



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

RESPUESTA FOTOSINTÉTICA DE ESPECIES ARBÓREAS AL MICROAMBIENTE

URBANO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ERIK OMAR MATA GUEL

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. VÍCTOR LUIS BARRADAS MIRANDA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

COMITÉ TUTOR: DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO
FACULTAD DE CIENCIAS
DRA. CLAUDIA ALEJANDRA PONCE DE LEÓN HILL
FACULTAD DE CIENCIAS

MÉXICO, D.F.

SEPTIEMBRE, 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

RESPUESTA FOTOSINTÉTICA DE ESPECIES ARBÓREAS AL MICROAMBIENTE

URBANO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ERIK OMAR MATA GUEL

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. VÍCTOR LUIS BARRADAS MIRANDA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

COMITÉ TUTOR: DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO
FACULTAD DE CIENCIAS
DRA. CLAUDIA ALEJANDRA PONCE DE LEÓN HILL
FACULTAD DE CIENCIAS

MÉXICO, D.F.

SEPTIEMBRE, 2015

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina, en su sesión ordinaria del día 08 de junio de 2015, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **MATA GUEL ERIK OMAR** con número de cuenta **408022336** con la tesis titulada "**RESPUESTA FOTOSINTÉTICA DE ESPECIES ARBÓREAS AL MICROAMBIENTE URBANO**", bajo la dirección del **DR. VICTOR LUIS BARRADAS MIRANDA**:

- Presidente: DR. MARK EARL OLSON
- Vocal: DR. ELÍAS PIEDRA IBARRA
- Secretario: DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO
- Suplente: DR. ZENÓN CANO SANTANA
- Suplente: DR. YOHAN ALEXANDER CORREA METRIO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 26 de agosto de 2015.

M. del Coro Arizmendi Arriaga

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, por ofrecer a sus estudiantes la excelencia en la calidad educativa y la preparación para el desarrollo científico y profesional.

Al CONACYT, por la beca con número 511325/288922 brindada durante la realización de este proyecto, con la cual posibilitó la conclusión de mis estudios.

A mi comité tutor, Dr. Víctor Luis Barradas Miranda, Dra. Silvia Castillo Argüero y Dra. Claudia Alejandra Ponce de León Hill, por su disposición, guía, observaciones y ayuda durante mis estudios de posgrado y la elaboración del presente proyecto de investigación.

A mi madre, Elizabeth Guel Montoya, por ser siempre mi principal soporte moral y ayuda incondicional para verme alcanzar mis sueños.

A mi padre, Jorge Mata Bravo, y mi hermano, Jorge Alberto Mata Guel, por impulsarme a la superación y compartir mis alegrías y frustraciones.

A mi familia por sus palabras de aliento que me motivan para nunca darme por vencido.

A mi comité sinodal, por su disposición para la finalización de mi proyecto y sus observaciones y correcciones de gran valor profesional.

A las profesoras Nazira Calleja de la Facultad de Psicología y Guadalupe Barajas de la Facultad de Ciencias, por su ayuda en el procesamiento estadístico de datos, indispensable en el desarrollo científico.

ÍNDICE

Lista de abreviaturas	2
Resumen	3
Abstract	5
1. Introducción	7
2. Objetivos	9
3. Hipótesis	10
4. Antecedentes	11
4.1. El microambiente	11
4.2. La isla de calor urbana: el caso de la Ciudad de México	12
4.3. El efecto de las condiciones microambientales sobre la conductancia estomática y la asimilación de carbono	14
4.3.1. Efecto de la temperatura del aire	14
4.3.2. Efecto del déficit de presión de vapor	16
4.3.3. Efecto de la radiación fotosintéticamente activa	18
4.3.4. Efecto de la concentración de dióxido de carbono	19
4.3.5. Efecto de la concentración de ozono	22
4.3.6. Respuestas fotosintética y estomática	24
4.4. Otras fuentes de estrés	26
5. Método	28
5.1. Sitios, especies y equipo	28
5.2. Método de análisis	31
6. Resultados y discusión	33
6.1. Condiciones microambientales	33
6.1.1. Temperatura del aire	33
6.1.2. Déficit de presión de vapor	35
6.1.3. Radiación fotosintéticamente activa	35
6.1.4. Concentración de dióxido de carbono	37
6.1.5. Concentración de ozono	37
6.2. Variables fisiológicas	38
6.2.1. Conductancia estomática	38
6.2.2. Asimilación de dióxido de carbono	39
6.3. Curvas envolventes	41
6.3.1. Efecto de la temperatura del aire sobre la conductancia estomática	41
6.3.2. Efecto del déficit de presión de vapor sobre la conductancia estomática	42
6.3.3. Efecto de la radiación fotosintéticamente activa sobre la conductancia estomática	43
6.3.4. Efecto de la concentración de dióxido de carbono sobre la conductancia estomática	44
6.3.5. Efecto de la concentración de ozono sobre la conductancia estomática	46
6.4. Regresiones múltiples	47
6.4.1. Efecto de las variables microambientales sobre la conductancia estomática	47
6.4.2. Efecto de las variables microambientales sobre la asimilación de carbono	50
6.4.3. Efecto de las variables microambientales y la conductancia estomática sobre la asimilación de carbono	52
7. Conclusiones	55
Literatura citada	56
Anexos	63

LISTA DE ABREVIATURAS

<i>A</i>	asimilación de dióxido de carbono
AS	sitio de medición Alameda del Sur
[CO ₂]	concentración de dióxido de carbono atmosférico
<i>DFF</i>	densidad de flujo fotónico
<i>DPV</i>	déficit de presión de vapor
<i>e_s</i>	presión de vapor a saturación
<i>g_s</i>	conductancia estomática
<i>g_{smax}</i>	conductancia estomática máxima
HL	hora local
hPa	hectopascales de presión
<i>HR</i>	humedad relativa del aire
<i>K_p</i>	conductancia hidráulica de la planta
[O ₃]	concentración de ozono atmosférico
PT	sitio de medición parque Paseos de Taxqueña
<i>RFA</i>	radiación fotosintéticamente activa
ROS	<i>reactive oxygen species</i> /especies de oxígeno reactivo
SFX	sitio de medición jardín Santiago Felipe Xicotécatl
SLT	sitio de medición parque San Lorenzo Tlacoquemécatl
<i>T_A</i>	temperatura del aire
<i>WUE</i>	<i>water use efficiency</i> /eficiencia en el uso de agua
Ψ	potencial hídrico de la planta

RESUMEN

En la Ciudad de México, el bosque urbano se encuentra bajo constante presión, en parte por la afectación humana directa, pero también indirectamente por las condiciones microambientales derivadas de la actividad antrópica. Se ha identificado una isla de calor urbana que se ha intensificado en los últimos años, la cual potencialmente genera una gradiente espacial de severidad de diferentes variables ambientales desde su centro hacia su periferia. Si bien la comunidad vegetal en conjunto juega un papel importante en la regulación de dicho microambiente y proporciona a los habitantes numerosos servicios, la manera en que se ve afectada y responde ante las condiciones propias de la ciudad ha sido poco explorada. Por lo tanto, el propósito de este estudio fue realizar un registro diurno de cinco variables microambientales —temperatura del aire (T_A), déficit de presión de vapor (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), concentración de dióxido de carbono ($[CO_2]$) y concentración de ozono ($[O_3]$)— en cuatro parques de la ciudad que están ubicados en un gradiente del centro hacia el borde de la isla de calor, así como efectuar mediciones de dos variables fisiológicas —conductancia estomática (g_s) y asimilación de carbono (A)— en cuatro especies arbóreas frecuentes en la Ciudad de México durante una temporada húmeda y una seca, con el fin de encontrar patrones espaciales y establecer de qué manera responden fisiológicamente los árboles ante diferentes fuentes de estrés ambiental. Los parques elegidos fueron el jardín Santiago Felipe Xicoténcatl (SFX), los parques de San Lorenzo Tlacoquemécatl (SLT) y Paseos de Taxqueña (PT) y la Alameda del Sur (AS). Las especies seleccionadas por ser frecuentes y presentar hojas amplias adecuadas para la medición fueron *Ligustrum japonicum* y *Fraxinus udhei* (Oleaceae), y *Ficus benjamina* y *Ficus microcarpa* (Moraceae). Se hicieron análisis de varianza para encontrar efectos de la temporada, el sitio y la hora del día sobre cada una de las variables microambientales y fisiológicas e identificar gradientes espaciales. Asimismo, se realizaron análisis de curvas envolventes para determinar la respuesta óptima de la g_s ante cada variable microambiental, y regresiones lineales por método de pasos sucesivos para establecer el orden de relevancia de las condiciones ambientales. Todas las variables ambientales fueron significativamente diferentes entre temporadas y entre sitios. Solamente se encontraron patrones espaciales para la RFA (mayor en los dos parques del sur que en los del norte) y en la $[CO_2]$ (mayor en el norte que en el sur). También hubo diferencias significativas de g_s entre temporadas y especies, siendo más baja en la época seca y más alta en las oleáceas que en las moráceas. La A

presentó un patrón opuesto, siendo más alta en la época seca y no presentó diferencias por especie. Fue posible ajustar curvas envolventes satisfactorias de la g_s para casi todas las especies contra todas las variables microambientales en ambas temporadas. Las envolventes de g_s para T_A , DPV , RFA , $[CO_2]$ y $[O_3]$ fueron las ecuaciones cuadrática, lineal negativa, hiperbólica, lineal negativa y exponencial, respectivamente. Las regresiones lineales mostraron que, si bien todas las variables microambientales pueden influir significativamente sobre g_s y A , para la primera el DPV fue en todos los casos la variable preponderante seguida por la T_A , mientras que para la segunda tuvo en todos los casos mayor importancia la RFA . Aunque el ozono presenta un efecto negativo, no fue la variable de mayor impacto. Por último, la presencia de una constante significativa indica que hay más variables no consideradas en el estudio que explican la respuesta de ambas variables fisiológicas, las cuales probablemente sean el estatus hídrico y otros contaminantes.

Palabras clave: *microclima, ciudad de México, respuesta fisiológica, temperatura del aire, déficit de presión de vapor, radiación fotosintéticamente activa, concentración de CO_2 , concentración de O_3 , conductancia estomática, asimilación de carbono.*

ABSTRACT

In Mexico City, the urban forest is under constant pressure, partly from direct human affectation, but also from indirect anthropic-derived microenvironmental conditions. An urban heat island has been identified, which has intensified over the last years and can potentially generate a spatial severity gradient of the different environmental variables from its centre towards its perimeter. Although the overall vegetal community plays an important role on the regulation of such microenvironment and provides numerous services to the inhabitants, the way on which it is affected and responds to the city-related conditions has been poorly explored. Thus, the purpose of this study was to carry out a diurnal record of five microenvironmental variables —air temperature (T_A), vapour pressure difference (VPD), photosynthetic active radiation (PAR), carbon dioxide concentration ($[CO_2]$) and ozone concentration ($[O_3]$)— in four city parks located along a gradient from the centre towards the edge of the heat island, as well as to perform measurements of two physiological variables —stomatal conductance (g_S) and carbon assimilation (A)— on four frequent tree species in Mexico City, during a wet and a dry season, in order to find spatial patterns and determine the way on which trees respond physiologically to different potential sources of environmental stress. The chosen sites were the Santiago Felipe Xicoténcatl (SFX) garden, the San Lorenzo Tlacoquemécatl (SLT) and Paseos de Taxqueña (PT) parks and the Alameda del Sur (AS). The selected species, because of their frequency and wide leaves, adequate for the measurement, were *Ligustrum japonicum* and *Fraxinus udhei* (Oleaceae) and *Ficus benjamina* and *Ficus microcarpa* (Moraceae). ANOVA tests were carried out to find effects of season, site and hour of the day on each one of the microenvironmental and physiological variables and to identify spatial gradients. Furthermore, envelope curves were built to determine the optimal g_S response to each microenvironmental variable, and stepwise linear regressions were made to establish the order of importance of the environmental conditions. All of the environmental variables were significantly different amongst seasons and sites. Spatial patterns were found only for the PAR (greater in the southern parks than in the northern ones) and the $[CO_2]$ (greater in the north than in the south). There were also significant differences in g_S between seasons and species, being lower during the dry season and higher in Oleaceae than in Moraceae species. The A presented the opposite pattern, being higher during the dry season and without species-related differences. It was possible to adjust satisfactory g_S -envelope curves of most of the species for almost all the microenvironmental variables during both seasons. The

g_s -envelope curves for T_A , VPD , PAR , $[CO_2]$ and $[O_3]$ were the quadratic, negative linear, hyperbolic, negative linear and exponential functions, respectively. Linear regressions showed that, even though all the microenvironmental variables can significantly influence g_s and A , for the former the VPD was in all cases the most imperative followed by T_A , whilst for the latter, PAR had the most importance. Although ozone has a negative effect, it wasn't the variable with the greatest impact. Lastly, the presence of a significant constant indicates that there are more variables not considered in this study that can explain the response of both physiological variables, which are likely to be water status and other pollutants.

