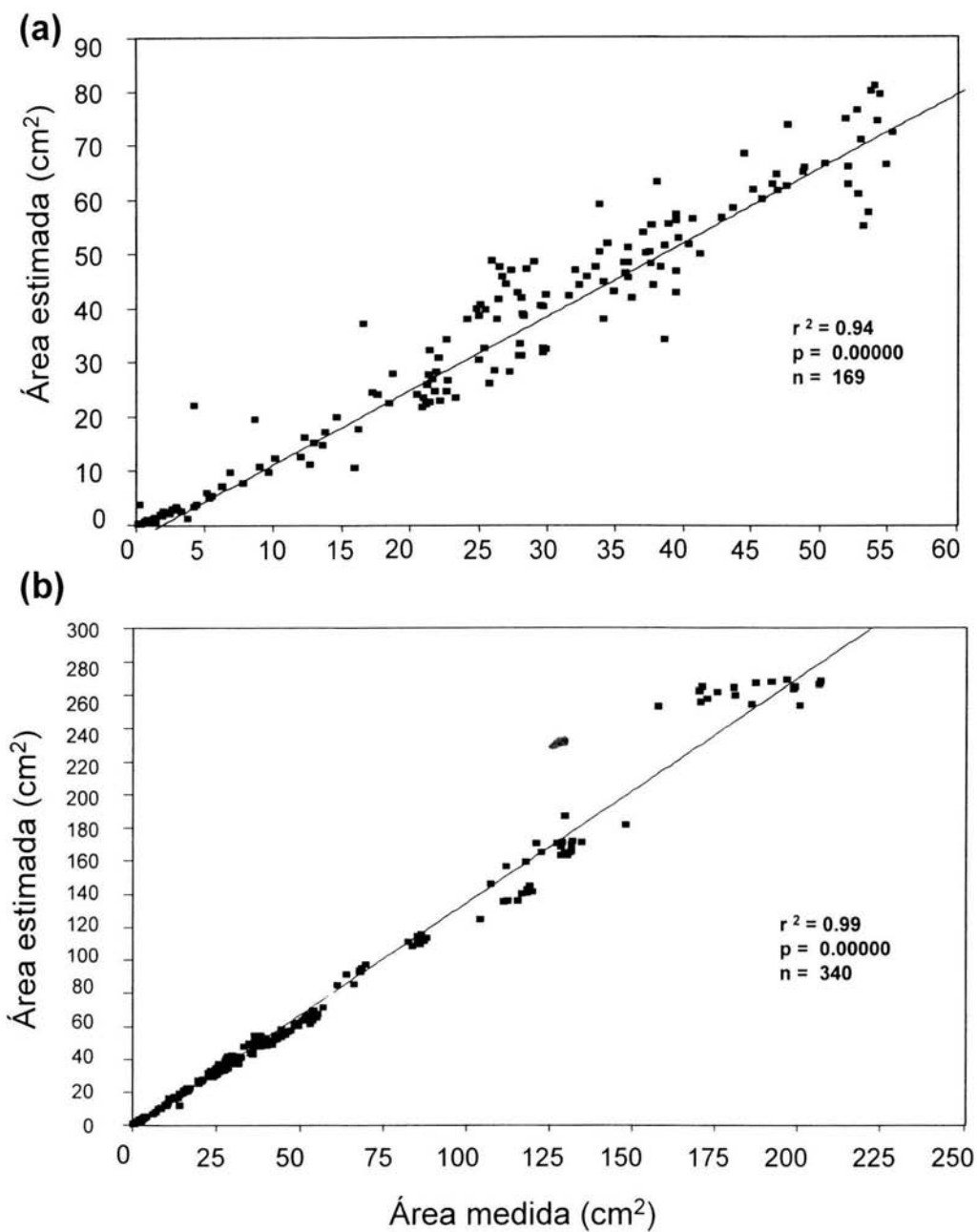


Figura 5.5 Relación lineal entre el Área medida y el Área estimada de *Senecio praecox* ($AE = (-0.58) + (1.36)(\text{Área medida})$) (a) y *Buddleia cordata* ($AE = (-1.69) + (1.35)(\text{Área medida})$) (b).

La Tasa Relativa de Crecimiento foliar de las hojas de primavera de *Buddleia cordata* (o, a fin de establecer una analogía con *S. praecox*, de las hojas de invierno) exhibió un valor de $0.036 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$, en tanto que la correspondiente al conjunto formado por las hojas de verano y las hojas de otoño (designadas, con fines de comparación interespecifica, como hojas de verano, exclusivamente) fue de $0.024 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Dado que la prueba estadística *t-Student* indicó que la diferencia entre ambos valores fue significativa ($t_{(8, 0.05)} = 2.58, p = 0.032$), es posible afirmar que la TRC_f de las hojas de invierno es más alta que la TRC_f de las hojas de verano. El análisis de *t-Student* mostró que la longevidad de las hojas de verano (171 días, en promedio) fue significativamente mayor que la propia de las hojas de invierno (cuyo valor medio fue de 137 días) ($t_{(8, 0.05)} = -2.77, p = 0.024$) (Apéndice 9). En lo que se refiere al área foliar, no se encontraron diferencias significativas entre las hojas de invierno y las hojas de verano ($t_{(8, 0.05)} = 0.83, p = 0.43$).

Al compararse la TRC_f , el AF y la longevidad entre la totalidad de los datos de *Senecio praecox* y la de *Buddleia cordata*, se encontró que la Tasa Relativa de Crecimiento foliar de la primera de estas especies (cuyo valor fue de $0.049 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$) fue significativamente superior que aquella de la segunda (con un promedio de $0.028 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$) ($t_{(162, 0.05)} = 7.06, p = 0.00000$). En lo referente a la longevidad, la de *Buddleia cordata* (con un promedio de 153 días) fue significativamente mayor que la de *Senecio praecox* (que presentó una media de 103 días) ($t_{(162, 0.05)} = -11.86, p = 0.00000$) (Apéndice 10). En cuanto al área foliar, no se hallaron diferencias significativas entre ambas especies ($p = 0.76$).

También se encontró que la ecuación que describió mejor el crecimiento foliar a través del tiempo en las dos especies fue la relación exponencial $y = a [1 + (b \exp(-c(x-d)) - c \exp(-b(x-d))) / (c-b)]$. En *S. praecox* $a = 55.12, b = 0.098, c = 0.099$ y $d = 14.88$ ($p = 0.00000, r^2 = 0.57$); en *B. cordata*, por su parte, $a = 54.69, b = 0.094, c = 0.094, d = 32.29$ ($p = 0.00000, r^2 = 0.45$) (Apéndice 11).

Las curvas resultantes presentaron una forma sigmoideal, estando caracterizadas por un breve periodo inicial de estabilidad, seguido de un periodo corto de rápida expansión (y por supuesto, de pronunciada pendiente) y, dando

final al proceso, un nuevo y prolongado periodo de estabilidad. En el caso de *Senecio praecox*, la primera fase de la curva antes descrita se prolongó hasta los 24 días (Figura 5.6a), mientras que en *Buddleia cordata* esta fase del proceso ontogenético culminó a los 37 días (Figura 5.6b). En cuanto al periodo correspondiente a la veloz expansión de las láminas foliares, en *S. praecox* tuvo una duración aproximada de 26 días (desarrollándose entre los 24 y los 50 días), en tanto que en *B. cordata* se prolongó durante 38 días (teniendo lugar entre los 37 y los 75 días). Lo anterior implica que las hojas de *S. praecox* alcanzaron su área máxima al transcurrir 32.5% de su tiempo de vida, mientras que las hojas de *B. cordata* culminaron su proceso de expansión al completar el 39.7% de su propio tiempo de vida. Un análisis no paramétrico de Mann-Whitney mostró que las hojas de *Senecio praecox* se expandían por completo significativamente antes (a los 50 días) que las hojas de *Buddleia cordata* (que lo hicieron a los 75 días) ($T = 4014.500$, $p = 0.000$). Respecto al comportamiento temporal del área foliar, sólo hay que agregar que, en *S. praecox*, la última parte del mismo se prolongó hasta los 154 días (teniendo una duración de 105 días y ocupando 67.5% del tiempo de vida de las hojas), mientras que en *B. cordata* alcanzó los 189 días (prolongándose, por lo tanto, durante 115 días y 60.4% del lapso de vida de las hojas). Si se analizan brevemente estos resultados, se observará que *Senecio* presenta su área foliar máxima durante un periodo de su desarrollo ontogenético 11% mayor al periodo durante el cual *Buddleia* exhibió los valores máximos de esta variable, lo que constituye otra prueba de que *S. praecox* alcanzó con mayor rapidez su área foliar máxima.

Comparando también, en este caso, la primera derivada máxima de cada especie, se encontró que la de *Senecio praecox* fue ligeramente superior (1.99) que la de *Buddleia cordata* (1.84); de lo anterior puede concluirse que la velocidad de incremento del área foliar es ligeramente mayor en la primera de estas especies que en la segunda, aunque no se hizo prueba estadística alguna para comparar ambas derivadas. Por otro lado, el agudo aumento de esta variable se inició antes en *Senecio* (a los 25 días) que en *Buddleia* (donde lo hizo a los 43 días, casi tres semanas después que en *S. praecox*).

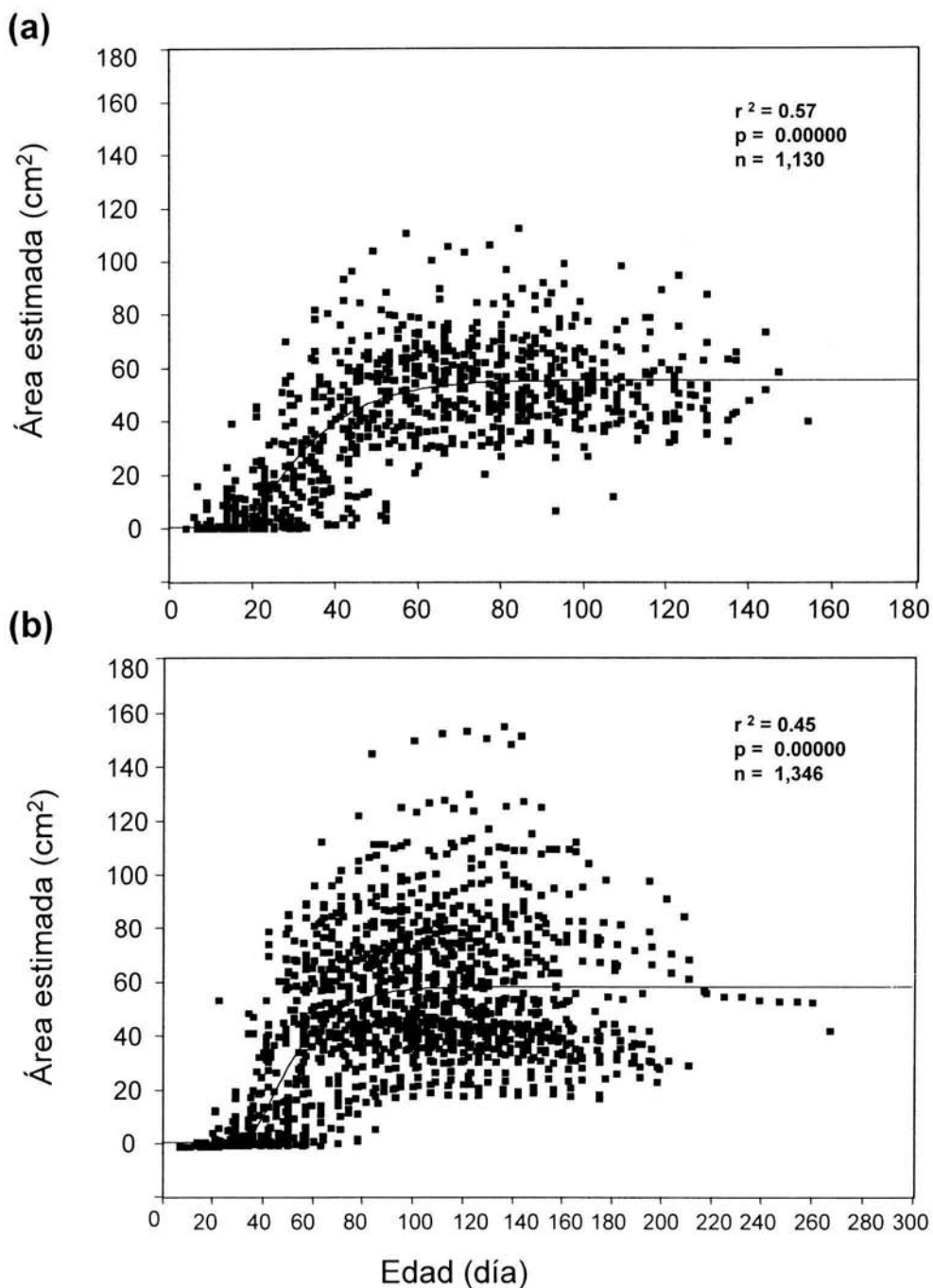


Figura 5.6 Crecimiento del área foliar en función de la edad de las hojas en *Senecio praecox* (a) y *Buddleia cordata* (b).

En el caso de las dos especies, el área foliar máxima se alcanzó tras haberse registrado los mayores valores de asimilación de CO₂ (a los 32 días, en *S. praecox*; a los 37 días, en *B. cordata*), de transpiración (a los 29 días, en *Senecio*; a los 37 días, en *Buddleia*) y de eficiencia del uso del agua (a los 51 días, en el caso de *Senecio praecox*; a los 48 días, en *Buddleia cordata*).

5.3 Contenido de nutrientes de los suelos

Las muestras de suelo se tomaron al finalizar las mediciones efectuadas en el curso de este trabajo, tanto las de asimilación de CO₂, transpiración y eficiencia del uso del agua, como las de incremento en el área foliar y longevidad. Aunque las mismas no fueron extraídas al ser iniciado el trabajo experimental, todas ellas (sin importar la especie) procedían del mismo sitio y, dado que el suelo proveniente de cada una de las macetas fue homogeneizado con el resto en el caso de ambas especies, es posible afirmar que, si bien no se conoce el contenido original de nutrientes del suelo, éste fue el mismo para todos los individuos.

Los datos correspondientes al nitrógeno total (expresados en porcentaje) fueron analizados empleando una prueba no paramétrica de Mann-Whitney, que arrojó como resultado que no existen diferencias significativas entre el contenido de este nutriente en el suelo en el que fueron plantados los individuos de *S. praecox* (0.275% ± 0.005) y aquel en el que se encontraban los especímenes de *B. cordata* (0.240% ± 0.005). En cuanto al fósforo (cuantificado en mg/kg), el análisis de *t-Student* evidenció diferencias significativas entre el contenido de este nutriente en las muestras correspondientes a *S. praecox* (4.150 mg kg⁻¹ ± 0.05) y aquellas propias de *B. cordata* (5.650 mg kg⁻¹ ± 0.05) ($t_{(4, 0.05)} = -36.74$, $p = 0.00000$); en el caso del potasio (expresado en cmol kg⁻¹), se encontraron, también, diferencias significativas entre *Senecio praecox* (0.255 cmol kg⁻¹ ± 0.005) y *Buddleia cordata* (0.965 cmol kg⁻¹ ± 0.005) ($t_{(4, 0.05)} = -173.91$, $p = 0.00000$).

6. DISCUSIÓN

6.1 Sobre el comportamiento de la asimilación de CO₂, la transpiración y la eficiencia del uso del agua

La forma característica de las curvas que describieron más apropiadamente el comportamiento de la asimilación de CO₂ y de la transpiración (caracterizada por un periodo de lento ascenso inicial hasta alcanzar los mayores valores de estas variables, una segunda etapa de relativa estabilidad y máximo desempeño y un último lapso de constante descenso en los valores de estas variables) es debido a que, en el primero de los periodos descritos, la hoja está construyendo, todavía, su propio aparato fotosintético, mientras que en la última de las etapas, éste es gradualmente "desmantelado" y sus componentes exportados hacia otras partes de la planta, entre ellos la mitad, aproximadamente, del nitrógeno y del fósforo contenidos en la hoja (Aerts y Killingbeck, en Lambers *et al.*, 1998).

Para entender la razón de que *Senecio praecox* exhibiera una mayor tasa de asimilación de CO₂ y de transpiración que *Buddleia cordata* es importante apelar al hecho de que es una especie de carácter caducifolio, lo que determina que esté caracterizada por presentar breves temporadas de mayor crecimiento relativo que *B. cordata* alternadas con lapsos de inactividad metabólica casi total. En este sentido, se encontró reportado que "...las hojas de plantas perennes tienen típicamente menores tasas máximas de fotosíntesis neta...que las especies caducifolias" (Lal *et al.*, 2001) y que los altos índices fotosintéticos son característicos de especies con crecimiento rápido (Salisbury y Ross 1994, Lambers *et al.* 1998, Reich *et al.* 1991a, Reich *et al.* 1992).

Varios autores coinciden en que lo anterior es resultado de la estrategia adquirida por las diferentes especies en el curso de su desarrollo evolutivo. Así, éstas pueden asignar recursos que posibilitan que las hojas presenten un alto índice de asimilación fotosintética por poco tiempo o destinarlos a la síntesis de elementos que las hagan más resistentes a algunos factores ambientales (como la presencia de herbívoros) durante periodos de tiempo mayores, lo que deriva en

un índice de asimilación fotosintética menor (Reich *et al.*, 1991a); de esta manera, los nutrientes que podrían ser utilizados para la síntesis de compuestos involucrados en la fotosíntesis, son empleados, parcialmente, para la formación de estructuras defensivas, como compuestos alelopáticos, ácidos tánicos, cutículas gruesas, tricomas, etcétera. En el mismo sentido, Lambers *et al.* (1998) afirman que las plantas de bajo crecimiento invierten mayores recursos (particularmente nitrógeno) en la formación de paredes celulares o de fibras, mismos que, de esta manera, no son empleados en la formación de órganos involucrados en la fotosíntesis, como sí sucede, en cambio, en las plantas de alto crecimiento. Esto coincide con algunas observaciones efectuadas en el curso de este trabajo, pues las hojas de *B. cordata* son más gruesas que las de *S. praecox* (lo que significaría que la primera tiene una mayor Área Foliar Específica que la segunda, en coincidencia con lo reportado por Reich *et al.*, 1991a) y presentan una gran densidad de tricomas, si bien estas características no fueron medidas.

Dado que *S. praecox* se caracteriza por tener un crecimiento veloz durante un periodo de tiempo muy breve, debe presentar un transporte de agua muy intenso desde el suelo, a fin de contar con la cantidad de minerales requerida para el crecimiento. El reflejo de dicho transporte es la transpiración, por lo que no es sorprendente que ésta haya exhibido un valor promedio mayor en *Senecio* que en *Buddleia*, debido a que la última presenta un crecimiento más lento pero que se mantiene en el curso de todo el año. A lo anterior hay que añadir que *S. praecox* es una planta suculenta que almacena gran cantidad de agua fundamentalmente en el tallo, por lo que puede exhibir una conducta menos conservadora de agua que *B. cordata*. Sin embargo, tal dispendio de agua ocasiona que esta especie no tolere la sequía, a la que responde escindiendo sus hojas, mientras que *Buddleia cordata*, que no exhibe tal dispendio como medio de alcanzar un crecimiento veloz (el cual se evidenciaría en un mayor índice de transpiración), no recurre a la escisión de las hojas.

Un fenómeno que ilustra la existencia de un índice elevado de transpiración como medio de lograr un rápido crecimiento fue encontrada por Pozos-Hernández (1991), quien halló que el contenido de agua simplástica en las hojas de *Senecio*

praecox es muy alto cuando la escisión de las mismas está próxima, lo que parece indicar que esta especie es capaz de movilizar, en un tiempo muy reducido, grandes cantidades de agua. Asimismo, muestra cuán eficientes son sus estomas para detectar cambios en el déficit de presión de vapor del aire (eficiencia que le permite a la planta retranslocar el agua de las hojas hacia el tallo en lapsos muy breves antes de la caída de las mismas), puesto que, de acuerdo con Wolfe *et al.* (1988a) "...la conductividad estomática se ajusta a los cambios en la conductividad del mesófilo de manera que las variaciones en el CO₂ interno y en la eficiencia del uso del agua son minimizadas". Lo anterior sugiere que *S. praecox* podría contar con mecanismos de control de la concentración interna de CO₂ caracterizados por una gran eficiencia.