Key words: *microclimate, Mexico City, physiological response, air temperature, vapour pressure deficit, photosynthetic active radiation, CO₂ concentration, O₃ concentration, stomatal conductance, carbon assimilation.*

1. INTRODUCCIÓN

La Ciudad de México, ubicada al sur de la región central de la República Mexicana, tiene una población de 8.8 millones de habitantes, pero esta cifra asciende a 29 millones si se considera la totalidad del área metropolitana (INEGI, 2010), lo cual la sitúa muy por encima de los 5 millones de habitantes que definen a una *megaciudad* (Torres-López y Tentle-Jimarez, 2014). Tal densidad poblacional en un área geográfica tan reducida y confinada a un valle rodeado por montañas plantea muchos desafíos en el manejo del medio ambiente, y genera condiciones microambientales adversas para los organismos (incluidos los humanos) que viven en ella. La demanda de espacio y otros recursos es muy intensa, al igual que la emisión de contaminantes.

Después de las personas, uno de los componentes bióticos más representativos de las ciudades es la vegetación, en especial el arbolado que conforma el llamado *bosque urbano* (Miller et al., 2015). Éste funciona como un ecosistema altamente fragmentado, pero que en su conjunto ofrece una variedad de servicios ambientales, como mejoramiento de la calidad del aire y agua, reducción de la temperatura del aire, atenuación de la radiación UV y del ruido, además de proporcionar belleza escénica y espacios recreativos. Derivado de esto, muchos han sido los estudios enfocados en describir y cuantificar la magnitud y el valor de estos servicios (p. ej., Akbari, 2001; McLean et al., 2007; Nowak; 2007; Elmendorf, 2008, entre otros); no obstante, son relativamente escasos los estudios efectuados para medir el impacto de las condiciones adversas de la ciudad sobre el desempeño de la vegetación en general y de los árboles en particular (McPherson y Peper, 2012), es decir, el estado de conocimiento en muchas ciudades es pobre, lo cual dificulta la toma de decisiones referentes al manejo de la vegetación y sus servicios (Leibowitz, 2012).

En el mismo sentido, la situación y del arbolado en la Ciudad de México no es alentadora. Chacalo et al. (1994) reportaron que más de la mitad de los árboles de la ciudad se encuentran enfermos o plagados y muchos presentan heridas ocasionadas por vandalismo y malas prácticas de manejo, y la situación actualmente no parece haber mejorado. Tanto los parques como las áreas boscosas que rodean a la zona urbana están bajo presión constante de cambio de uso de suelo para nuevos conjuntos habitacionales (Castillo-Argüero et al., 2014), pese al compromiso asumido por el gobierno de la ciudad en 2011 de plantar mil millones de árboles en un lapso de 4

años (Leibowitz, 2012), aun cuando ya hay antecedente de una muy baja tasa de supervivencia en las campañas de reforestación (Chacalo et al., 1994).

Para aquellos árboles que no están en riesgo de derribo por cambio de uso de suelo, Benavides (1992) enlista como amenazas: 1) la inadecuada selección de especies y sitios de plantación, 2) el espaciado insuficiente de plantación entre individuos, 3) malas prácticas de poda, 4) tamaño reducido de cepas en el caso de banquetas, 5) inadecuada composición de especies, 6) escasa coordinación en planes de manejo entre delimitaciones políticas, 7) falta de inventarios florísticos detallados, 8) regulación y supervisión pobre por parte de las autoridades, 9) falta de reglamentaciones y 10) uso excesivo de áreas verdes con fines recreacionales y de descanso.

Lo anterior deja ver que las principales amenazas que sufre el bosque urbano en la Ciudad de México son el resultado directo de la actividad humana y su resolución dependería sobre todo de decisiones políticas y cambios en la dinámica social. Sin embargo, también se presenta la afectación a las plantas de forma indirecta a través de las condiciones microambientales derivadas de la actividad antrópica misma, en conjunción con la situación geográfica de la ciudad, de modo que un conocimiento profundo de dichos procesos es esencial para la correcta elaboración de planes de manejo y toma de decisiones. Por tanto, el presente estudio se enfoca en determinar y cuantificar el efecto de dichas condiciones ambientales a escala local sobre el desempeño de cuatro especies frecuentes en los parques urbanos, a través de sus respuestas fisiológicas.

2. OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo es determinar la manera en que el microambiente urbano, entendido como los factores microclimáticos (temperatura del aire, déficit de presión de vapor, radiación fotosintéticamente activa y concentración de CO₂), y un contaminante (O₃ troposférico), influyen sobre la conductancia estomática (g_s) y la asimilación de carbono (A) de cuatro especies arbóreas de la Ciudad de México: *Ligustrum japonicum*, *Fraxinus udhei*, *Ficus benjamina* y *Ficus microcarpa*.

Los objetivos particulares, por su parte, son: 1) evaluar el comportamiento espacial de las variables microambientales dentro de la isla de calor de la ciudad y sus efectos sobre el desempeño de los árboles, por medio de la identificación de diferencias en sus tasas de fotosíntesis y conductancia estomática, 2) determinar cuáles variables ambientales influyen de forma más importante las respuestas fisiológicas de cada especie de estudio, y 3) conocer el comportamiento temporal del ozono en distintas zonas de la ciudad e identificar su influencia sobre el comportamiento fisiológico de los árboles.

3. HIPÓTESIS

En este trabajo se formulan las siguientes hipótesis:

1. Debido a su influencia sobre el metabolismo vegetal y la correlación que tiene con otras variables ambientales, se espera que la temperatura del aire sea el factor ambiental que más influya sobre la respuesta fisiológica de las especies.
2. Se espera que las condiciones microambientales hacia el centro de la isla de calor sean más severas para las plantas, es decir, que induzcan la reducción de su apertura estomática y eficiencia fotosintética, y que la vegetación medida presente consecuentemente una fotosíntesis neta más baja como resultado de la menor tasa de fijación de carbono y la mayor tasa de respiración.
3. Asimismo, se espera encontrar un patrón de concentración de ozono concordante con la isla de calor, esto es, mayores concentraciones de ozono hacia el centro de la ciudad y, por lo tanto, que sean más marcados sus efectos sobre la vegetación en esa zona.

4. ANTECEDENTES

4.1 El microambiente

Cuando se realizan estudios de respuesta fisiológica a las condiciones ambientales, estas últimas se deben medir a escala local. El conjunto de dichas condiciones ambientales a pequeña escala se conoce como *microambiente* y éste puede variar mucho tanto espacial como temporalmente. Para ejemplificar, hay evidencia de que en un mismo árbol las condiciones microambientales pueden diferir significativamente entre hojas ubicadas en la parte alta y externa de la copa y aquéllas en la parte baja central (Smith y Berry 2013; Ligot et al., 2014; Niimets, 2014), aunque esto no sea una regla universalmente aplicable.

Con tantas variables que pueden ejercer un efecto en las respuestas vegetales, se infiere que los estudios de este tipo son de gran complejidad. En particular, Jutras et al. (2012) señalan como parámetros abióticos de relevancia para el desempeño de los árboles urbanos: 1) las condiciones del suelo, 2) las condiciones de la atmósfera y 3) el ambiente lumínico que rodea a cada individuo. Cada uno de los puntos anteriores es en sí mismo una agrupación compleja de variables y los mismos autores los detallan de la siguiente manera: 1) los suelos urbanos suelen presentar deficiencia de nutrientes, estar compactados, con poca aireación y con mal drenaje, tener un ciclo interrumpido de materia orgánica, actividad microbiótica alterada, alta concentración de metales pesados y reacciones edafológicas modificadas (como el intercambio catiónico); 2) por vía atmosférica los árboles están sujetos a una amplia variedad de contaminantes como el ozono (O₃), el dióxido de azufre (SO₂), fluoruros (F), óxidos de nitrógeno (NO_x) y partículas en suspensión; y 3) respecto al ambiente lumínico, los árboles urbanos suelen recibir bajos niveles de radiación, en especial en zonas donde hay construcciones altas.

Debido a lo anterior, es razonable que la mayoría de los estudios sobre respuesta fotosintética en árboles se realicen en invernaderos y viveros con condiciones controladas, y desafortunadamente los conocimientos derivados de esas investigaciones no suelen llegar a los arboricultores, gobiernos locales, propietarios privados y encargados del mantenimiento (Leibowitz, 2012). Además, los resultados obtenidos de éstos deberían contrastarse con investigaciones en campo para poder evaluar la calidad de las extrapolaciones, al menos para las variables ambientales de mayor relevancia para el desempeño fotosintético de la planta. McPherson y Peper (2012) recalcan que como la mayoría de los estudios se han centrado en el efecto individual de

reguladores del crecimiento arbóreo, el efecto combinado de los mismos es altamente desconocido y, aunque reconocen que se han hecho esfuerzos por desarrollar modelos cada vez más precisos en zonas forestales y agrícolas (p. ej., Mitchell et al., 2013), consideran que el modelaje del arbolado urbano se encuentra es incipiente o nulo en la muchas ciudades.

Lo anterior resulta incongruente si se toma en cuenta que los servicios que proporciona el arbolado urbano son un tema recurrente en el discurso ambiental (ej., Domene-Gómez, 2006; Escobedo y Chacalo, 2008). Se confirma, no obstante, que la desinformación es una realidad, puesto que algunos procesos fisiológicos de la vegetación están fuertemente sobrevalorados, como la producción de oxígeno que es realmente desdeñable (Nowak et al., 2007), o servicios como la belleza escénica que es una apreciación subjetiva y difícilmente cuantificable. En cambio, otros procesos, como la atenuación del efecto de isla de calor que opera tanto a escala de la sombra individual de cada árbol como a nivel de toda la ciudad, reciben muy poco reconocimiento (Dilley y Wolf, 2013).

4.2 La isla de calor urbana: el caso de la Ciudad de México

El efecto de isla de calor es un fenómeno que se presenta en áreas urbanas en las que se registran varios grados de temperatura por arriba de sus alrededores o las zonas rurales circundantes (Correa et al., 2003). La temperatura promedio anual en una ciudad con 1 millón de habitantes o más puede ser de 1 a 2 °C superior a la de los alrededores y durante la tarde la diferencia puede ser tan grande como 12 °C (EPA, 2012). Este efecto es causado porque los materiales de los edificios y el asfalto tienen una capacidad térmica muy alta y al absorber la radiación solar se calientan, lo que a su vez incrementa la temperatura del aire que las rodea (Correa et al. 2003). Por otro lado, estas áreas se encuentran desprovistas del efecto enfriador que proporcionan la transpiración de la cobertura vegetal (Barradas, 1991; 2000) o la evaporación de los cuerpos de agua (Akbari, 2001). El cambio de temperatura acarrea otros cambios del clima como la humedad relativa, la precipitación y el viento (Barradas, 1987), además de otros factores adversos asociados a las ciudades, como la contaminación por ozono que se genera de la reacción foto-dependiente de los óxidos nitrosos y compuestos orgánicos volátiles (Elton, 2008).

La isla de calor de la Ciudad de México, en particular, ha ido evolucionando conforme crece el área urbana y se reduce el porcentaje de cobertura vegetal. Mientras que en 1997 Jáuregui reportó que la temperatura en el centro y en la periferia de la isla a las 6:00 hora local (HL) era de 7.1 y 2 °C, respectivamente, para 2009 se observó que las temperaturas eran de 9 y 4.5 °C, respectivamente (Figura 1), esto es, la temperatura incrementó en promedio alrededor de 2 °C (Ballinas, 2011).

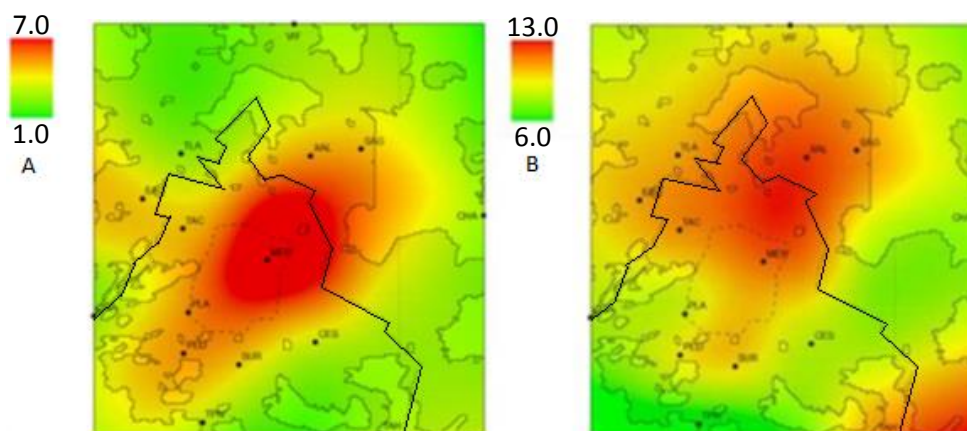


Figura 1. Distribución de la temperatura (°C) el 13 de enero de 1997 (a) y de 2009 (b) a las 6:00 HL, según Ballinas (2011). La línea negra representa el límite político del Distrito Federal.

Ballinas (2011) reporta en que la isla de calor de la Ciudad de México es notoria porque se mantiene durante el día y la noche y explica que la distribución e intensidad de las temperaturas cambian según la hora del día: a las 6:00 HL se observa un centro cálido hacia el centro-norte de la ciudad, con una intensidad de aproximadamente 5 °C (Figura 2A); a las 14:00 HL el centro de la isla se desplaza hacia el poniente con una intensidad de 5 °C, dejando un área más fría en el centro (Figura 2B), que posiblemente se debe a la dirección de los vientos que se encuentran bien establecidos a esa hora.

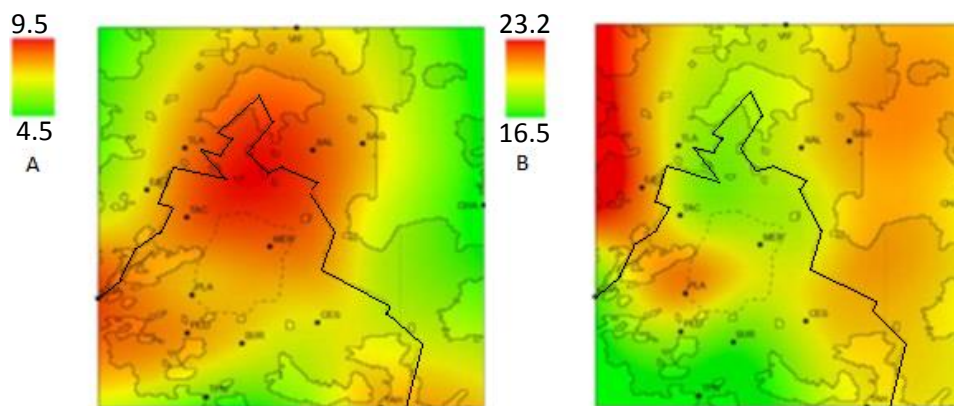


Figura 2. Distribución promedio de la temperatura del aire (°C) en enero de 2009 a las 6:00 HL (a) y a las 14:00 HL (b) según Ballinas (2011). La línea negra representa el límite político del Distrito Federal.

Estas condiciones microclimáticas particulares tienen repercusiones sobre el arbolado a través de muchos mecanismos diferentes que se detallan a continuación.

4.3 El efecto de las condiciones microambientales sobre la conductancia estomática y la asimilación de carbono

4.3.1 Efecto de la temperatura del aire. La temperatura de un sitio está definida por la acción conjunta de la posición geográfica, en especial la latitud, y las condiciones del relieve terrestre (altitud), que determinan la precipitación y el periodo y ángulo de exposición al Sol (Sinha, 2004). A su vez, la temperatura afecta a las plantas de dos maneras: 1) alterando directamente las reacciones bioquímicas de la fotosíntesis (Battaglia et al., 1996; Hamerlynck y Knapp, 1996; Sinha, 2004; Lin et al., 2013; Way, 2013) e 2) indirectamente influyendo sobre el estatus hídrico (Drake y González-Meler, 1997; Bohnert y Sheveleva, 1998; Jutras et al, 2010; Hacke, 2014). Por lo anterior, la temperatura tiene la capacidad de influir en el metabolismo, crecimiento, reproducción y distribución de una especie en una región.

El principal efecto directo de la temperatura ocurre porque, además de afectar la integridad de la membrana del cloroplasto, modifica la actividad de las enzimas (Sinha, 2004; Taiz y Zeiger, 2006; Lin et al., 2013), especialmente de la Ribulosa 1,5 bisfosfato carboxilasa-oxigenasa (Rubisco), que es la principal carboxilasa de las plantas (Drake y González.Meler, 1997) y en cuya respuesta participan dos procesos contrapuestos: un aumento en la tasa de carboxilación al

incrementar la temperatura, a la vez que disminuye la afinidad de la Rubisco por el CO₂ (Ainsworth y Rogers, 2007). También hay evidencia de que la Rubisco disminuye su actividad a altas temperaturas, de modo tal que la eficiencia en la fotosíntesis decrece con la temperatura, lo cual refleja una estimulación de la fotorrespiración por la temperatura y una demanda energética en aumento por unidad neta de CO₂ fijado (Taiz y Zeiger, 2006). Además, también se ven afectados la carboxilación de la RuBP, el transporte de electrones para la regeneración de la RuBP en el ciclo de Calvin y, en ciertos casos, puede afectar la tasa de asimilación de la triosa fosfato (Lin et al., 2013).

Como resultado de los anteriores procesos, cuando la tasa fotosintética se traza como una función de la temperatura en plantas de tipo C₃, el resultado es una curva de tipo campana o una parábola que exhibe un intervalo óptimo (ecuación cuadrática); en respuesta a ligeros y breves cambios que se alejen de dicho óptimo, la actividad fotosintética disminuye de forma simétrica, pero regresa rápidamente a su nivel máximo previo al restablecerse la temperatura óptima (Barradas, 1998). En muchos casos, la pendiente de la línea que relaciona la temperatura óptima para la fotosíntesis con una *asimilación de carbono* (A — μmol de carbono fijadas por unidad de superficie por unidad de tiempo—) es menor a 1, pero suele estar en el rango de 0.3 a 0.7 (Battaglia et al., 1996). Asimismo, se ha observado que la *conductancia estomática* (g_s — μmol de gases que pueden difundirse a través de los estomas por unidad de superficie por unidad de tiempo—) responde a la temperatura de forma similar, es decir, generando una curva tipo campana o parábola (Barradas, 1998). No obstante, experimentos efectuados con *Eucalyptus nitens* (H. Deane & Maiden) Maiden (Myrtaceae) parecen indicar que la función parabólica no es universalmente aplicable (Taiz y Zeiger, 2006).

Dada esta relación de dependencia, altas o bajas temperaturas pueden constituir un factor de *estrés*, entendido como condiciones sub-óptimas persistentes (Bohnert y Sheveleva, 1998) que alteran la homeostasis y requieren un ajuste en las rutas metabólicas para alcanzar un nuevo estado de homeostasis (Shulaev et al., 2008). En este sentido, a muy altas temperaturas todos los procesos fisiológicos decaen, pero incluso a temperaturas moderadamente elevadas disminuyen la conductancia estomática y la fotosíntesis y simultáneamente aumentan la respiración, por lo que las plantas experimentan un déficit de las sustancias que requieren para su crecimiento, es decir, la asimilación de carbono se reduce por un rápido incremento en la respiración

(Hamerlynck y Knapp, 1996). Asimismo, la inhibición de la fijación de CO₂ se debe a la inactivación de la enzima Rubisco (Sinha, 2004).

Se sabe, sin embargo, que desviaciones prolongadas de la temperatura fotosintética óptima dan lugar a *aclimatación*, es decir, ajustes fisiológicos que ocurren en respuesta a nuevas condiciones ambientales (Morison, 1998; Paoletti y Grulke, 2005). La capacidad de aclimatación ante el nuevo régimen térmico puede variar entre especies y estar relacionado con su rango de distribución, pues teóricamente las especies de distribución restringida exhiben menor plasticidad en sus respuestas a la temperatura que las de amplia distribución, aunque la variación en la respuesta fotosintética a la temperatura no se puede explicar por una relación simple con la temperatura de crecimiento (Lin et al., 2013). Aun así, se ha observado que la temperatura óptima para la fotosíntesis es generalmente una respuesta directa a la temperatura de crecimiento del individuo (Battaglia et al., 1996). No está claro, sin embargo, si los procesos involucrados en la aclimatación a corto plazo ante el ambiente de crecimiento son similares a los de diferenciación a largo plazo entre especies provenientes de ambientes distintos (Lin et al., 2013).

Por otra parte, también se reconocen variaciones de temperatura por la estacionalidad, por ejemplo, Hamerlynck y Knapp (1996) arguyen que las altas temperaturas afectan a los árboles a través de impactos en la aclimatación fotosintética estacional. En otro estudio, realizado por Lin et al. (2013), se encontraron claras diferencias en las tasas de asimilación entre especies a una temperatura en común y éstas estuvieron correlacionadas con el número de días al año con más de 35 °C en el lugar de origen; las tasas más altas correspondieron a especies provenientes de lugares cálidos. No obstante, como los cambios estacionales no son únicamente en la temperatura promedio, los resultados no determinan si el cambio en la asimilación se debe exclusivamente al efecto de la temperatura sobre la maquinaria fotosintética.

4.3.2 Efecto del déficit de presión de vapor. A causa del incremento de las temperaturas globales medias en el orden de 2 a 4 °C previsto para los próximos 85 años y su relación con un *déficit de presión de vapor* (DPV—diferencia de la presión de vapor de agua entre el interior de la hoja y el exterior—) y una fuerza de evaporación mayores, algunos autores pronostican un alza en la mortalidad de los árboles debida a sequías (Way, 2013), lo cual se explica porque la fotosíntesis y la transpiración comparten la misma vía: la apertura estomática regulada por las células oclusivas o guarda (Taiz y Zeiger, 2006). Por ello, aunque son dos procesos

independientes, es inevitable la pérdida de una cierta cantidad de agua durante el proceso fotosintético. Por ello, es comprensible que los estomas hayan desarrollado una respuesta muy sensible a cambios en el DPV (Morison y Gifford, 1983), de modo que si se grafica la conductancia estomática (g_s) en relación con el DPV , se obtendrá claramente una línea con pendiente negativa (Ramos-Vázquez y Barradas, 1998).

En el mismo sentido, los estomas son la vía de salida del agua de la planta y por ello tienen un papel central en la regulación del estatus hídrico de la planta que, a su vez, impacta en otras respuestas fisiológicas. El agua, junto con los solutos tomados del suelo, se mueve desde las raíces hasta la copa a través de los conductos del xilema, conformados por células lignificadas muertas y el cual, según el modelo de tenso-cohesión-transpiración, aprovecha los procesos de capilaridad y la capacidad de succión de vapor de la atmósfera (DPV) para vencer la gravedad, que es su principal obstáculo (Ryan y Asao, 2014). La conductancia hidráulica de la planta (K_p) y los componentes de conductancia individuales se han vinculado con la transpiración, la asimilación de carbono y la tasa de crecimiento, de modo que sólo pueden lograrse altas tasas de transpiración si la K_p también permanece alta, esto es, si son compensadas por un aumento en la entrada de agua (Bray, 1997) o, de lo contrario, la planta puede experimentar cavitación y la subsecuente formación de embolismo (Maier-Maercker, 1998; Hacke, 2014). Hacke (2014) menciona además que el transporte de agua también es afectado por la temperatura, principalmente por cambios en su viscosidad, así como en la permeabilidad de las membranas y el transporte de solutos.