La notable diferencia entre el valor de la primera derivada máxima de *TRP* en *S. praecox* (0.52) y aquella de *B. cordata* (0.19) conduce a pensar que, probablemente, buena parte de las especies caracterizadas por un rápido crecimiento deben basar el mismo en el desarrollo extremadamente precoz del aparato estomático, que posibilitaría la veloz movilización de nutrientes requerida para que los órganos fotosintéticos empiecen a funcionar a su máxima capacidad en el menor tiempo posible. Las especies perennifolias, en cambio, son capaces de realizar actividades fotosintéticas durante todo el año, por lo que no están sujetas a esta presión temporal.

Paradójicamente, *S. praecox* requirió de periodos de tiempo mayores para lograr la asimilación de CO₂ máxima y la transpiración máxima, además de que los lapsos de descenso de estas variables se prolongaron más que en *B. cordata*. Lo anterior derivó en periodos más breves de *A*_{MÁX} y *TRP*_{MÁX}, lo cual, sin embargo, no fue impedimento para que estas variables fisiológicas tuvieran valores significativamente mayores en *Senecio* que en *Buddleia*. Probablemente, el hecho de que la última presentara valores significativamente menores de *A* y de *TRP* que la primera, a pesar de exhibir por periodos de tiempo más prolongados los valores máximos de estas dos variables, se deba a que *Buddleia cordata* exhibió, en ambos casos, desviaciones estándares aparentemente mayores (puesto que no fueron comparadas con análisis estadístico alguno) que las que caracterizaron a

Senecio praecox durante la mayor parte del desarrollo ontogenético, como se verá en párrafos posteriores; es factible que el incremento en el valor de tales desviaciones sea producto de la propia arquitectura de *B. cordata*, caracterizada por la presencia de numerosas ramas y, en individuos en etapas tempranas de crecimiento, por la presencia de más de un eje principal. Aunque se seleccionaron, para esta parte del experimento, hojas que brotaron siempre de la misma rama, la posesión de dos o más ejes principales y de múltiples ramas parece asegurar que el suministro de minerales y aun de fotosintatos no está estrictamente predeterminado para cada una de las zonas meristemáticas que presenta un individuo (Lambers *et al.* 1998, Salisbury y Ross 1994); a lo anterior hay que añadir la presencia de estructuras reproductoras, que, aunque no se ubicaron en la rama donde se efectuaron las mediciones, pudieron afectar el aporte de nutrientes destinado al lugar donde se ubicaron las hojas monitoreadas (Salisbury y Ross 1994). Los individuos de *S. praecox* utilizados nunca presentaron, en cambio, estructuras reproductoras (debido a la irrigación constante) y sólo estaban constituidos por un eje principal, en cuyo extremo apical brotaron todas las hojas monitoreadas.

Por otro lado, podría pensarse que *B. cordata* debería haberse caracterizado por presentar un mayor índice de transpiración, que se aproximara más a aquel de *S. praecox* o que no difiriera estadísticamente del mismo, dado que posee un sistema radicular con grandes posibilidades de desarrollo, de acuerdo con Corona-Velázquez (1999), quien supone que esta especie presenta raíces superficiales y profundas que le permiten disponer del agua contenida en el sustrato pedregoso en el que se encuentra. No obstante, en el trabajo antes mencionado se cita a Fernández (1994), quien afirma que las raíces de olivo se desarrollan muy bien en condiciones secas, lo que incrementa el movimiento de agua a través del sistema radicular. En un sentido semejante se pronuncia Chapin (1980) quien, basándose en numerosas investigaciones, afirma que, entre menor es la disponibilidad de nutrientes en un sustrato determinado, mayor es la cantidad de recursos que las plantas asignan al crecimiento de las raíces. Es probable, entonces, que el crecimiento extensivo de las raíces de *Buddleia* sea una

conducta que sólo se manifiesta cuando los individuos se ven sometidos a condiciones de estrés hídrico y/o cuando sus raíces no están confinadas a espacios pequeños como los de las macetas que se emplearon. En todo caso, es innegable la gran plasticidad que caracteriza al sistema radicular de *B. cordata*, la cual posibilita que esta especie tenga gran éxito en la explotación de recursos hídricos en lugares en donde éstos son escasos.

En cuanto a las diferencias intraespecíficas de estas variables fisiológicas, expresadas por los valores de sus desviaciones estándares, Woolhouse (1987) reportó que el comportamiento ontogenético de las hojas puede variar incluso entre hojas sucesivas, mientras que Porter (1984), Jones (1985), Bazzaz y Harper (1977) (citados en Meave, 1987) y Bazzaz (1984a) afirman que la longevidad de las hojas es alterada por la posición de las mismas en la planta o, en algunos casos, en la rama. Si la ontogenia y la longevidad de las hojas se vieran modificados por estos factores que, en primera instancia, carecen de importancia, no es remoto que el desempeño fisiológico de las hojas (expresado por la **A**, la **TRP** o la **WUE**) también lo sea, entonces.

La ausencia de diferencias significativas entre la **WUE** de las especies estudiadas evidencia, por otro lado, una divergencia interesante entre las dos. Si se observa la Figura 5.4 c) se verá, claramente, que *S. praecox* tuvo una mayor eficiencia del uso del agua, en las hojas viejas, que *B. cordata*, además de que no experimentó una tendencia tan notable hacia la disminución de este parámetro como *Buddleia*. Probablemente, en ambas especies, una vez que en una hoja determinada el margen de diferencia entre los valores de asimilación de CO₂ y de transpiración se reduce por debajo de cierto límite y, por consiguiente, una vez que la eficiencia del uso del agua lo hace también, los individuos responden escindiendo dicha hoja; no obstante, *B. cordata* tolera diferencias de menor magnitud entre **A** y **TRP** (y, por lo tanto, menores valores de **WUE**) que los que tolera *S. praecox*. Así, *Buddleia cordata* exhibió, entre los 116 días (edad máxima que alcanzaron las hojas de *Senecio praecox*) y los 189 días (edad máxima que alcanzaron las hojas de *B. cordata*) valores de eficiencia del agua considerablemente más bajos (con un promedio de 0.84 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{mmol}$

$\text{H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) que los característicos de las hojas viejas de *S. praecox*. Ello podría hacer pensar que, si se considera el aporte de fotosintatos que cada hoja hace al individuo al que pertenece, las hojas del palo loco son más "productivas" que las hojas del tepozán. Sin embargo, si se contempla la diferencia en el lapso de vida de las hojas entre ambas especies, es factible decir que *B. cordata* compensa la baja eficiencia del uso del agua desarrollada en la última parte de su vida prolongando la misma y, por consiguiente, el periodo de asimilación de CO_2 , lo que es expresado, adecuadamente, por la falta de diferencias significativas en la **WUE** instantánea entre ambas especies.

Dado que no hubo diferencias significativas entre la **WUE** de las especies utilizadas, únicamente la medición de la producción de materia seca habría podido determinar cuál de las dos es más productiva a nivel individual. En este sentido, Jonasson (1995) menciona que "...el largo periodo de retención sirve principalmente para prolongar el periodo fotosintético e incrementar la ganancia de carbono en el curso de la vida de las hojas..." (lo que influiría, directamente, en la producción de materia seca de la planta), mientras De Lucia y Schlesinger (1995) afirman que "La Eficiencia en el Uso de Nitrógeno Fotosintético (PNUE) Instantánea .. no predice la Eficiencia en el Uso de Nutrientes de toda la planta..". Quizás lo que es cierto para el uso de nutrientes también lo sea para **WUE** y, por ello, habría sido necesario utilizar un índice que considerara la productividad durante periodos más extensos de tiempo.

No obstante, la información encontrada en la literatura (Aerts 1990, Aerts 1995, Chabot y Hicks 1982, Chapin III 1980, De Lucia y Schlesinger 1995, Jonasson 1989, Jonasson 1995, Reich *et al.* 1992) permite suponer que *B. cordata* presenta una mayor productividad debido a su fenología perennifolia y a que tiene un mayor periodo de retención de las hojas que *S. praecox*.

Es paradójico que *Senecio praecox*, que desarrolló, durante cerca del 60% de su vida, la máxima eficiencia del uso del agua, no haya tenido una **WUE** significativamente mayor que la que caracterizó a *Buddleia cordata*. En este caso, quizás la desviación estándar pueda dar, también, parte de la respuesta, pues en *S. praecox* su valor fue de 0.38, mientras que en *B. cordata* fluctuó alrededor de

0.32, aunque es probable que tales desviaciones no hayan sido diferentes desde el punto de vista estadístico.

Una de las cosas que se hizo más evidente durante el desarrollo de este trabajo, es que las especies caracterizadas por un rápido crecimiento (que, en este caso, estuvieron representadas por *Senecio praecox*) tienen hojas cuyo metabolismo es bastante más veloz que el característico de las hojas de especies de crecimiento lento, como quizás sea ilustrado por los valores de la primera derivada máxima y la primera derivada mínima de la asimilación de CO₂, de la transpiración y de la eficiencia del uso del agua, que fueron aparentemente mayores (puesto que no fueron comparados estadísticamente) en *S. praecox* que en *Buddleia cordata* (salvo en el caso de la primera derivada mínima de *WUE*).

Los análisis estadísticos mostraron que la longevidad estuvo fuerte y negativamente correlacionada con la asimilación de CO₂, la transpiración y la Tasa Relativa de Crecimiento foliar. En el mismo sentido, Reich *et al.* (1991a) afirman que la longevidad foliar está altamente correlacionada con la conductancia estomática ($r^2 = 0.74$) y con la fotosíntesis neta basada tanto en el área ($r^2 = 0.91$) como en la masa foliar ($r^2 = 0.75$), mientras que DeLucia y Schlesinger (1995) mencionan, en cambio, que variables fisiológicas como la fotosíntesis neta sobre la base del área foliar o la eficiencia del uso de nutrientes a nivel de la hoja no están relacionados con la longevidad sino con la masa foliar específica o SLM (*masa foliar/área foliar*). Reich *et al.* (1992) sostienen, articulando sus propios hallazgos con los de DeLucia y Schlesinger, que las hojas de las plantas perennes se caracterizan por presentar una mayor masa foliar específica (lo que implica que son más gruesas), una mayor dureza y un menor contenido de nitrógeno por unidad de masa foliar que las hojas de plantas caducifolias, lo que ocasiona que los valores máximos de fotosíntesis neta (con base en la masa seca) sean menores que los de las hojas caducifolias. Asimismo, mencionan que en las plantas perennes los contenidos de N foliar y de P foliar son significativamente menores que en las plantas caducifolias, y que estas dos variables están significativamente correlacionadas con la fotosíntesis neta basada en la masa foliar.