Asimismo, en tanto que la abundancia de agua rara vez representa un problema, siempre y cuando no se limite la aireación de las raíces por encharcamiento, el estrés por sequía afecta muchos procesos biofísicos, bioquímicos y moleculares en la planta (Wang et al., 2004; Shulaev et al., 2008; Suzuki et al., 2012). Condiciones de escasez de agua rápidamente modifican las relaciones hídricas del árbol, incrementando los potenciales de la hoja o del tallo, en tanto que a nivel foliar, se reduce la g_s , evitando pérdidas excesivas de agua por transpiración (Lee y Byung-Woo, 1997; Morandi et al., 2014). Como se mencionó antes, la g_s decrece linealmente al disminuir la humedad, aunque otras variables también tengan un efecto, por ejemplo, Maier-Maercker (1998) describe que la curva es más llana con baja densidad de flujo fotónico (DFF) y se vuelve más pronunciada cuando la humedad disminuye abruptamente o la disponibilidad de

agua es limitada y concluye que una curva de respuesta pronunciada refleja una reducción rápida del potencial hídrico y ocurre cuando hay alto DPV y el flujo del xilema no alcanza el ritmo de la transpiración.

4.3.3 Efecto de la radiación fotosintéticamente activa. En los ambientes naturales pueden distinguirse dos tipos de luz solar, rayo directo y luz difusa transmitida o reflejada, los cuales se combinan, dando lugar a la irradiación solar total (Smith y Berry, 2013), la cual se expresa como la *densidad de flujo fotónico (DFF)*— μmol de fotones por unidad de superficie por unidad de tiempo— y que puede ir desde un nivel de radiación baja ($<100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; Hamerlynck y Knapp, 1996), hasta valores superiores a $2500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (registrados en este estudio). Ante tal variación en la disponibilidad de luz en el tiempo, la adecuada utilización del flujo fotónico es de gran importancia para determinar la capacidad fotosintética de la hoja, así como la *eficiencia en el uso del agua (WUE)*, por sus siglas en inglés; Tang y Liang, 2000). De hecho, las respuestas fisiológicas de las plantas a la radiación fotosintéticamente activa (*RFA*—región del espectro luminoso de utilidad para la fotosíntesis—) muestran una alta sensibilidad, de tal modo que graficando la g_s o la A contra la *RFA*, se obtiene una curva asintótica (hipérbola) (Ramos-Vázquez y Barradas, 1998), esto es, ante un incremento leve en la DFF aumentan rápidamente la conductancia y la tasa de asimilación hasta alcanzar su valor máximo estable.

Mientras que en condiciones de rayo de Sol directo el exceso de luz puede ser dañino, en el sotobosque el problema más frecuente es que la *DFF* no sea suficiente. Smith y Berry (2013) atribuyen lo anterior a que la transferencia de luz a través del follaje de las plantas altas está compuesta principalmente por longitudes de onda de poca utilidad fotosintética y explican que las plantas en la oscuridad del sotobosque o las hojas en la parte baja de las copas densas experimentan numerosos episodios de “rayitos de Sol” (*sunflecks*) o “parches de Sol” (*sunpatches*), compuestos principalmente de *RFA* y cuyo aprovechamiento puede jugar un papel crucial en la asimilación de carbono de la planta y, en consecuencia, en su crecimiento y supervivencia. Los mismos autores discuten que si bien el término “rayito de Sol” se ha empleado en la literatura para describir los efectos del régimen de luz sobre las especies del sotobosque y, en menor medida, para hojas de la copa de una misma planta o del dosel, no existe una definición cuantitativa precisa del término basada en la intensidad y duración de un evento de exposición a la luz solar. Conceden, sin embargo, que estos rayitos crean un patrón de cambio

continuo de áreas de Sol y sombra, tanto dentro de las copas como en el sotobosque. Lo anterior, aunado a otras fuentes de variación de la *RFA* como la nubosidad, hace que medir la cantidad de *RFA* en un bosque sea un procedimiento tedioso y tardado. Las mediciones deben repetirse en numerosos puntos y por periodos de tiempo largos para captar esta variabilidad. La modelación de la transferencia de radiación ayuda a entender mejor cómo ésta se reparte entre los distintos componentes de un bosque (Ligot et al., 2014).

Así como la falta de luz es un problema, el exceso también puede serlo, puesto que una vez que la tasa fotosintética ha alcanzado su punto de saturación, la luz excedente provoca la formación de especies citotóxicas de oxígeno reactivo (ROS, por sus siglas en inglés), con el consecuente estrés oxidativo y daño celular y hasta la inducción de muerte celular programada (Bohnert y Sheveleva, 1998; Suzuki et al., 2012; Fortunato et al., 2014; Zhang et al., 2014), que además se podrían adicionar al efecto de contaminantes externos, como el ozono. Cuando las plantas están expuestas a fuerte irradiación, la energía luminosa absorbida excede la capacidad del sistema fotosintético de usarla, resultando en lo que se conoce como *fotoinhibición*, la cual se asocia principalmente a daños en el fotosistema II (Dobrikova et al., 2013), debido a que se producen radicales libres (oxígeno naciente y aniones peróxido) que oxidan al aparato fotosintético y a la membrana del tilacoide (Suzuki et al., 2012). Las consecuencias son la reducción de la productividad máxima, un declive en la convexidad de la curva de respuesta a la luz y una tasa disminuida de fotosíntesis saturada de luz, una vez que se han superado los mecanismos de fotoprotección de la planta (Ederli et al., 1997), tales como pigmentos accesorios que absorben el excedente de energía (Fortunato et al., 2014) o el movimiento de los cloroplastos dentro de la célula (Suzuki et al., 2012).

4.3.4 Efecto de la concentración de dióxido de carbono. La intensificación de los regímenes térmicos en las últimas décadas, y su correspondiente influencia sobre el *DPV*, representa un desafío para las plantas, puesto que las vuelve vulnerables a eventos de sequía, predisponiéndolas a estrés por desecación (Bohnert y Sheveleva, 1998; Smirnov, 1998). Irónicamente, el calentamiento global es ocasionado principalmente por un aumento en el CO_2 atmosférico, el cual puede incrementar la tolerancia de las plantas a la sequía, ya que ante una mayor concentración de este gas en el aire, las plantas pueden reducir la apertura estomática para permitir la entrada de la misma cantidad de CO_2 , a la vez que reducen la pérdida de agua por

transpiración (Field et al. 1995; Drake y González-Meler, 1997; Ainsworth y Rogers, 2007; Osakabe et al., 2013; Way, 2013). De hecho, son varios los estudios que han concluido que ante concentraciones elevadas de CO₂, la respuesta es una reducción casi lineal de la g_s , en tanto que la A incrementa formando una curva asintótica hasta llegar a un máximo (p ej., Morison y Gifford, 1983; Field et al., 1995), de forma parecida a lo encontrado con la *RFA*.

Ainsworth y Rogers (2007) discuten que los estomas responden en realidad a la concentración interna de CO₂ de la hoja, la cual está estrechamente vinculada con la concentración atmosférica en la superficie externa. Dicho gas en el interior de la hoja provoca una respuesta en la apertura estomática al ejercer una influencia sobre los canales de K⁺ de las células oclusivas (Bray, 1997; Lawson y Blatt, 2014). Al respecto, Morison (1997) enfatiza que 1) los estomas no se cierran ante elevada [CO₂], pero sí decrecen su apertura; 2) las respuestas estomáticas difieren ante concentraciones elevadas de corto y largo plazo; y 3) no está claro si los estomas se aclimatan a elevada [CO₂], entre otros.

Dado lo anterior, el aumento en la concentración de CO₂, en combinación con otros factores, puede tener efectos positivos o negativos. Aunque la aclimatación permitiese que los estomas y el aparato fotosintético se adapten a un nuevo régimen térmico, la estrecha relación que guardan la entrada de CO₂ con la transpiración por compartir la vía estomática puede constituir un dilema fisiológico. Por una parte, la tasa de evaporación remueve calor de la superficie foliar y la mantiene relativamente fresca, incluso en condiciones de radiación solar directa, e inversamente, la temperatura foliar puede incrementarse por encima de la del aire cuando la entrada de calor por radiación solar excede la pérdida por evaporación y convección (Hamerlynck y Knapp, 1996). Esto significa que la planta puede reducir la conductancia estomática para limitar la pérdida de agua, en especial cuando su disponibilidad es reducida, pero sacrificando el efecto enfriador de la transpiración y permitiendo la consecuente reducción en la tasa fotosintética, aumento de la vulnerabilidad a eventos de sequía o hasta un daño a la maquinaria molecular (Way, 2013).

Recapitulando, debido a que el CO₂ atmosférico es la materia prima para la fotosíntesis (en plantas terrestres), un cambio significativo en su concentración puede afectarla directa e indirectamente. En tiempos geológicos muy recientes, ésta se ha elevado de una concentración preindustrial de 270 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ a la actual concentración de 375-348 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$

(Myers et al. 2015), por causa de la acelerada quema de combustibles fósiles y la reducción de la cobertura vegetal en grandes extensiones terrestres. Las concentraciones altas de CO₂ provocan cambios en la fisiología vegetal, tales como la reducción de la densidad estomática, la reducción de fase oscura de la respiración e incremento de la proporción C/N (Logothetis et al., 2004).

Una vez que el CO₂ ha entrado a la hoja vía apertura estomática, el gas debe difundirse hacia el cloroplasto, lo que se conoce como conductancia intracelular (Battaglia et al., 1996). Logothetis et al. (2004) apuntan que dentro del cloroplasto, el mayor efecto del incremento del CO₂ a nivel intracelular ocurre sobre la Rubisco. Describen que durante las primeras horas de exposición a concentraciones altas, la Rubisco actúa principalmente como una carboxilasa y la tasa fotosintética de la planta se incrementa, generando mayor producción de carbohidratos y un aumento en la biomasa, sin embargo, la exposición prolongada, que puede ir desde días hasta semanas, provoca una reducción gradual de la tasa fotosintética, los carbohidratos producidos empiezan a acumularse dentro del cloroplasto y los niveles de Rubisco se reducen severamente, al igual que las proteínas nucleares del fotosistema II y el complejo criptocromo de la cadena de transporte de electrones, lo cual puede agregarse al efecto dañino del calor.

En contraste con lo anterior, se ha encontrado que algunas plantas que combinan altas temperaturas y CO₂ elevado para lograr mayor eficiencia fotosintética y en el uso del agua (Drake y González-Meler, 1997; Logothetis et al., 2004), así como resistencia a contaminantes atmosféricos, como el ozono (Lee y Byung-Woo, 1997). Asimismo, hay evidencia de que puede ocurrir aclimatación a nivel de individuo o cambios adaptativos a lo largo de varias generaciones capaces de compensar la elevada [CO₂] (Osakabe et al., 2013), si bien no todas las especies muestran una aclimatación fotosintética significativa a la temperatura (Way, 2013). En contraste, la resistencia a la sequía puede ir acompañada de un alto requerimiento lumínico y tolerancia térmica, la cual ha sido vinculada con la respuesta fotosintética a la sequía y la luz (Hamerlynck y Knapp, 1996).

Por otra parte, las células oclusivas rodean el poro estomático y al aumentar o reducir su volumen, ajustan la forma de la apertura estomática, afectando el flujo de gases. El volumen celular se regula gracias al control de turgencia, mediado por los canales de potasio (Ainsworth y Rogers, 2007; Benito et al., 2014). El comportamiento estomático, por lo tanto, controla el volumen de CO₂ que entra a los espacios de aire intercelular de la hoja para fotosíntesis. La baja

conductancia estomática podría limitar la tasa de asimilación al restringir la entrada de CO₂ al interior de la hoja (Drake y González-Meler, 1997), aunque desde 1983 Morison y Gifford reportaron que la reducción en la g_s no genera una reducción significativa en la asimilación, lo cual fue reiterado posteriormente (Morison, 1998). Adicionalmente, estos autores señalaron que no hay diferencias significativas de sensibilidad al CO₂ atmosférico ni interno entre los estomas de plantas con metabolismos C₃ y C₄.

4.3.5 Efecto de la concentración de ozono. En las zonas urbanas e industrializadas, los principales contaminantes atmosféricos son ozono (O₃), nitrato de peroxiacilo, óxidos nitrosos y óxidos de azufre, todos los cuales generan en conjunto un amplio rango de efectos negativos sobre los seres vivos, pero en especial el primero es ampliamente reconocido como tóxico para las plantas (Carreras et al., 1996). El ozono tiene muchos efectos perjudiciales a niveles fisiológico, bioquímico y molecular y las concentraciones de este contaminante van en aumento progresivo en vastas áreas del mundo (Pellegrini et al., 2014). El clima cálido de verano generalmente coincide con concentraciones elevadas de ozono (Reiner et al., 1996), lo cual puede deberse a las reacciones catalizadas por la radiación solar sobre los contaminantes primarios emitidos por las industrias y los transportes automotores (Paoletti y Grulke, 2005). Extrañamente, Wieser y Havranek (1993), encontraron que el *DPV* y no la radiación solar es el factor climático más importante relacionado directamente con la concentración de ozono.

Aunque en las latitudes medias del hemisferio norte, la magnitud de los picos de O₃ ha disminuido, el O₃ de fondo se ha incrementado más de un 55% por encima del nivel ambiental promedio de aproximadamente 40 ppb en el siglo XXI, lo cual es grave, pues hay evidencia de que niveles de fondo elevados de O₃ pueden ser tan dañinos para las plantas como eventos puntuales que sumen una exposición total equiparable (Döring et al., 2014). Las respuestas de las plantas al ozono troposférico son especie-específicas y dependen de varias características morfológicas, bioquímicas y fisiológicas, así como de factores ambientales (Reiner et al., 1996; Novak et al., 2007). Algunos efectos comprobados del ozono, incluso a niveles bajos, son: disminución del contenido de clorofila y carotenoides, oxidación de las membranas lipídicas (al igual que con el NO₂) (Carreras et al., 1996), daño o muerte celular (Döring et al., 2014) y aceleración de la senescencia (Brendley y Pell, 1998), entre otros. Entonces, dada la severa amenaza que el ozono representa para la integridad de los tejidos vegetales, es entendible que las

plantas hayan desarrollado una rápida respuesta de cierre estomático ante él. El cierre estomático en presencia de concentraciones crecientes de ozono está bien reconocido a través de los mismos mecanismos de señalización sobre los canales de Na^+ y K^+ que regulan la respuesta ante el CO_2 (Lee y Byung-Woo, 1997). No obstante, Paoletti y Grulke (2005) reconocen que si bien hay una relación antagónica entre ambas sustancias, puesto que las altas concentraciones de CO_2 pueden insensibilizar a los estomas ante otros estímulos, recalcan que aún quedan muchos aspectos de la interacción entre estos dos gases que requieren indagación más profunda.

En contraste con lo anterior, el daño sobre el control estomático es uno de los efectos más dramáticos del ozono. Maier-Maercker (1998) teoriza que contaminantes como el O_3 y el SO_2 atacan directamente las paredes de las células oclusivas y acompañantes, de manera que los estomas pierden su capacidad de percibir cambios pequeños en la hidratación tanto atmosférica como celular, lo cual compromete las relaciones hídricas de la planta y su uso del agua. Para comprobarlo, este autor realizó experimentos en individuos de *Picea abies* (L.) H. Karst. (Pinaceae) tratados con ozono, en los que observó repentinos incrementos en g_s , seguidos de una drástica reducción. La respuesta en zigzag fue interpretada como señal de control estomático defectuoso. En otro estudio (Reiner et al., 1996) los estomas perdieron completamente la capacidad de respuesta, de modo que los que quedaron abiertos permitían el paso del O_3 con el consecuente daño celular interno, mientras que la A colapsó en los casos en que quedaron cerrados. En este último caso, la disminución en la sensibilidad estomática se atribuyó a la destrucción de la lignina de la célula oclusiva por efecto oxidativo, provocando así predisposición a los efectos de la sequía u otros factores de estrés.

Los estudios de las respuestas de las plantas al ozono también han sugerido que la repartición de la materia seca puede ser fuertemente afectada, por ejemplo, cambios en la ubicación de asimilatos ocurrieron después de que el contaminante había causado inicialmente la reducción del peso seco de la hoja (Carreras et al., 1996). En estos estudios se dedujo que un crecimiento compensatorio ocurrió para incrementar el tamaño relativo del área de asimilación y contrarrestar la inhibición de la fotosíntesis por ozono. De hecho, Brendley y Pell (1998) estudiaron los efectos del ozono sobre el proceso de senescencia y concluyeron que efectivamente la acelera por medio de la afectación directa de la Rubisco, lo cual conlleva una caída en A , es decir, reduce el “tiempo de vida fotosintético” de la hoja. Encontraron que la concentración relativa de

Rubisco en el follaje sometido a ozono estuvo inversamente correlacionada con la edad de la hoja, por lo que concluyeron que el ozono no afecta su síntesis, pero sí apresura su degradación. Otra evidencia obtenida fue que observaron la subsiguiente degradación proteica en el follaje viejo y la translocación de aminoácidos hacia las hojas nuevas, o sea que las plantas podrían activamente acelerar la abscisión de las hojas dañadas para reaprovechar sus metabolitos en hojas nuevas sanas. Esto es congruente con Pellegrini et al. (2014) que señalan que las plantas reconocen el daño oxidativo y pueden responder activando mecanismos enzimáticos y no enzimáticos.

Además del daño enzimático, el ozono puede tener efectos más serios y evidentes. Después de entrar por los estomas, el gas viaja por el espacio intercelular en el mesófilo esponjoso, se encuentra con las células mesofilicas de los tejidos esponjoso y empalizado, y eventualmente reacciona con sus paredes celulares (Bennett et al., 1996). Döring et al. (2014) describen que si logra traspasar también la membrana, es posible que el ozono afecte el tonoplasto, resultando en la destrucción de la compartimentalización de la célula y consecuentemente, en la muerte celular. Estos autores también reportan daño oxidativo a proteínas por ozono. La afectación en algunas especies especialmente sensibles (como varias del género *Fraxinus*) puede ser tan extensiva que es notoria a simple vista, en forma de puntos cloróticos marrones en la superficie adaxial que pueden progresar hasta que la hoja se torna por completo marrón (Bennett et al., 1992; Reiner et al., 1996). No obstante, el grado de daño puede depender de características fenotípicas del individuo y los rasgos morfológicos que se sabe que pueden influir son la cantidad de espacio intercelular, la agregación y volumen de las células, el grosor de los mesófilos esponjoso y empalizado y el grosor total de la hoja (Novak et al., 2007). Además, hay especies, como *Ligustrum lucidum* W.T. Aiton (Oleaceae) que son muy resistentes a los contaminantes atmosféricos (Carreras et al., 1996).

4.3.6 Respuestas estomática y fotosintética. Las respuestas estomática y fotosintética involucran todo el conjunto de mecanismos fisiológicos desatados por las señales internas y externas de la planta que regulan la apertura estomática y la asimilación de carbono (Paoletti y Grulke, 2005; Osakabe et al., 2013). De forma generalizada se puede inferir que los estomas se abren en respuesta a la *RFA* (con excepción de las plantas CAM), baja concentración de CO_2 y bajo *DPV*. Por el contrario, el cierre es provocado por poca *RFA* u oscuridad, elevado CO_2 , altas

temperaturas y, sobre todo, DPV elevado; aunque por supuesto no son normas universalmente aplicables, tal como observaron Tang y Liang (2000) en individuos de *Populus* spp, cuyos estomas prácticamente no respondieron ante cambios en la RFA . Por otra parte, puesto que en ambientes naturales estas señales fluctúan de forma independiente pero simultánea, los estomas deben responder a ellas de una manera integrada y con frecuencia jerárquica (Morison, 1998). Las respuestas a corto plazo ante cambios en el DPV (y a veces la temperatura) suelen estar relacionadas con el estatus hídrico de la planta, en tanto que respuestas a la concentración de CO_2 y RFA están estrechamente asociadas con la demanda de CO_2 del mesófilo (Hamerlynck y Knapp, 1996; Lawson y Blatt, 2014). En el mismo sentido, el hecho de que las respuestas estomática y fotosintética sean independientes no impide que guarden estrecha relación entre sí, tal como concluyeron Battaglia et al. (1996), al observar que un declive en la fotosíntesis neta, encima y debajo del óptimo de temperatura, estuvo acompañado por reducciones en la conductancia estomática y en la conductancia intracelular, si bien los movimientos estomáticos pueden ser de un orden de magnitud más lentos que las respuestas fotosintéticas ante el mismo estímulo ambiental (Barradas y Jones, 1996; Lawson y Blatt, 2014).

Para poder detectar toda la complejidad antes expuesta, se requieren suficientes datos obtenidos de mediciones directas en escalas de tiempo grandes, pero hay que tener en cuenta que las mediciones directas de intercambio gaseoso perturban el ambiente de la hoja, muestrean un área pequeña de la copa y están limitadas en el tiempo, de manera que los estudios de g_s deben estar diseñados para capturar los mecanismos relevantes en escalas de tiempo adecuadas (Ewers, 2013). Alternativamente, los estudios pueden centrarse en el control de las relaciones hídricas de la planta, puesto que la eficiencia del uso del agua (WUE) puede considerarse la función total del control estomático en condiciones de posible desecación. La caída del potencial hídrico hace que los estomas compensen la pérdida de saturación de agua al asumir una apertura menor; así que el potencial hídrico incrementa más rápido, cuanto más pronto se cierran los estomas y aumenta la WUE (Maier-Maercker, 1998). Y aunque esto suele conllevar un sacrificio en la asimilación de carbono, en algunos estudios se ha visto una fuerte disminución en g_s sin una reducción de magnitud comparable en A (Tang y Liang, 2000).

Por otro lado, las plantas utilizan la fotosíntesis para producir los carbohidratos de los cuales dependen, en tanto que la respiración cubre los costos metabólicos del crecimiento radical, de la

asimilación de iones y el balance de gradientes (Nogués et al., 2014). Por lo anterior, el funcionamiento de los cloroplastos y mitocondrias está coordinado e interactúan estrechamente a través de metabolitos intracelulares (Suzuki et al., 2012) y por la misma razón, la fijación del carbono que se extrae del aire está lejos de ser 100% eficiente; entre el 30 y 70% del CO₂ fijado por la fotosíntesis durante el día es respirado y se disipa en la atmósfera, si bien el tiempo de permanencia del carbono puede variar desde segundos hasta meses o años y esto está determinado por las condiciones ambientales en que se desarrolla la especie (Nogués et al., 2014).

4.4 Otras fuentes de estrés

Tanto en ambientes naturales como en las ciudades, las plantas están sometidas continuamente a factores de estrés que rara vez actúan solos. Mitchell et al. (2013) explican que lo más frecuente es que operen en combinación y sus consecuentes impactos son difíciles de predecir. Estos autores señalan que dependiendo de la secuencia, el tiempo e intensidad de cualquier evento de estrés, los efectos observados pueden ser persistentes o agudos, así como aditivos o hasta potenciarse entre sí. Por lo tanto, proponen que una aproximación para estimar el grado de severidad puede ser el tiempo de recuperación posterior al daño.

El clima se reconoce como la fuente de estrés primario o subyacente (Mitchell et al., 2013), pero en las ciudades están presentes siempre otras fuentes de estrés y actualmente, además, se empiezan a reconocer fuentes de estrés de muy reciente aparición y que han mostrado tener efectos inesperados. Por ejemplo, Soran et al. (2014) estudiaron los efectos de la radiación electromagnética producida por los dispositivos inalámbricos en el rango de frecuencias de microonda (1 –100 GHz), que se ha incrementado exponencialmente. En plantas tratadas con microondas observaron que ésta generó alteraciones en la anatomía de la hoja, en el arreglo espacial de las células, hubo reducción moderada de la turgencia de la lámina y menor grosor de la pared celular, lo que podría aumentar la susceptibilidad a la sequía. Aunque los cloroplastos retuvieron su estructura y arreglo normal dentro de la célula, tendieron a ser más pequeños en las hojas irradiadas. Asimismo, la longitud de las mitocondrias decreció y se vieron afectadas las tasas de g_s y A , lo cual puede indicar que la fotosíntesis y el metabolismo respiratorio fueron de

algún modo mermados por el tratamiento de microondas. Incluso mencionan que en algunas especies pueden aparecer aberraciones cromosomales ante microondas de baja intensidad.