Reich *et al.* (1992), asimismo, encontraron que las especies con lapsos de vida cortos exhiben una tendencia a tener una mayor Tasa Relativa de Crecimiento foliar que las especies con lapsos de vida largos, mientras que Lambers *et al.* (1998) encontraron que una alta Tasa Relativa de Crecimiento foliar está asociada con un índice fotosintético alto, lo cual correspondió perfectamente con lo encontrado en el curso de este trabajo.

El comportamiento de la transpiración en *Senecio praecox*, caracterizado por exhibir los valores más altos en la categoría de las hojas jóvenes y, a partir de ese momento, experimentar únicamente un descenso continuo y prácticamente constante en el curso de la vida de las hojas, parece evidenciar que la madurez del aparato estomático finaliza en forma muy temprana durante el desarrollo ontogenético de las hojas de esta especie. Además, sugiere que tras la maduración de dicho aparato, sobreviene el incremento en la sensibilidad del mismo, que posibilita que responda más eficazmente a las diferencias en el déficit de presión de vapor existentes entre la hoja y la atmósfera y, con ello, que se minimicen las pérdidas de agua derivadas de la indispensable actividad estomática. Este comportamiento parece reforzar la idea, mencionada anteriormente, de que para las especies con breves periodos de crecimiento y, en particular, para *Senecio*, es fundamental desarrollar, tan pronto como sea posible, la máxima movilización de nutrientes a través del xilema.

6.2 Sobre el comportamiento de la Tasa Relativa de Crecimiento foliar, del Área Foliar y de la longevidad

Se encontró reportado en la literatura (Bazzaz, 1984a; Bazzaz y Harper 1977, Jones 1985, Porter 1984, en Meave, 1987) que la longevidad de las hojas es alterada por la posición de éstas en la rama o en la planta, lo cual es comprensible si se considera que las hojas experimentan una disminución en su lapso de vida entre más intensa es la luz que incide sobre ellas (Jurik *et al.*, 1979). Como pudo constatarse en este trabajo, la longevidad está inversamente relacionada con la Tasa Relativa de Crecimiento foliar, por lo que parece contradictorio que, al

compararse la desviación estándar de este índice, a primera vista y sin el empleo de análisis estadísticos, se encontrara que la de *Buddleia cordata* es menor (1.54) que la de *Senecio praecox* (1.79), siendo que los individuos de la primera de estas especies contaban con diversas ramas, con diversos puntos de crecimiento de hojas y, por consiguiente, con múltiples grados de intensidad luminosa, mientras que los individuos de la segunda contaban, exclusivamente, con un eje principal y un meristemo apical único.

Si se observa la desviación estándar de la Tasa Relativa de Crecimiento foliar de las dos especies utilizadas y de las dos estaciones consideradas, se observará que, en ambas estaciones, *S. praecox* tuvo una desviación estándar de la TRC_f superior a la de *B. cordata* hasta por dos órdenes de magnitud (Apéndice 8). En el caso de *Senecio*, el valor de la desviación estándar disminuyó, apreciablemente, del invierno a el verano, lo que sugiere que esta especie estaría adaptada a modificar bruscamente sus actividades metabólicas como respuesta a la alteración de los factores ambientales que, en los casos más severos ocurridos en la naturaleza (como lo son fuertes estreses hídricos) conducen a la caída de las hojas; de ser así, una buena parte de las hojas de invierno (que, como debe recordarse, no existen en condiciones naturales) correspondería al periodo de modificación metabólica que culmina con el establecimiento de la actividad fisiológica propia del verano, lo que quizás explicaría que la desviación estándar invernal de la TRC_f haya sido mayor que la veraniega. Asimismo, en el transcurso del verano posiblemente se desarrollen ajustes metabólicos (aunque menos intensos que los ocurridos en el invierno) en cada una de las hojas de los individuos de *Senecio*, derivados del incremento en el número de las mismas. La gran magnitud de estas modificaciones (particularmente las del periodo de transición del invierno al verano) podría ser la causa de la mayor desviación estándar de la TRC_f que caracterizó a *Senecio praecox* respecto a *Buddleia cordata*.

Curiosamente, por otro lado, la desviación estándar de la longevidad no difirió en forma apreciable entre las hojas de invierno y las hojas de verano de *Senecio praecox* (Apéndice 8).

Es interesante mencionar que la temperatura fue, posiblemente, el factor determinante que condujo a las variaciones en la longevidad y en la Tasa Relativa de Crecimiento foliar como resultado de la estación en la cual se desarrollaron las hojas, pues el suministro de agua fue constante en el curso de todo el experimento, sin importar si se trataba de invierno o de verano. La importancia de la temperatura en la regulación de la fenología de las plantas es mencionada en por Meave (1987), quien apunta que la longevidad de las hojas depende de la estación en la que ocurre la emergencia de las mismas) y por Lal *et al.* (2001), quienes, citando a Singh y Singh (1992), afirman que en la selva tropical estacionalmente seca la caída de las hojas se inicia con el descenso de la temperatura; asimismo, haciendo referencia a los trabajos de Walter (1971) y de Murphy y Lugo (1986), sostienen que la emergencia de las hojas y de las flores se inicia con el aumento de la temperatura y alcanza sus valores máximos en el periodo más caliente del año. En lo que respecta al efecto de las variaciones térmicas en el Pedregal de San Ángel, Pozos-Hernández (1991) encontró que en noviembre las hojas de *Senecio* fueron, morfológicamente, distintas de las que aparecieron el resto del periodo de medición, habiéndose reportado en este mes las temperaturas mínimas más bajas de ese año, aunque también el valor mensual mínimo de precipitación pluvial; sin embargo, si se tiene en cuenta el pequeño lapso transcurrido desde la finalización de la temporada lluviosa, es factible afirmar que el potencial hídrico del suelo era bastante bajo en ese mes y que, por lo tanto, la precipitación no fue la causa principal de las diferencias exhibidas por las hojas.

En lo referente a *Buddleia cordata*, las estaciones parecieron tener una influencia importante sobre la desviación estándar de la Tasa Relativa de Crecimiento foliar y de la longevidad, que fueron apreciablemente mayores en el verano (Apéndice 9). Posiblemente, al igual que sucede en *Senecio praecox*, el número de hojas se incrementa, en los individuos de *B. cordata*, durante el verano (si bien esto no fue monitoreado), lo que aumentaría la variación de la intensidad lumínica recibida por las hojas (en virtud de la intercepción de la misma provocada por un creciente número de hojas), la competencia entre éstas y la complejidad en

la distribución de los recursos (debido al incremento en el número de vertederos o estructuras que requieren la importación de los mismos). Ello derivaría en una mayor variación de los lapsos de vida de las hojas, tal como es mencionado por Bazzaz (1984a), Schoettle (1990), Meave (1987) (quien cita a Bazzaz y Harper 1977, Jones 1985 y Porter 1984) y Reich *et al.* (1992) (quien cita a Nilsen *et al.*, 1987).

Observaciones hechas durante la realización de este trabajo en individuos de *Senecio praecox* en el Pedregal de San Ángel mostraron que, antes de que la floración de esta especie ocurra (lo que sucede al finalizar la época seca del año) brotan, durante pocas semanas, algunas hojas que son de apariencia muy diferente a la que presentan las hojas el resto del año y que, probablemente, contribuyan a la producción de gran parte de los recursos requeridos para la formación de flores. En las hojas utilizadas en este experimento, por otra parte, se encontró que éstas presentan varias diferencias en función de si nacieron con los recursos producidos en invierno o con los que se generaron en verano. Posiblemente, las hojas que brotan antes de la emergencia de las flores y que contribuyen, con su actividad fotosintética, al desarrollo del proceso reproductivo, corresponden a las hojas de Invierno de los individuos de *Senecio praecox* monitoreadas en este experimento.

La Tasa Relativa de Crecimiento foliar de las hojas que brotaron en Invierno fue significativamente mayor que la de las hojas de Verano, mientras que su longevidad, por el contrario, fue menor. Las hojas que preceden a la floración de *S. praecox* deben, coincidentemente, crecer a una gran velocidad (y, con ello, producir, en un periodo de tiempo muy pequeño, los fotosintatos requeridos para la formación de flores y frutos) y viven muy poco tiempo, tal como fue observado. En el caso de *Senecio*, las hojas de Invierno son de una enorme importancia adaptativa, puesto que están relacionadas con el ciclo reproductivo de la especie, como es mencionado, también, por Van Schaik *et al.* (1993) quienes, citados por Lal *et al.* (2001), afirman que es probable que la emergencia de las hojas y de las flores durante los periodos de alta iluminación solar posibilite la disminución del fenómeno de la herbivoría e incrementa, con ello, la fotosíntesis neta de las

plantas en este periodo y, por consiguiente, los recursos que serán utilizados para la formación de estructuras reproductoras; por otro lado, la ausencia de otras especies que florecen en esa época aumenta el éxito de la polinización de las plantas que exhiben esta estrategia.

En lo que al comportamiento del Área Foliar en el curso del tiempo se refiere, los resultados obtenidos (en el sentido de que *Senecio praecox* alcanza la expansión total de la lámina foliar significativamente antes que *Buddleia cordata*) concuerdan con lo mencionado por Lal *et al.* (2001), de acuerdo con los cuales el crecimiento de las hojas observado en las especies con mayor longevidad foliar es relativamente menor al exhibido por las especies de menores lapsos de vida, lo que es explicado, por Reich *et al.* (1992), como resultado de las menores tasas máximas de fotosíntesis neta.

En la literatura se reportan valores de longevidad de las hojas muy variables; no obstante, la mayoría de dichos valores son muy superiores a los mostrados por las plantas empleadas en este experimento. Así, por ejemplo, Bentley (1979) reportó que 39% de las hojas pertenecientes a 27 especies de la selva de Costa Rica vivió, aproximadamente, dos años, siendo producido un promedio de 3.17 hojas nuevas en cada individuo por año; Lal *et al.* (2001) observaron, en las especies que investigaron, una longevidad de entre 7 y 13 meses, mientras que Williams *et al.* (1989) reportan longevidades que fluctuaron entre 6 meses y un año y Reich *et al.* (1992) mencionan longevidades promedio de 6 a 7 meses para las especies caducifolias y de 18 meses para las especies perennes.