Se concluye, pues, que los paisajes urbanos son particularmente hostiles hacia la vida vegetal, entre otras razones, por la elevada concentración de contaminantes que, si no los dañan directamente, sí afectan su metabolismo y los predispone al ataque de plagas y enfermedades. Afortunadamente, también es un hecho que las plantas se han adaptado y desarrollado mecanismos de resistencia, pues se llegan a encontrar individuos vigorosos incluso en zonas comerciales y residenciales; evidencia de que son capaces de resistir ambientes adversos (Jutras et al., 2010).

5. MÉTODO

5.1 Sitios, especies y equipo

Con el fin de tener una alta representatividad de la respuesta fotosintética de la flora del D.F., se eligieron cuatro especies, cuya selección se basó en su abundancia y alta representatividad en la mayoría de los parques urbanos, camellones y banquetas de la ciudad (SMA, 2012) y a que presentan hojas con una superficie mayor a 2.5 cm^2 , que es necesaria para efectuar mediciones precisas con el equipo utilizado. Las especies seleccionadas fueron el trueno (*Ligustrum japonicum* Thunb.) y el fresno [*Fraxinus udhei* (Wenz.) Linglesh] (ambas Oleaceae, *sensu* APG III), y el ficus llorón (*Ficus benjamina* L.) y el laurel de la India (*Ficus microcarpa* L. f.) (Moraceae, *sensu* APG III).

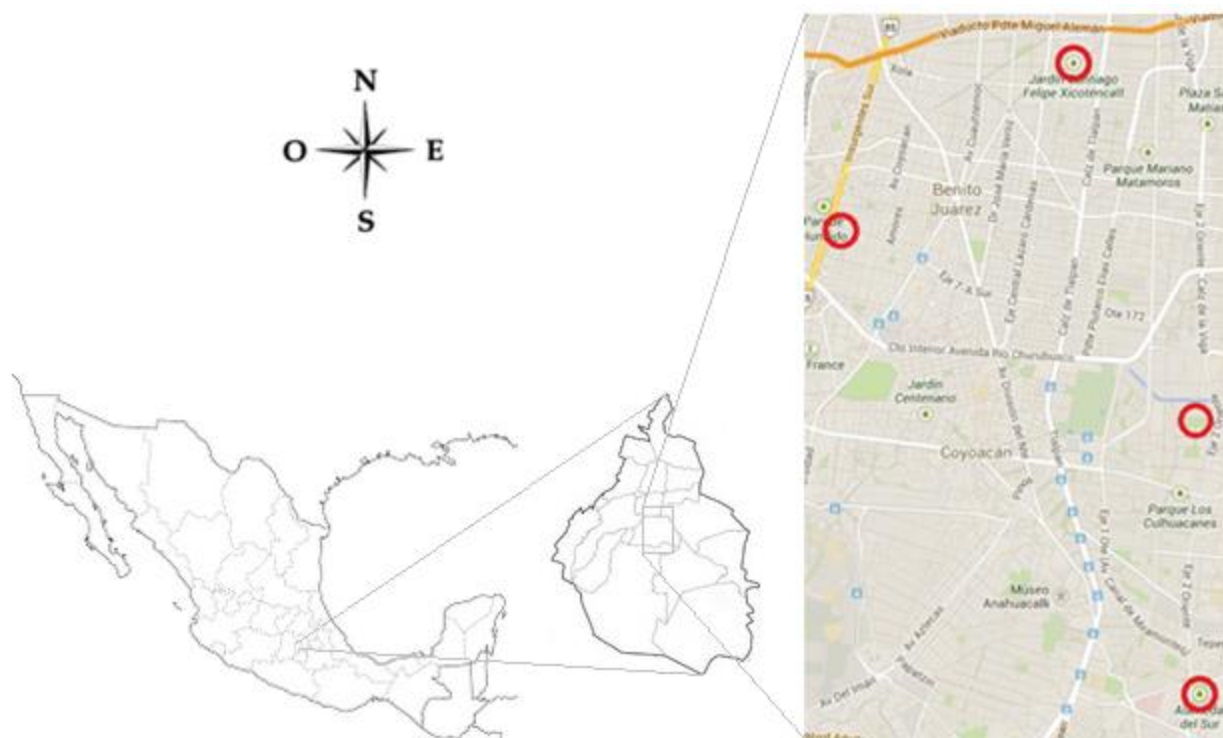


Figura 3. Ubicación de los sitios donde se realizaron las mediciones. De norte a sur: parque Santiago Felipe Xicotécatl, parque San Lorenzo Tlacoquemécatl, Paseos de Taxqueña y Alameda del Sur.

Las mediciones se efectuaron siguiendo un gradiente térmico a través de la isla de calor urbana, ubicando los puntos extremos en el jardín Santiago Felipe Xicotécatl (SFX) en la delegación Cuauhtémoc, cercano al Centro Histórico, donde se encuentra el centro de la isla de calor

(Ballinas, 2011), y la Alameda del Sur (AS), delegación Coyoacán. Los otros dos puntos fueron los parques de San Lorenzo Tlacoquemécatl (SLT), en la delegación Benito Juárez, y de Paseos de Taxqueña (PT), en la delegación Coyoacán (figuras 3 y 4).

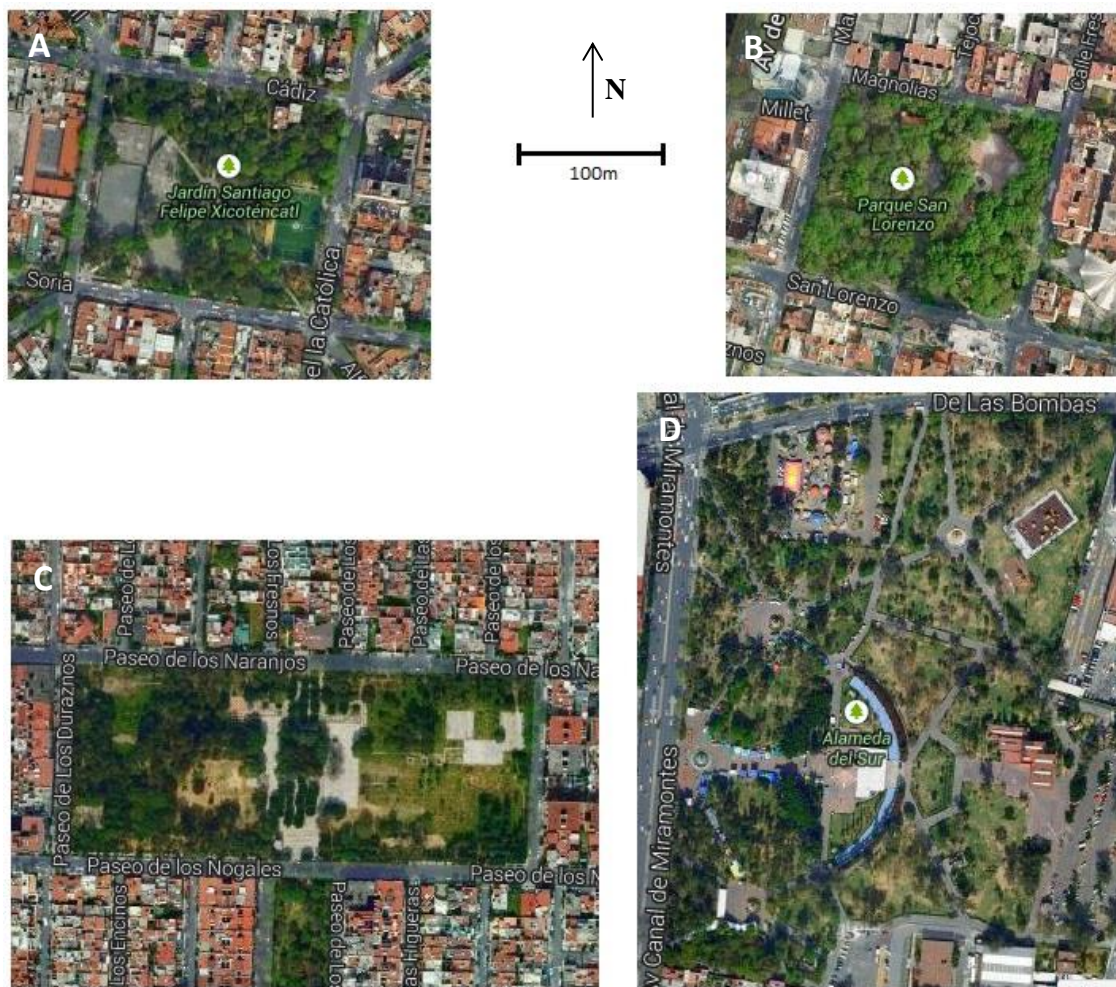


Figura 4. Imágenes satelitales de los sitios de medición a la misma escala. De norte a sur: parque Santiago Felipe Xicotécatl (A), parque San Lorenzo Tlacoquemécatl (B), Paseos de Taxqueña (C) y Alameda del Sur (D).

Para evaluar la respuesta fotosintética de los árboles sometidos a condiciones ambientales diferentes, se efectuaron mediciones de la asimilación de CO_2 (A) y de la conductancia estomática (g_s), con un sistema de intercambio gaseoso (CIRAS-I, PPSsystems, Cambridge, UK)

en cinco individuos de cada una de las especies seleccionadas, en tres hojas maduras de cada individuo, de las 8:00 a las 16:00 HL cada 2 h durante un total de 31 días distribuidos en un periodo de 11 meses (mayo de 2014–marzo de 2013). Simultáneamente se realizaron las mediciones de radiación fotosintéticamente activa (*RFA*), temperatura del aire (T_A) y humedad relativa (*HR*, necesaria para calcular el *DPV*) con sensores de *RFA*, termopar y un humicap Vaisala montados en el sistema de intercambio gaseoso, así como la medición de $[O_3]$ con un sensor de ozono (Modelo A-21Z, Eco Sensors, Inc., EE.UU.).

El valor del *DPV* se obtuvo por medio de las siguientes ecuaciones:

$$e_s = 6.108 \times 10^{((7.3 * T_A) / (273.3 + T_A))}$$

$$DPV = e_s(1 - HR) \quad (1)$$

donde e_s es la presión de vapor a saturación (hPa), *HR* es la humedad relativa (hPa).

Debido a la distribución y estructura heterogéneas de los árboles en los parques no es posible realizar una selección completamente aleatoria, así que los individuos se seleccionaron de acuerdo con su tamaño (entre 1.5 y 3 m de altura total), de aspecto vigoroso y sin plagas ni enfermedades visibles, así como la cercanía entre ellos y, en los casos posibles, cercanos al centro del parque para limitar el efecto de borde. Por su parte, cada día de medición se buscaron tres hojas maduras y de tamaño similar según la especie, sin daños visibles, a una altura de entre 1.5 y 2 m del suelo y orientadas hacia diferentes direcciones en el exterior de cada copa, con el fin de tener mayor representatividad de *RFA*. Si bien esta selección respondió en parte a la conveniencia de la medición, en un trabajo realizado con *Fr. pennsylvanica*, Bennett et al. (1992) no encontraron diferencias significativas entre la anatomía de las hojas a diferentes alturas, ni diferencias microclimáticas entre distintas regiones de la copa en individuos de menos de 3 m de altura.

5.2 Método de análisis

Las diferencias microambientales entre los sitios de medición se comprobaron mediante análisis de varianza (ANOVAs, por sus siglas en inglés) con el programa IBM HPSS ver. 21, para verificar el efecto del parque, el mes y la hora del día sobre las variables ambientales medidas. Asimismo, para determinar cuáles parámetros microambientales afectan el comportamiento fisiológico de los árboles, se realizaron regresiones múltiples por pasos sucesivos “hacia adelante” (*forward*), de forma separada para cada especie y con el mismo software, teniendo como variables independientes T_A , DPV , RFA , $[CO_2]$ y $[O_3]$ (y también g_S para A), y como variables dependientes a g_S y A . Tanto para g_S como para A se realizaron varias pruebas, empezando con todas las variables independientes, y luego eliminando $[O_3]$, que es el único contaminante, o bien, T_A y DPV , que presentan correlación entre sí. De dichas pruebas, se eligió el modelo que explica el mayor porcentaje de la variación y es el que se presenta en los resultados.