Entre los factores ambientales que influyen en la abscisión de las hojas (y, por ello, en la longevidad de las mismas), están la temperatura, la luz (Wolfe *et al.* 1988b, Williams *et al.* 1989 y Jurik *et al.* 1979), el agua, la humedad del suelo, la aireación del mismo y su contenido de elementos minerales (Addicott y Lyon 1973, en Bentley, 1979). Es de destacarse, entonces, la brevísima longevidad y el gran número de hojas producidas por los individuos utilizados en este experimento; considerando que casi todos los factores ambientales mencionados anteriormente fueron iguales en todos los especímenes utilizados, pueden inferirse, como causa de tal diferencia, dos razones. La primera es que la adición de macronutrientes al

suelo alteró la longevidad y la tasa de producción de nuevas hojas en los individuos, dando como resultado que ambos procesos tuvieran lugar a una velocidad mucho mayor que la que tendrían en condiciones naturales. La segunda inferencia es que la alta humedad del suelo, producto de un riego regular y abundante, ejerció un efecto conjunto con la disponibilidad irrestricta de macronutrientes (al menos durante el periodo de medición), dado que el flujo de savia fue mayor que en condiciones naturales y, con ello, el metabolismo de las plantas fue acelerado en forma considerable. Apoyando ambas ideas está el hecho de que sólo Jurik *et al.* (1979), quienes trabajaron con individuos de fresa salvaje procedentes del este de Estados Unidos, sometidos a fertilización e irrigación constantes, reportaron longevidades foliares semejantes a las obtenidas en este trabajo (de 51 a 74 días).

En el mismo sentido, Meave (1987) menciona que, en *Pseudolmedia oxyphyllaria*, la mayor mortalidad foliar en algunas de las ramas monitoreadas tuvo lugar en los periodos de mayor precipitación, lo cual podría deberse a un aumento súbito en la retranslocación de nutrientes hacia nuevos órganos como resultado de un incremento en la transpiración y, con ello, en el flujo de savia a través del xilema. En cuanto a la inferencia de que la abundancia de macronutrientes puede funcionar como acelerador de los procesos fenológicos naturales, es congruente con lo reportado en la literatura, de acuerdo con la cual la mayor longevidad foliar ha sido observada en lugares infértiles (Aerts 1995, Berendse y Aerts 1987, en Lambers *et al.*, 1998) y la retención de las hojas se incrementa en dichos sitios, sin importar la especie sobre la que se esté investigando (Lambers *et al.*, 1998).

6.3 Sobre el contenido de nutrientes del suelo de cada una de las especies

De acuerdo con Reich *et al.* (1992), los contenidos de P foliar y de N foliar son, en las plantas perennes, significativamente menores que en las plantas caducifolias; si se considera que el contenido de nutrientes en las hojas está directa y positivamente relacionado con la tasa de adquisición de éstos por medio de las raíces, puede decirse que lo reportado en la literatura se vio reflejado en los

resultados de los análisis de suelo, que mostraron que la concentración de fósforo foliar fue menor en el sustrato de los individuos de *Senecio* que en el de los individuos de *Buddleia*, mientras que la concentración de nitrógeno en el suelo de *S. praecox* fue igual, estadísticamente hablando, que en el suelo de *B. cordata*. Los resultados obtenidos respecto al P pueden ser atribuidos a que las especies caducifolias, como producto de su gran requerimiento de nutrientes, absorben del suelo mayores cantidades de fósforo que las plantas perennes, además de que no tienen mayor eficiencia en la retranslocación de este nutriente que las últimas; ello deriva en una mayor absorción de este elemento en *Senecio* que en *Buddleia*. Respecto a lo anterior, DeLucia y Schlesinger (1995) reportaron que las especies perennes tienen una eficiencia en el uso de nutrientes más alta que las hojas propias de especies caducifolias, especialmente en lo que al fósforo se refiere; en el caso del nitrógeno, no obstante, los resultados de este trabajo apuntaron en un sentido diferente, como se discutirá en el párrafo siguiente.

El nitrógeno es requerido en mayores concentraciones, también, en las plantas caducifolias que en las plantas perennes, pero, de acuerdo con Lambers *et al.* (1998) y Reich *et al.* (1992), las especies de carácter caducifolio presentan mayores tasas de retranslocación de este elemento (o mayor Eficiencia del Uso de Nitrógeno fotosintético) que las especies de hábito perennifolio, lo que se tradujo, en el caso del presente trabajo, en una concentración igual de este nutriente en el suelo en que se encontraban los individuos de *S. praecox* que en el que se hallaban los de *B. cordata*. El valor de la primera derivada mínima de **A** y **TRP**, que fue mayor, en ambos casos, en *S. praecox* que en *B. cordata*, posiblemente constituya también un reflejo de la mayor tasa de retranslocación de *Senecio*, en virtud de que el descenso de estas dos variables fisiológicas transcurre paralelamente con el desmantelamiento del aparato fotosintético, cuyo componente principal es el nitrógeno.

Así, al compararse las diferencias entre el porcentaje de nutrientes provenientes del suelo requeridos por las especies caducifolias y las especies perennes reportado en la literatura (Lal *et al.*, 2001), se tiene que *Senecio praecox* requirió, en este experimento, una cantidad de nitrógeno 12.7% menor que

Buddleia cordata, mientras que la bibliografía reporta que las especies caducifolias necesitan cantidades de nitrógeno entre 14% y 23% mayores que las especies perennes. En cuanto al fósforo, *S. praecox* presentó un requerimiento 26.6% mayor de este nutriente que *B. cordata*, en consonancia con la literatura, de acuerdo con la cual las especies caducifolias requieren concentraciones de 14% a 21% mayores que las especies perennes. En el caso del potasio, finalmente, se encontró que *Senecio* requirió una concentración 73.6% mayor que la necesitada por *Buddleia*, lo que nuevamente apunta en el sentido de que *S. praecox* presentó una retranslocación bastante menos eficiente de este elemento que *B. cordata*. Estas diferencias ponen de manifiesto, aparentemente, que la Tasa Relativa de Crecimiento foliar de *Senecio praecox* incrementa, tal como se menciona en la literatura (Lal *et al.* 2001, Lambers *et al.* 1998), los requerimientos de nutrientes de esta especie.

De acuerdo con Lal *et al.* (2001), las concentraciones foliares de nitrógeno, fósforo y potasio no están relacionadas con la longevidad de las hojas, que es una característica que tiene una estrecha relación con la fenología de las plantas. Esto no contradice los resultados obtenidos en este trabajo, pues las concentraciones foliares de estos nutrientes pueden no ser diferentes entre las dos especies utilizadas, pero sí lo son los requerimientos que éstas tienen de los mismos en función de su TRC_f y de su eficiencia en la retranslocación de tales elementos.

6.4 Sobre cuál de las dos especies presenta la estrategia más adecuada para establecerse en el Pedregal de San Ángel y ser incluida en proyectos de restauración ecológica

A pesar de que, de acuerdo con Grime (1979) y Bazzaz y Pickett (1980) (citados por Williams *et al.*, 1989), las especies propias de la sucesión temprana compiten por la luz con un crecimiento rápido y una veloz emergencia e índice de recambio de las hojas, lo que conduciría a pensar que *Senecio praecox* reúne características más apropiadas para las etapas tempranas de la restauración ecológica del Pedregal de San Ángel, hay que destacar que *Buddleia cordata*

tiene, en cambio, mayor capacidad que *S. praecox* de encontrar agua en microambientes donde ésta es escasa, en virtud de la plasticidad de su desarrollo radicular, tal como parece indicar que el potencial hídrico mínimo ($\Psi_{i_{min}}$) de *Buddleia* es dos veces más grande que $\Psi_{i_{min}}$ de *Senecio* en las mismas condiciones naturales (Pozos-Hernández, 1991).

Además, mientras que las longevidades foliares breves y/o la caducifoleidad son consideradas adaptaciones que posibilitan el crecimiento rápido (Reich *et al.*, 1991a), en ambientes relativamente ricos en nutrientes (Uhl, 1987) mediante la veloz adquisición y retranslocación de los mismos (Field y Mooney, 1986), se cree que la longevidad foliar prolongada, el crecimiento lento, los bajos contenidos de nutrientes en las hojas, los índices fotosintéticos bajos y las grandes inversiones en defensas contra la herbivoría son características de la planta que fueron seleccionadas, evolutivamente, como respuesta a hábitats limitados en recursos (Chabot y Hicks, 1982; Bazzaz 1979, Coley *et al.* 1985, en Reich *et al.*, 1991a). Adicionalmente, Jonasson (1989) afirma que un bajo índice de crecimiento de las hojas hace posible la explotación de nutrientes escasos a un ritmo más lento durante un periodo extenso de tiempo, mientras que Lambers *et al.* (1998) reportan que, en experimentos de competencia, las plantas perennes son más exitosas a concentraciones bajas de nitrógeno debido a su mayor tiempo de residencia, que es, según estos autores, el mecanismo más importante de conservación de nutrientes en lugares infértiles, ya que favorece un bajo índice de pérdida de los mismos.

De acuerdo con todo lo anterior, al compararse *S. praecox* con *B. cordata*, se encontrará que la última cuenta con las características que son señaladas por varios autores (en particular Lambers *et al.*, 1998) como las más adecuadas para sobrevivir en ambientes donde no sólo el agua, sino también los nutrientes, son limitados, como es el caso del Pedregal de San Ángel; en el mismo sentido, en observaciones efectuadas en la ciudad, se encontró que *B. cordata* crece en lugares increíblemente pobres en suelo y, por consiguiente, en nutrientes, como son las grietas de las azoteas.

Otros autores, sin embargo, brindan información que no permite hacer juicios que favorezcan a una u otra especie; así, Reich *et al.* (1992) afirman que la forma de vida caducifolia es favorecida en sitios caracterizados por presentar periodos marcadamente favorables para la ganancia de carbono alternados con periodos extremadamente desfavorables (como lo es, en este caso, la temporada en la cual *Senecio* no presenta hojas), mientras que las especies perennifolias dominan en zonas en las que hay condiciones poco favorables en el curso de todo el año, debido a la baja fertilidad del suelo y/o a la deficiente disponibilidad del agua, características que parecen presentarse, en mayor o menor medida, en el Pedregal de San Ángel.

Además, es importante mencionar que hay una inconsistencia aparente entre lo encontrado en la literatura y lo encontrado en el Pedregal de San Ángel, pues los individuos de *Senecio praecox* ocupan, en este lugar, sitios caracterizados por presentar cantidades de suelo que son, aparentemente, mucho menores que las de los sitios donde se localizan, con mayor frecuencia, los individuos de *Buddleia cordata*.

Esto pone de manifiesto que se carece de información sobre otros elementos que son tan importantes como la asimilación de CO₂ o la eficiencia del uso del agua de las especies empleadas en este trabajo; tal es el caso, por ejemplo, de las interrelaciones de cada una de las especies utilizadas con otras especies de plantas o animales, las diferencias en la sobrevivencia de los individuos de cada una de ellas en las distintas etapas de su ciclo de vida, el grado en que contribuyen a la formación de suelo o la medida en que ayudan a la conservación de éste y previenen la erosión, etc. Aunque *Buddleia cordata* sería, probablemente, más eficaz en lo referente a la conservación del suelo, pues retransloca con menor eficiencia el nitrógeno desde las hojas senescentes hacia el resto de la planta (con lo que proveería mayor cantidad de este nutriente, al escindirse sus hojas, que *Senecio*) y requiere menores aportes de fósforo y de potasio (con lo que agotaría las reservas de estos dos nutrientes con mayor lentitud que *S. praecox*), no es posible afirmar que una de estas especies es más apropiada para la restauración ecológica del Pedregal de San Ángel que la otra,

puesto que ambas han sido capaces de establecerse en él y, a juzgar por su abundancia, constituyen elementos fundamentales de esta comunidad biológica.

7. CONCLUSIONES

- *Senecio praecox* se caracteriza por presentar una mayor asimilación de CO₂ que *Buddleia cordata*, lo que es congruente con su fenología caducifolia.

- *Senecio praecox* se caracteriza por presentar una mayor transpiración que *Buddleia cordata*, en congruencia con su carácter caducifolio.

- *Senecio praecox* y *Buddleia cordata* no exhiben diferencias significativas en lo que se refiere a la eficiencia del uso del agua. La diferencia en la fenología de estas especies se evidencia, posiblemente, en el comportamiento de esta variable fisiológica, que en *B. cordata* presenta una conducta semejante a la de la asimilación de CO₂ y a la de la transpiración y en *S. praecox* presenta un comportamiento atípico, que parece estar relacionado con la mayor eficiencia en la movilización de recursos, provenientes de los órganos senescentes, que caracteriza a las especies caducifolias al compararse con las perennifolias.

- En congruencia con las diferencias existentes en la fenología de las dos especies utilizadas, la asimilación de CO₂ y la transpiración exhiben, en *Senecio praecox*, sus valores máximos en la etapa de las hojas jóvenes, lo que parece evidenciar que el desarrollo del aparato fotosintético culmina antes en esta especie que en *Buddleia cordata*, en la cual las hojas maduras presentan los valores más altos de estas variables. No obstante, únicamente hay diferencias estadísticamente significativas entre la transpiración de las hojas jóvenes y la transpiración de las hojas maduras. A las hojas viejas les corresponden, en todos los casos, los valores más bajos de estas dos variables.

- La eficiencia del uso del agua no experimenta modificaciones estadísticamente significativas en el curso de la vida de las hojas en *Buddleia cordata*, mientras que en *Senecio praecox* sólo hay diferencias entre las hojas jóvenes y las hojas maduras. Lo anterior parece indicar que las especies, sin importar su fenología, sólo mantienen sus hojas mientras éstas presentan una

diferencia entre la asimilación de CO₂ y la transpiración tal que el valor de la eficiencia del uso del agua no caiga por debajo de cierto nivel. *B. cordata* tolera valores de eficiencia del uso del agua menores que *S. praecox*, lo que es comprensible si se considera que es una especie menos conservadora del agua que *Buddleia cordata*.

- La Tasa Relativa de Crecimiento foliar de *Senecio praecox* tiene un valor significativamente superior a la Tasa Relativa de Crecimiento foliar de *Buddleia cordata*, por lo que el incremento del área foliar concluye antes en *Senecio praecox* que en *Buddleia cordata*.

- La longevidad de las hojas de *Senecio praecox* es significativamente menor que la longevidad de las hojas de *Buddleia cordata*.

- La Tasa Relativa de Crecimiento foliar de las hojas de invierno es mayor que la Tasa Relativa de Crecimiento foliar de las hojas de verano, tanto en *Senecio praecox* como en *Buddleia cordata*.

- La longevidad de las hojas de invierno es significativamente menor que la longevidad de las hojas de verano, lo mismo en *Senecio praecox* que en *Buddleia cordata*.

- Dada la falta de diferencias estadísticamente significativas entre la eficiencia del uso del agua de las dos especies utilizadas en este trabajo, no es posible afirmar que el uso de una de ellas sería más adecuado, en el marco de un proyecto de restauración ecológica en el Pedregal de San Ángel, que el uso de la otra. Por el contrario, debido a que las dos son colonizadoras exitosas y miembros muy valiosos de esta comunidad vegetal, a juzgar por su abundancia y distribución dentro de la misma, es probable que lo mejor sea incluir tanto a *Senecio praecox* como a *Buddleia cordata* en un proyecto de esta índole.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aerts, R. 1990. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia* (Berlin) **84**: 391-397
- Aerts, R. y M.J. Van der Peil. 1993. A simple model to explain the dominance of low productive perennials in nutrient-poor habitats. *Oikos* **66**: 144-157
- Aerts, R. 1995. The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology and Evolution*. **10(10)**: 402-407
- Bazzaz, F. A. 1984a. Demographic consequences of plant physiological traits: some case studies. En: *Perspectives of plant population ecology*. Eds: R. Dirzo y J. Sarukhán. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts. 478 pp.
- Bazzaz, F. A. 1984b. Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. En: *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Eds: E. Medina, H.A. Money y C. Vázquez-Yanes. Junk, La Haya. 254 pp.
- Bello G., M. A. 1993. *Plantas útiles no maderables de la Sierra purépecha, Michoacán, México*. INIFAP. México. Folleto Técnico No 10. 115 pp.
- Bentley, B.L. 1979. Longevity of individual leaves in a tropical rainforest understory. *Planta* **43**: 119-121
- Binkley, D. 1993. *NUTRICIÓN FORESTAL. Prácticas de manejo*. Grupo Noriega Editores. México, D.F., México. 340 pp.
- Bye, R. 1985. Medicinal plants of the tarahumara indians of Chihuahua, Mexico. En: *Two Mummies from Chihuahua: A multidisciplinary study*. Eds: R. A. Tyson y D. V. Elerick. San Diego Mus. Papers No. **19**: 77-104
- Cano-Santana, Z. Meave, J. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias* **41**: 58-68
- Chabot, B.F. y D.J. Hicks. 1982. The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **13**: 229-259
- Chapin III, F.S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **11**: 233-260
- Chapin III, F.S., Moilanen, L. 1991. Nutritional controls over nitrogen and phosphorus resorption from alaskan birch leaves. *Ecology* **72(2)**: 709-715

- Charles-Edwards, D.A., Doley, D.A. y Rimmington, D. 1986. *Modelling Plant Growth and Development*. Academic Press. North Ryde, Australia. 235 pp.
- Coley, P.D. 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia* (Berlin) **74**: 532-536
- Corona Velázquez, J. N. 1999. Efecto de los eventos lluviosos en la respuesta estomática de *Buddleia cordata* H.B.K. (Loganiaceae) y *Verbesina virgata*, Cav. (Compositae) del Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 56 pp.
- Contreras, F. y Marín Ch. D. 1999. Comparación de la tasa fotosintética foliar y del crecimiento en dos cultivares de *Canavalia ensiformis* (L.) DC., bajo condiciones de invernadero. *Rev. Fac. Agron. (LUZ)* **16**: 19-37
- Crafts-Brandner, S. J., Below, F.E., Wittenbach, V. A., Harper, J. E. y Hageman R.H.(1984a). Differential senescence of maize hybrids following ear removal. I. Whole plant. *Plant Physiology* **74**: 360-367
- Crafts-Brandner, S. J., Below, F.E., Wittenbach, V. A., Harper, J. E. y Hageman R.H. (1984b). Differential senescence of maize hybrids following ear removal. II. Selected leaf. *Plant Physiology* **74**: 368-373
- Crafts-Brandner, S.J., Salvucci, M.E. y Egli, D.B. 1990. Changes in ribulosebiphosphate carboxylase/oxygenase and ribulose 5-phosphate kinase abundances and photosynthetic capacity during leaf senescence. *Photosynthesis Research* **23**: 223-230
- Daniel, W. W. 2000. *Bioestadística. Base para el análisis de las ciencias de la salud*. Noriega Editores. México, D. F. 878 pp.
- Degollado Zaldívar, D. 2000. Relaciones hídricas internas de *Cissus sicyoides* L. y *Dodonaea viscosa* (L.) Jacq. de la Reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 74 pp.
- DeLucia, E.H. y Schlesinger, W.H. 1995. Photosynthetic rates and nutrient-use efficiency among evergreen and deciduous shrubs in Okefenokee swamp. *International Journal of Plant Sciences* **156(1)**: 19-28

- Droillard, M.J., Bate, N.J., Rothstein, S.J. y Thompson, J.E. 1992. Active translation of the D-1 protein of Photosystem II in senescing leaves. *Plant Physiology* **99**: 589-594
- Engvild, K.C. 1989. The death hormone hypothesis. *Physiologia Plantarum* **77**: 282-285
- Esau, K. 1987. *Anatomía Vegetal*. Ediciones Omega, S.A. Barcelona, España. 779 pp.
- Field, C., Mooney, H.A. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. En: *On the economy of plant form and function*. Ed: T. Givnish. Cambridge University Press. Londres, Reino Unido.
- Gan, S. y Amasino, R.M. 1997. Making sense of senescence. Molecular genetic regulation and manipulation of leaf senescence. *Plant Physiology* **113**: 313-319
- Gepstein, S. 1988. Photosynthesis. En: *Senescence and Aging in Plants*. Eds: L. D. Noodén y A. C. Leopold. Academic Press Inc. San Diego, California. 526 pp.
- Granier, C. y Tardieu F. 1998. Spatial and temporal analysis of expansion and cell cycle in sunflower leaves. *Plant Physiology* **116**: 991-1001
- Guéra, A., Martin, M. y Sabater, B. 1989. Subchloroplast localization of polypeptides synthesized by chloroplasts during senescence. *Physiologia Plantarum* **75**: 382-388
- Hall, D. O., Scurlock, J. M. O., Bolhàr-Nordenkamp, H. R., Leegood R. C. y Long, S. P. 1993. *Photosynthesis and Production in a Changing Environment. A field and laboratory manual*. Chapman and Hall. Londres, Reino Unido. 464 pp.
- Humbeck, K., Quast, S. y Krupinska, K. 1996. Functional and molecular changes in the photosynthetic apparatus during senescence of flag leaves from field-grown barley plants. *Plant, Cell and Environment*. **19**: 337-334.
- Hutchinson, K., Greenwood, M., Sherman, C., Rebbeck, J. y Singer, P. 1990. The molecular genetics of maturation in eastern larch (*Larix laricina* [Du Roi] K. Koch). En: *Plant Aging. Basic and Applied Approaches*. Eds: R. Rodríguez, R. Sánchez Tamés y D. J. Durzan. Plenum Press. 450 pp.