Para determinar el efecto de cada variable ambiental sobre la conductancia estomática de los individuos, se empleó la *función envolvente*, con la cual se seleccionan los datos del límite superior probable de la función representada por la nube de puntos que surgen al graficar g_S como función de cualquier variable microambiental. Este método tiene tres supuestos: 1) que la función envolvente representa la respuesta óptima estomática a la variable seleccionada (ej., RFA), 2) que los puntos que se encuentran por debajo de la función seleccionada son el resultado de un cambio en cualquiera de las otras variables (ej., DPV , T_A) y 3) que no existen interacciones sinérgicas (Barradas et al, 2004). El modelo general es:

$$g_S = g_{Smax} [\hat{g}(T_A) \hat{g}(DPV) \hat{g}([CO_2]) \hat{g}(RFA) \hat{g}(\Psi) \hat{g}([O_3])] \quad (2)$$

donde los valores envolventes de la conductancia estomática (g_S) en función de RFA se ajustan a una función hiperbólica: $\hat{g}_S = [aRFA/(b+RFA)]$, siendo a el valor asintótico de g_S o g_{Smax} y b la sensibilidad de g_S a cambios en RFA ; la relación de g_S en función de la temperatura del aire (T_A) está dada por los valores envolventes que se ajustan a una ecuación cuadrática: $\hat{g}_S = a+bT_A+cT_A^2$, donde: a , b y c son constantes propias de la parábola, con la que es posible determinar la temperatura óptima a la que ocurre g_{Smax} y las temperaturas cardinales (mínima y máxima) en las que la función estomática es nula. La función de g_S en relación con el déficit de presión de vapor

(DPV) genera una ecuación lineal simple ($\hat{g}_s = a + bDPV$), al igual que la respuesta estomática al potencial hídrico ($\hat{g}_s = \alpha + \beta\Psi$), siendo b y β la sensibilidad de g_s al DPV y a Ψ , respectivamente; y a y α son los corrimientos del cero. Cabe señalar que en el presente estudio, la variable Ψ (potencial hídrico) no fue considerada debido a que no se efectuaron mediciones de disponibilidad de agua en el suelo, pero que las mediciones se realizaron durante la época seca y la húmeda, teniendo implícitamente un posible efecto de la disponibilidad de agua.

6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

A partir de las mediciones realizadas, se obtuvo un total de 3120 líneas de registro que incluyen todas las variables ambientales y fisiológicas descritas en el método. Con la finalidad de describir las condiciones microambientales de cada sitio de medición, se efectuó el análisis antes explicado, cuyos resultados se detallan a continuación.

6.1 Condiciones microambientales

6.1.1 Temperatura del aire. La temperatura del aire (T_A , figuras 5A y 5B) mostró un patrón esperable en los cuatro parques, con valores más bajos en la mañana que incrementan gradualmente hasta alcanzar un máximo entre las 14:00 y 16:00 HL. Se encontraron diferencias significativas de T_A entre las estaciones húmeda y seca ($F_{1, 1602.6} = 426.2$; $P < 0.001$; cuadro A1.1); en los gráficos se observa que el intervalo de variación en la estación seca (aproximadamente 13°C) es más amplio que en la húmeda (aproximadamente 10°C), lo cual se evidencia tanto en los valores máximos y mínimos como en las desviaciones estándar. Este intervalo mayor de variación en la época seca puede deberse en parte a la menor humedad relativa (ver figuras 5C y 5D), lo cual permite mayor disipación del calor durante la noche, contribuyendo a temperaturas más bajas al amanecer y a un menor efecto enfriador por evapotranspiración durante el día, es decir, hace más extremo el régimen térmico. También tuvieron un efecto significativo sobre la T_A el sitio ($F_{3, 234.1} = 62.3$; $P < 0.001$), la hora del día ($F_{4, 6112.2} = 1625.655$; $P < 0.001$) y las todas las interacciones entre estos factores (cuadro A1.1)

De lo anterior se infiere que la temperatura es una variable microambiental muy dinámica, influida por muchos factores que interactúan entre sí y que imposibilitan identificar patrones. Contrariamente a lo esperado, por ejemplo, no se encontró un gradiente claro de temperatura de norte a sur en ninguna época, tomando en cuenta que los parques ubicados al norte se encuentran más cerca del centro de la isla de calor reportada para la Ciudad de México (Ballinas, 2011). Este efecto podría deberse a la estructura de cada parque, siendo que los dos sitios ubicado hacia el norte tienen vegetación más cerrada y menor radiación solar (ver figuras 5E y 5F) con respecto a los del sur, lo cual podría atenuar localmente el efecto de isla de calor.

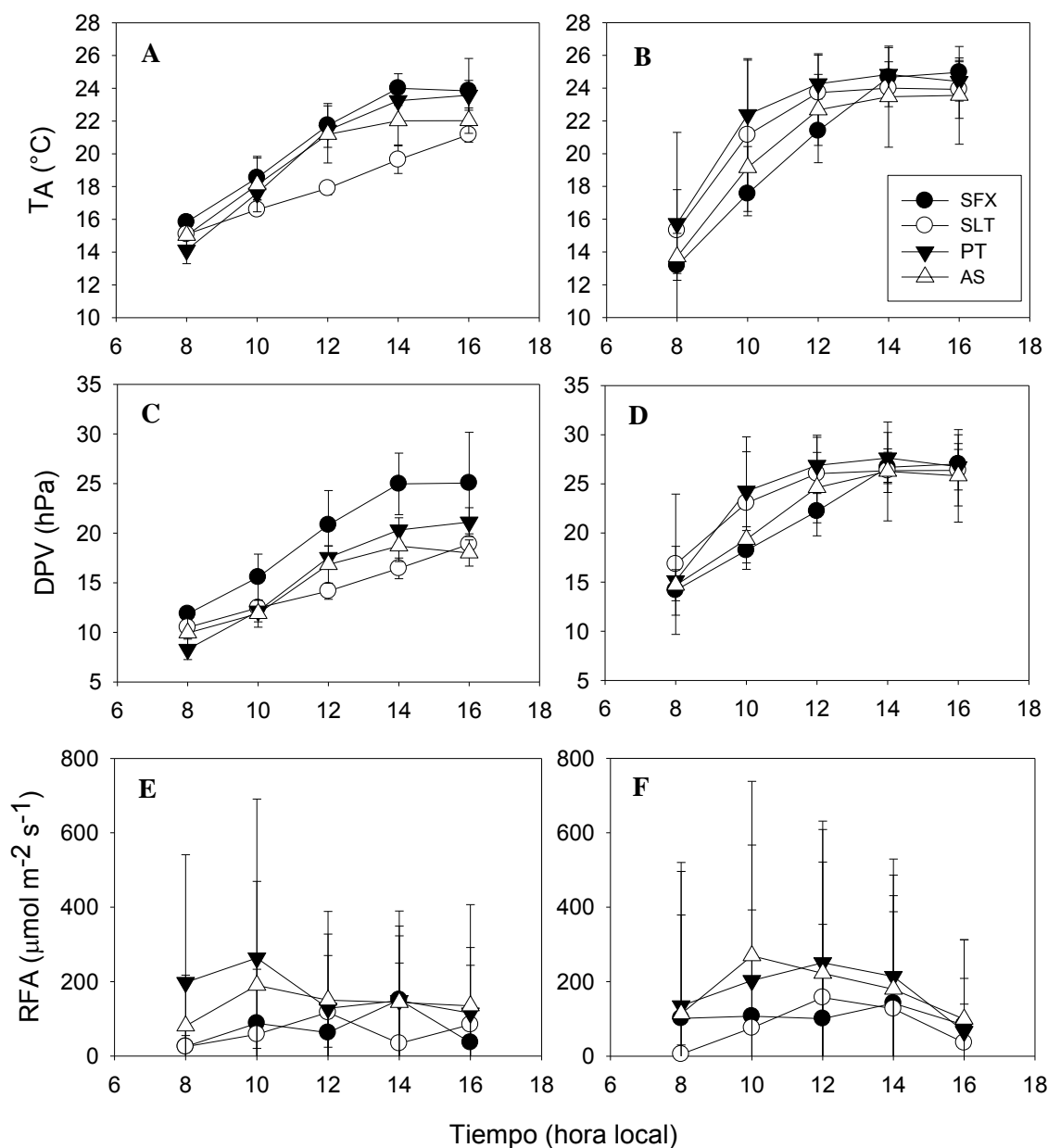


Figura 5. Valores promedio de la temperatura del aire (T_A), déficit de presión de vapor (DPV) y radiación fotosintéticamente activa (RFA) en los cuatro sitios de medición durante las temporadas húmeda (A, C y E) y seca (B, D y F). Los símbolos representan el promedio y las barras la desviación estándar.

Las pruebas de efectos inter-sujetos mostraron que las dos épocas, los parques y las horas son todos significativamente diferentes entre sí (cuadro A1.2). Particularmente, en la figura 5A se ve que el parque SLT mantiene un incremento de T_A más constante que el resto de los sitios,

manteniéndose más fresco entre las 10:00 y las 14:00 HL pero finalmente alcanza una temperatura similar al resto de los parques a las 16:00 HL. Este comportamiento puede deberse parcialmente a que es donde se presenta la vegetación más cerrada y a que las construcciones que lo rodean son más altas, lo cual podría atenuar el efecto de la radiación solar.

6.1.2 Déficit de presión de vapor. El déficit de presión de vapor (*DPV*) (figuras 5C y 5D), al ser parcialmente dependiente de la T_A , muestra un patrón muy similar al de esta última durante ambas estaciones. En las gráficas se observan valores promedio ligeramente más elevados en la estación seca (figura 5D) que en la húmeda (figura 5C) y se encontró un efecto significativo de la estación ($F_{1, 28720.0} = 3440.0$; $P < 0.001$), del sitio ($F_{3, 543.2} = 65.1$; $P < 0.001$) y de la hora del día ($F_{4, 10170.4} = 3440.01218.2$; $P < 0.001$), así como de todas las interacciones entre estos factores (cuadro A2.1). Las pruebas post hoc (cuadro A2.2), por su parte, muestran el *DPV* es significativamente diferente en todos los sitios. La ligera variación entre temporadas húmeda y seca puede deberse a que la humedad relativa durante la estación de lluvias es mayor, lo cual tiende a reducir el *DPV*, pero este efecto se mitiga parcialmente dado que la T_A se mantuvo casi sin cambios. Para las plantas esto significa que la fuerza de absorción de agua por parte de la atmósfera no cambia mucho, sin embargo, aun los cambios pequeños podría constituir un factor de estrés si se combinaran con baja disponibilidad de agua en el suelo, la cual no fue medida, pero es probablemente menor en la estación seca, incluso cuando haya eventos de riego.

6.1.3 Radiación fotosintéticamente activa. De todas las variables ambientales, la radiación fotosintéticamente activa (*RFA*, figura 5E y 5F) fue sin duda la más cambiante, pudiendo ir desde valores cercanos a $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en las primeras horas de la mañana principalmente, hasta breves eventos cercanos a $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ entre las 12:00 y 14:00 HL. Además tiende a ser muy dinámica, pudiendo cambiar drásticamente en minutos por causa de la nubosidad, lo cual se evidencia en la desviación estándar que asciende a más del doble del valor promedio a ciertas horas. En ambas épocas se observa un claro incremento de las 8 a las 10:00 HL. En la época húmeda, sin embargo, a partir de las 12:00 HL se reducen los valores registrados, mientras que en la época seca se mantienen, hasta disminuir a partir de las 16:00 HL. Esto se debe a que en la época lluviosa es a partir del mediodía que empieza a nublarse, e incluso hubo eventos de precipitación durante varios días del estudio (datos no mostrados).