- Jonasson, S. 1989. Implications of leaf longevity, leaf nutrient re-absorption and translocation for the resource economy of five evergreen plant species. *Oikos* **56**: 121-131
- Jonasson, S. 1995. Resource allocation in relation to leaf retention time of the wintergreen *Rhododendron lapponicum*. *Ecology* **76**(2): 475-485
- Jones, H. G. 1992. *Plants and Microclimate. A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*. University Press. Cambridge, Reino Unido. 427 pp.
- Jurik, T.W., Chabot, J.F., Chabot, B.F. 1979. Ontogeny of photosynthetic performance in *Fragaria virginiana* under changing light regimes. *Plant Physiology* **63**: 542-547
- Lal, C.B., Annapurna, C., Raghubanshi, A.S. y Singh, J.S. 2001. Foliar demand and resource economy of nutrients in dry tropical forest species. *Journal of Vegetation Science* **12**: 5-14
- Lambers, H., Chapin III, F.S. y Pons, T. L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag. Nueva York, Estados Unidos. 540 pp.
- Leshem, Y., Halevy, A. H. y Frenkel, Ch. 1986. *Processes and Control of Plant Senescence*. Elsevier Science Publishers B.V. Amsterdam, Holanda. 215 pp.
- Marín Ch., D. y Pérez de Askue, M. 1999. Crecimiento, fotosíntesis foliar y rendimiento en granos en los cultivares Tovar y Yaracuy de *Canavalia ensiformis* (L.), sembrados en Calabozo, estado Guárico. *Rev. Fac. Agron. (LUZ)* **16**: 174-186
- Mattoo, A.K. y Aharoni, N. 1988. Ethylene and Plant Senescence. En: *Senescence and Aging in Plants*. Eds: L. D. Noodén y A. C. Leopold. Academic Press Inc. San Diego, California. 526 pp.
- Meave Del Castillo J. A. 1987. Longevidad de las hojas de tres especies de árboles perennifolios de selva tropical húmeda. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 185 pp.
- Miller, P.C. y W.A. Stoner. 1979. Canopy structure and environmental interactions. En: *Topics in plant population biology*. Eds: O.J. Solbrig, S. Jair, G.B. Johnson y P.H. Raven. Columbia University Press. Nueva York

- Mooney, H.A. y S.L. Gulmon. 1982. Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory. *Bioscience* **32**: 198-206
- Murchie, E. H., Chen, Y., Hubbard, S., Peng, S. y Horton P. 1999. Interactions between senescence and leaf orientation determine in situ patterns of photosynthesis and photoinhibition in field-grown rice. *Plant Physiology* **119**: 553-563
- Noodén, L.D. 1988a. The phenomena of senescence and aging. En: *Senescence and Aging in Plants*. Eds: L. D. Noodén y A. C. Leopold. Academic Press Inc. San Diego, California. 526 pp.
- Noodén, L.D. 1988b. Other regulators of senescence. En: *Senescence and Aging in Plants*. Eds: L. D. Noodén y A. C. Leopold. Academic Press Inc. San Diego, California. 526 pp.
- Olivares, E. y Medina, E. 1992. Water and nutrient relations of woody perennials from tropical dry forests. *Journal of Vegetation Science* **3**: 382-392
- Peoples, M.B. y Dalling, M.J. 1988. The Interplay between proteolysis and amino acid metabolism during senescence and nitrogen reallocation. En: *Senescence and Aging in Plants*. Eds: L. D. Noodén y A. C. Leopold. Academic Press Inc. San Diego, California. 526 pp.
- Plata Alvarez, M. A. 2002. Estudio ecofisiológico de la germinación de dos especies arbustivas del Pedregal de San Ángel *Dodonaea viscosa* (L.) Jacq. (Sapindaceae) y *Senna multiglandulosa* (Jacq.) Irwin & Barneby (Caesalpinaceae). Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 71 pp.
- Pozos-Hernández, B.A. 1991. Relaciones hídricas internas en *Senecio praecox* D.C. y *Buddleia cordata* H.B.K. de la Reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 77 pp.
- Ramos Palacios, R. 2001. Propagación vegetativa por estacas de especies dominantes de la Reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 56 pp.

- Reich, P.B., Uhl, C., Walters, M.B. y Ellsworth, D.S. 1991a. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia* **86**: 16-24
- Reich, P.B., Walters, M. B. y Ellsworth, D. S. 1991b. Leaf age and season influence the relationships between leaf nitrogen, leaf mass per area and photosynthesis in maple and oak trees. *Plant, Cell and Environment* **14**: 251-259
- Reich, P. B., Walters, M. B., Ellsworth, D. S. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* **62(3)**: 365-392
- Reyes C., E. y A. Roldan. 1992. *Insecticidas naturales No 1*. Maderas del Pueblo. México, D.F. 46 p.
- Rojo, A. 1994. *Reserva Ecológica del Pedregal de San Angel: Historia Natural y Manejo*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 410 pp.
- Rousseaux, M.C., Hall, A.J. y Sánchez, R.A.1996. Far-red enrichment and photosynthetically active radiation level influence leaf senescence in field-grown sunflower. *Physiologia Plantarum* **96**: 217-224
- Rzedowski. J. y de Rzedowski G. C. 1985. *Flora Fanerogámica del Valle de México*: Vol. II. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto de Ecología, I.P.N. México, D.F. 674 pp.
- Sabater, B., Vera, A. , Tomás, R. y Martín, M. 1990. Nutrient remobilization, nitrogen metabolism and chloroplast gene expression in senescent leaves. En: *Plant Aging. Basic and Applied Approaches*. Eds: R. Rodríguez, R. Sánchez Tamés y D. J. Durzan.. Plenum Press. 450 pp.
- Sabater, B., Martín, M., Sánchez, F. J. y Vera A. 1990. Hormonal control of senescence. En: *Plant Aging. Basic and Applied Approaches*. Eds: Rodríguez, R., Sánchez Tamés R. y Durzan, D. J. Plenum Press. 450 pp.
- Salisbury, F. B. y C. W. Ross. *Fisiología Vegetal*. Grupo Editorial Iberoamericana. S. A. de C. V. México, D. F. 759 pp.
- Sánchez Sánchez, O. 1974. *La Flora del Valle de México*. Editorial Herrero, S.A. México, D.F. 519 pp.

Falta página

N° 76

- Wingler, A., von Schaewen A., Leegood R. C., Lea P.J. y Quick W. P.1998. Regulation of leaf senescence by cytokinin, sugars, and light. *Plant Physiology*. **116**: 329-335
- Wolfe, D.W., Henderson, D. W., Hsiao, T.C. y Alvino A. 1988a. Interactive water and nitrogen effects on senescence of maize. I. Leaf area duration, nitrogen distribution, and yield. *Agronomy Journal* **80**: 859-864
- Wolfe, D.W., Henderson, D. W., Hsiao, T.C. y Alvino A. 1988b. Interactive water and nitrogen effects on senescence of maize. II. Photosynthetic decline and longevity of individual leaves. *Agronomy Journal* **80**: 865-870
- Woolhouse, H.W.1987. Leaf senescence. En: *The Molecular Biology of Plant Development*. Eds: H. Smith y D. Grierson. Blackwell Scientific Publications. Oxford, Reino Unido. p. 256-284
- Zar, H.J. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice May. New Jersey, Estados Unidos. 718 pp.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

- Wingler, A., von Schaewen A., Leegood R. C., Lea P.J. y Quick W. P.1998. Regulation of leaf senescence by cytokinin, sugars, and light. *Plant Physiology*. **116**: 329-335
- Wolfe, D.W., Henderson, D. W., Hsiao, T.C. y Alvino A. 1988a. Interactive water and nitrogen effects on senescence of maize. I. Leaf area duration, nitrogen distribution, and yield. *Agronomy Journal* **80**: 859-864
- Wolfe, D.W., Henderson, D. W., Hsiao, T.C. y Alvino A. 1988b. Interactive water and nitrogen effects on senescence of maize. II. Photosynthetic decline and longevity of individual leaves. *Agronomy Journal* **80**: 865-870
- Woolhouse, H.W.1987. Leaf senescence. En: *The Molecular Biology of Plant Development*. Eds: H. Smith y D. Grierson. Blackwell Scientific Publications. Oxford, Reino Unido. p. 256-284
- Zar, H.J. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice May. New Jersey, Estados Unidos. 718 pp.

Falta página

N° 78

APÉNDICE 2

Tabla 3. Nivel de significancia de los parámetros de la ecuación logarítmica $[y=a+b\ln x+c(\ln x)^2+d(\ln x)^3]$ que describe el comportamiento de la transpiración en función de la edad de las hojas de *Senecio praecox*.

PARÁMETROS	VALORES	ERROR ESTÁNDAR	t	p > t
a	29.93	42.19	0.71	0.48
b	-41.52	35.06	-1.18	0.24
c	17.89	9.60	1.86	0.06
d	-2.21	0.87	-2.55	0.01

Tabla 4. Nivel de significancia de los parámetros de la ecuación logarítmica $[y=a+b\ln x+c(\ln x)^2+d(\ln x)^3]$ que describe el comportamiento de la transpiración en función de la edad de las hojas de *Buddleia cordata*.

PARÁMETROS	VALORES	ERROR ESTÁNDAR	t	p > t
a	-6.71	124.39	-0.05	0.96
b	-14.16	88.24	-0.16	0.87
c	8.89	20.71	0.43	0.67
d	-1.12	1.61	-0.70	0.49

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

APÉNDICE 3

Tabla 5. Nivel de significancia de los parámetros de la ecuación logarítmica [$y=a+b\ln x/x^2$] que describe el comportamiento de la eficiencia del uso del agua en función de la edad de las hojas de *Senecio praecox*.

PARÁMETROS	VALORES	ERROR ESTÁNDAR	t	p > t
a	1.33	0.021	62.79	0.00000
b	-74.10	5.53	-13.40	0.00000

Tabla 6. Nivel de significancia de los parámetros de la ecuación logarítmica [$y=a+b/\ln x+c/(\ln x)^2$] que describe el comportamiento de la eficiencia del uso del agua en función de la edad de las hojas de *Buddleia cordata*.

PARÁMETROS	VALORES	ERROR ESTÁNDAR	t	p > t
a	-17.45	2.62	-6.66	0.00000
b	153.14	21.68	7.06	0.00000
c	-313.15	44.41	-7.05	0.00000

APÉNDICE 4

Tabla 7. Prueba de Tukey empleada para comparar el efecto de las tres categorías de edad sobre la asimilación de CO₂ (a), la transpiración (b) y la eficiencia del uso del agua (c), en las hojas de *Senecio praecox*. En el primer renglón aparecen los promedios; los valores de p que representan una diferencia significativa aparecen en cursivas.

(a) Asimilación de CO₂ (A)

	Hojas jóvenes	Hojas maduras	Hojas viejas
	8.38	7.67	4.43
Hojas jóvenes		0.55	<i>0.00004</i>
Hojas maduras	0.55		<i>0.00067</i>
Hojas viejas	<i>0.00004</i>	<i>0.00067</i>	

(b) Transpiración (TRP)

	Hojas jóvenes	Hojas maduras	Hojas viejas
	8.14	5.87	3.65
Hojas jóvenes		<i>0.000097</i>	<i>0.000022</i>
Hojas maduras	<i>0.000097</i>		<i>0.00401717</i>
Hojas viejas	<i>0.000022</i>	<i>0.00401717</i>	

(c) Eficiencia del uso del agua (WUE)

	Hojas jóvenes	Hojas maduras	Hojas viejas
	1.03	1.36	1.17
Hojas jóvenes		<i>0.00011</i>	0.36
Hojas maduras	<i>0.00011</i>		0.14
Hojas viejas	0.36	0.14	

APÉNDICE 5

Tabla 8. Prueba de Tukey empleada para comparar el efecto de las tres categorías de edad sobre la asimilación de CO₂ (a), la transpiración (b) y la eficiencia del uso del agua (c), en las hojas de *Buddleia cordata*. En el primer renglón aparecen los promedios; los valores de p que representan una diferencia significativa aparecen en cursivas.

(a) Asimilación de CO₂ (A)

	Hojas jóvenes	Hojas maduras	Hojas viejas
	7.37	9.12	4.99
Hojas jóvenes		0.11	0.09
Hojas maduras	0.11		<i>0.00116748</i>
Hojas viejas	0.09	<i>0.00116748</i>	

(b) Transpiración (TRP)

	Hojas jóvenes	Hojas maduras	Hojas viejas
	5.97	7.34	5.26
Hojas jóvenes		0.08	0.66
Hojas maduras	0.08		<i>0.032</i>
Hojas viejas	0.66	<i>0.032</i>	

(c) Eficiencia del uso del agua (WUE)

	Hojas jóvenes	Hojas maduras	Hojas viejas
	1.20	1.50	0.94
Hojas jóvenes		0.37	0.63
Hojas maduras	0.37		0.13
Hojas viejas	0.63	0.13	

APÉNDICE 6

Tabla 9. Resultados de un Análisis de Varianza con una prueba de Tukey en el que se muestran todas las categorías de edad de las hojas, lo mismo de *Senecio praecox* que de *Buddleia cordata*. {1} = hojas jóvenes de *Senecio praecox*; {2} = hojas maduras de *Senecio praecox*; {3} = hojas viejas de *Senecio praecox*; {4} = hojas jóvenes de *Buddleia cordata*; {5} = hojas maduras de *Buddleia cordata*; {6} = hojas viejas de *Buddleia cordata*. En el renglón superior aparecen, debajo del número de la categoría, los promedios de la asimilación de CO₂ (a), la transpiración (b) y la eficiencia del uso del agua (c). Se muestran con cursivas y en negritas las diferencias significativas.

(a) Asimilación de CO₂ (A)

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
	8.38	7.67	4.42	7.37	9.12	4.99
{1}		0.92	0.00004	0.77	0.93	0.00255
{2}	0.92		0.00106	0.99	0.40	0.03602
{3}	0.00004	0.00106		0.00915	0.00002	0.99
{4}	0.77	0.99	0.00915		0.26	0.12
{5}	0.93	0.40	0.00002	0.26		0.00021
{6}	0.00254	0.03602	0.99	0.12	0.00021	

(b) Transpiración (TRP)

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
	8.14	5.87	3.65	5.97	7.34	5.26
{1}		0.00037	0.00002	0.00262	0.73	0.00041
{2}	0.00037		0.00487	0.99	0.12	0.95
{3}	0.00002	0.00487		0.00587	0.00002	0.27
{4}	0.002624	0.99	0.00587		0.24	0.92
{5}	0.73	0.12	0.00002	0.24		0.04551
{6}	0.00041	0.95	0.27	0.92	0.04551	

(c) Eficiencia del uso del agua (WUE)

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
	1.03	1.36	1.17	1.20	1.50	0.94
{1}		0.17	0.96	0.87	0.02201	0.99
{2}	0.17		0.84	0.90	0.93	0.16
{3}	0.96	0.84		0.99	0.37	0.84
{4}	0.87	0.90	0.99		0.42	0.71
{5}	0.02201	0.93	0.37	0.42		0.02899
{6}	0.99	0.16	0.84	0.71	0.02899	

APÉNDICE 7

Tabla 11. Análisis de Varianza con una prueba de Tukey que muestra el efecto de la edad sobre la asimilación de CO₂, la transpiración y la eficiencia del uso del agua en las hojas de *Senecio praecox*.

VARIABLE FISIOLÓGICA	F	p
Asimilación de CO ₂ (A)	13.40	0.000005
Transpiración (TRP)	26.75	0.000000
Eficiencia en el Uso del Agua (WUE)	8.78	0.00026

Tabla 12. Análisis de Varianza con una prueba de Tukey que muestra el efecto de la edad sobre la asimilación de CO₂, la transpiración y la eficiencia del uso del agua en las hojas de *Buddleia cordata*.

VARIABLE FISIOLÓGICA	F	p
Asimilación de CO ₂ (A)	8.60	0.00036
Transpiración (TRP)	4.69	0.01129
Eficiencia en el Uso del Agua (WUE)	2.51	0.08663

APÉNDICE 8

Tabla 13. Comparación, efectuada con una prueba de *t* de *Student* para muestras dependientes, de la Tasa Relativa de Crecimiento foliar (a) y la Longevidad de las hojas (b) entre las hojas de Invierno y las hojas de Verano de *Senecio praecox*.

(a) Tasa Relativa de Crecimiento foliar

	MEDIA	DESVIACIÓN ESTÁNDAR	<i>t</i>	<i>p</i>
INVIERNO	0.071 cm ² cm ⁻² día ⁻¹	0.344	6.525	0.00002
VERANO	0.044 cm ² cm ⁻² día ⁻¹	0.294		

(b) Longevidad

	MEDIA	DESVIACIÓN ESTÁNDAR	<i>t</i>	<i>p</i>
INVIERNO	99.57 días	18.02	-3.39	0.00480
VERANO	114.14 días	19.23		

APÉNDICE 9

Tabla 14. Comparación, efectuada con una prueba de *t* de *Student* para muestras dependientes, de la Tasa Relativa de Crecimiento foliar (a) y la Longevidad (b) entre las hojas de Invierno y las hojas de Verano de *Buddleia cordata*.

(a) Tasa Relativa de Crecimiento foliar

	MEDIA	DESVIACIÓN ESTÁNDAR	<i>t</i>	<i>p</i>
INVIERNO	0.036 cm ² cm ⁻² día ⁻¹	0.006	2.58	0.032
VERANO	0.024 cm ² cm ⁻² día ⁻¹	0.011		

(b) Longevidad

	MEDIA	DESVIACIÓN ESTÁNDAR	<i>t</i>	<i>p</i>
INVIERNO	137.33 días	16.47	-2.77	0.024
VERANO	171.11 días	34.58		

APÉNDICE 10

Tabla 15. Comparación, efectuada con una prueba de *t* de *Student* para muestras independientes, de la Tasa Relativa de Crecimiento foliar (a) y la Longevidad (b) entre el total de hojas de *Senecio praecox* y *Buddleia cordata*.

(a) Tasa Relativa de Crecimiento foliar

<i>Senecio praecox</i>	<i>Buddleia cordata</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
0.049 cm ² cm ⁻² día ⁻¹	0.028 cm ² cm ⁻² día ⁻¹	7.058	0.0

(b) Longevidad

MEDIA <i>Senecio praecox</i>	MEDIA <i>Buddleia cordata</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
104 días	153 días	-11.86	0.0

APÉNDICE 11

Tabla 16. Parámetros de la ecuación $(y = a [1 + (b \exp(-c(x-d)) - c \exp(-b(x-d))) / (c-b)])$ que describe el comportamiento del área foliar en función del tiempo en *Senecio praecox*.

PARÁMETROS	VALORES	ERROR ESTÁNDAR	t	p > t
a	55.12	1.17	47.15	0.00000
b	0.098	4.96	0.019	0.98
c	0.098	5.04	0.019	0.98
d	14.88	2.09	7.13	0.0000

Tabla 17. Parámetros de la ecuación $(y = a [1 + (b \exp(-c(x-d)) - c \exp(-b(x-d))) / (c-b)])$ que describe el comportamiento del área foliar en función del tiempo en *Buddleia cordata*.

PARÁMETROS	VALORES	ERROR ESTÁNDAR	t	p > t
a	54.69	1.08	50.57	0.00000
b	0.094	18.31	0.005	0.99
c	0.094	18.41	0.005	0.99
d	32.29	2.96	10.91	0.00000