Se observa que los parques del norte (SFX y SLT) mantuvieron valores de radiación promedio más bajos que los del sur (PT y AS) y, de hecho, las pruebas post hoc muestran que ambos pares de sitios conforman dos conjuntos (cuadro A3.2). Esto puede deberse en primer lugar a que los parques del sur son más grandes y tienen vegetación más abierta (ver figura 4), pero también a que los parques del norte tendieron a estar rodeados por construcciones más elevadas que obstruyen el paso de la *RFA* a las horas en que ésta incide de forma oblicua. Aunque la época ($F_{1, 326906.3} = 4.6$; $P = 0.032$), el sitio ($F_{3, 1641206.7} = 23.2$; $P < 0.001$) y la hora del día ($F_{4, 679723.3} = 9.587$; $P < 0.001$) tuvieron un efecto significativo sobre la *RFA*, no lo tuvieron las interacciones de dichos factores (cuadro A3.1). Es decir, que sí hay diferencias, pero que pueden ser atribuibles solamente a la diferencia de ubicación, o bien, de temporalidad.

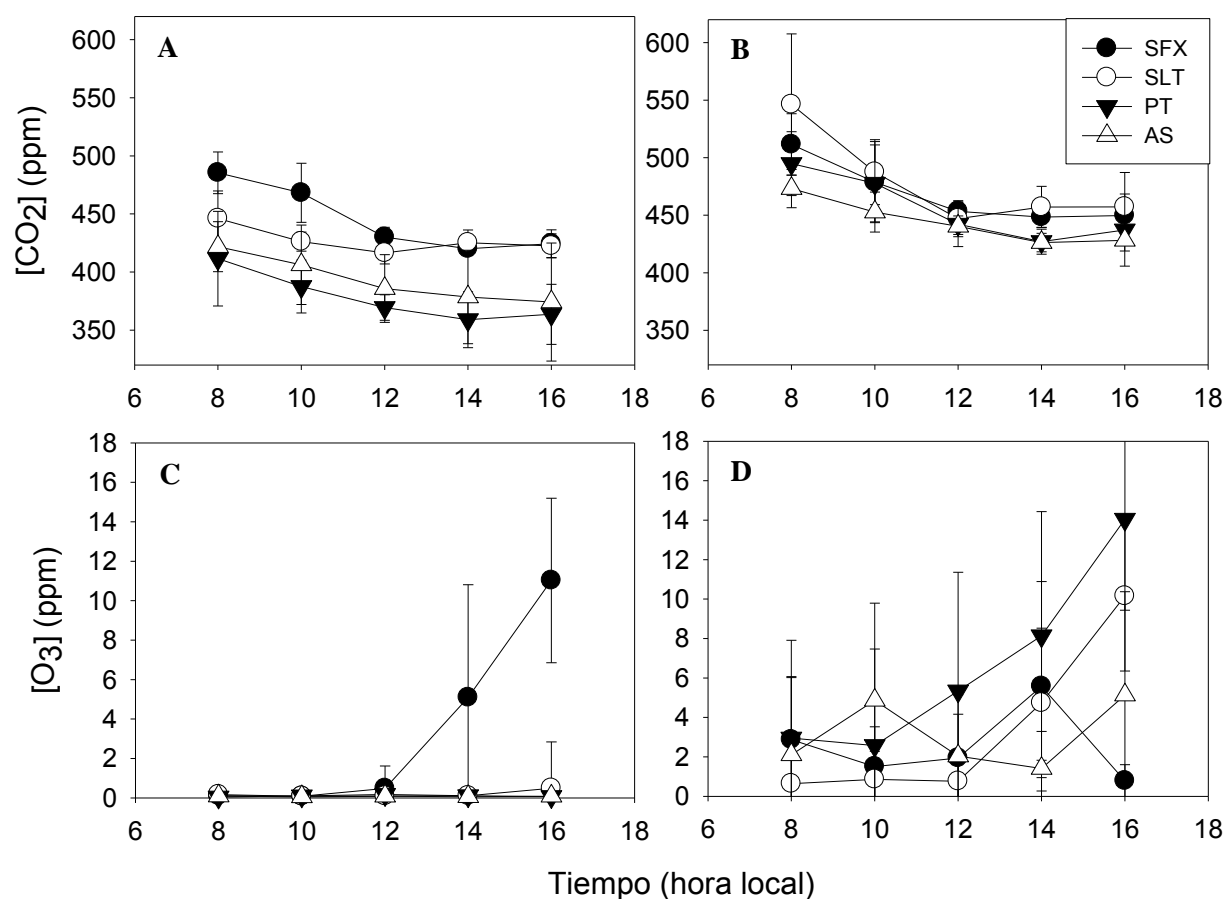


Figura 6. Valores promedio de concentración de dióxido de carbono ([CO₂]) y de ozono ([O₃]) en los cuatro sitios de medición durante las temporadas húmeda (A y C) y seca (B y D). Los símbolos representan el promedio y las barras la desviación estándar.

6.1.4 Concentración de dióxido de carbono. En las figuras 6A y 6B se muestran los valores de la concentración del CO₂ durante las dos temporadas de medición. Los valores promedio indican que dentro de la ciudad, esta variable se mantiene elevada a lo largo de todo el año (~350-500 ppm en época húmeda y ~420-550 ppm en época seca), muy probablemente por la contribución de los vehículos automotores, así como en menor medida por la respiración de la biota. El patrón general es muy claro; las concentraciones medias son mayores temprano por la mañana y van decreciendo conforme avanza el día. Esto se explica porque durante la noche se detiene la fijación de carbono por parte de la vegetación, la cual continúa respirando y emitiendo CO₂ que se acumula en el aire junto con el que procede de la actividad humana. Al salir el Sol, las plantas inician la fotosíntesis y comienzan a capturar carbono, reduciendo la concentración atmosférica hasta que alcanza un valor estable entre las 14:00 y las 16:00 HL.

Además, los valores medios son mucho más elevados durante la temporada seca que en la húmeda, siendo incluso los más bajos de la primera similares a los más altos de esta última. Dado que es durante la temporada húmeda que la mayoría de las plantas aumentan sus tasas de crecimiento, y que las especies caducifolias desarrollan follaje nuevo, es esperable que haya mayor fijación de carbono, lo cual se refleja en la menor concentración de este gas en la atmósfera.

Se registró un efecto significativo sobre la [CO₂] de la estación ($F_{1, 1702361.4} = 2392.6$; $P < 0.001$), el sitio ($F_{3, 307940.7} = 432.7$; $P < 0.001$), la hora del día ($F_{4, 267374.9} = 375.7$; $P < 0.001$) y entre todas las interacciones de estos factores (cuadro A4.1). En contraste con las otras variables microclimáticas, la concentración de CO₂ muestra un gradiente de norte a sur, con valores promedio más elevados cerca del centro de la ciudad y menores hacia el sur, en especial durante la temporada seca. Los dos parques del norte conforman un conjunto, en tanto que los demás sitios son todos significativamente diferentes entre sí (cuadro A4.2). Los valores más elevados al norte podrían deberse a que en esa zona hay mayores emisiones, o bien, a que la vegetación hacia el norte es más dispersa y su efecto atenuante es menor, o ambas.

6.1.5 Concentración de ozono. Al igual que como ocurre con la concentración de CO₂, el ozono (figuras 6C y 6D) presenta concentraciones más elevadas en la época seca que en la húmeda, lo cual aplica para todos los sitios, aunque en el caso particular del parque SFX las concentraciones durante la tarde fueron notablemente altas en la temporada húmeda también. Al

ser el sitio ubicado más al norte, las elevadas concentraciones son quizá contribución de los vientos que soplan desde el noreste acarreando contaminantes de las zonas industriales del norte de la ciudad hacia el centro. Los demás parques, en cambio, muestran concentraciones muy bajas entre las 8:00 y 10:00 HL durante la temporada húmeda, que se incrementan paulatinamente a partir de las 12h. Esto es probablemente efecto de la radiación solar, que reacciona con los contaminantes primarios emitidos por los vehículos automotores, generando ozono troposférico. Dicho ozono es, sin embargo, atenuado por la precipitación en temporada húmeda, la cual en el parque SLX fue más escasa que en los demás sitios y pudo haber contribuido también a que en la tarde se mantuvieran concentraciones más altas.

En contraste, en la temporada seca las concentraciones de ozono en el aire se mantienen considerablemente más elevadas, incluso desde las primeras horas de la mañana. Debido a que junto con la *RFA*, la $[O_3]$ es una variable con un comportamiento muy errático, tampoco es posible distinguir un claro patrón de norte a sur. Empero, en la época húmeda la concentración de ozono en el parque SLT se eleva por encima de la de PT y AS (aunque permanece muy por debajo de la de SFX), además de que el sitio PT fue en donde las concentraciones se mantuvieron consistentemente más altas durante la tarde en la época seca, como se observa en el gráfico. Como estos valores extremos de ozono no parecen tener relación con el sitio ni con la época, es probable que se haya captado eventos extraordinarios durante las fechas de medición.

Se encontró que para esta variable tuvieron un efecto significativo la época ($F_{1, 5811.7} = 577.9$; $P < 0.001$), el parque ($F_{3, 533.4} = 53$; $P < 0.001$), la hora del día ($F_{4, 1605.1} = 159.6$; $P < 0.001$) y las interacciones de estos factores (cuadro A5.1). Además todos los sitios son distintos, puesto que las pruebas post hoc (cuadro A5.2) muestran que todos son significativamente distintos entre sí.

6.2 Variables Fisiológicas

6.2.1 Conductancia estomática. En la figura 7 se muestra el comportamiento general de la conductancia estomática (g_s) durante las estaciones húmeda y seca (figura 7A y 7B, respectivamente) para las cuatro especies de estudio a lo largo del día. Los promedios para todas las especies son menores en la temporada seca que en la húmeda, lo cual es esperable, puesto que los valores más elevados de *DPV* y la probable menor disponibilidad de agua en suelo inducen el

cierre estomático para prevenir la pérdida de agua por evapotranspiración. Asimismo, se observa que la g_s disminuye al avanzar el día, de modo que tiene un patrón diurno inverso al de la T_A y al DPV (ver figura 5). Se registró un efecto significativo sobre la g_s de la época ($F_{1, 23.5092.6} = 1952$; $P < 0.001$), la especie ($F_{3, 9996.8} = 83$; $P < 0.001$) la hora del día ($F_{4, 19126.2} = 158.8$; $P < 0.001$) y todas las interacciones de estos factores (cuadro A6.1), aunque las pruebas post hoc (cuadro A6.2) revelan que las especies se agrupan en dos conjuntos homogéneos: las dos especies de la familia Oleaceae (*L. japonicum* y *Fr. udhei*) y las dos de la familia Moraceae (*Fi. benjamina* y *Fi. microcarpa*). El primer grupo muestra valores de g_s más elevados en ambas estaciones que el segundo. Esto podría sugerir que las dos primeras tienen una mayor resistencia al déficit de agua y por lo tanto pueden mantener constante una conductancia estomática más alta.

6.2.2 Asimilación de dióxido de carbono. La asimilación de CO_2 a lo largo del día durante las temporadas húmeda y seca (figuras 7C y 7D, respectivamente) muestra un aumento desde las 8:00 HL hasta alcanzar un máximo alrededor de las 12:00 HL y luego decrece otra vez por la tarde. Este patrón distinto al de la g_s puede indicar que estas dos variables no mantienen dependencia entre sí; en contraste podría sugerir que la A depende más de la RFA que aumenta también por la mañana hasta un valor máximo y luego decrece, ya que es el flujo fotónico el que activa la maquinaria fotosintética para la fijación. Por otro lado, la A muestra valores promedio más elevados en la temporada seca que en la húmeda, lo cual es contrario a la tendencia de g_s , lo que de nuevo parece indicar que esta última no afecta directamente a la captura de carbono. El hecho de que la asimilación sea mayor en la temporada seca podría deberse a que es en esa época que el follaje se encuentra ya maduro, ya que es durante las lluvias que la mayoría de las plantas desarrollan follaje nuevo. Aunque en contraste, la mayor desviación estándar muestra que la fijación es más variable durante la época seca, lo que tal vez se deba a la presencia de hojas viejas entremezcladas con nuevas (en el caso de las especies perennifolias), o bien, al envejecimiento gradual del follaje a lo largo de esos meses.

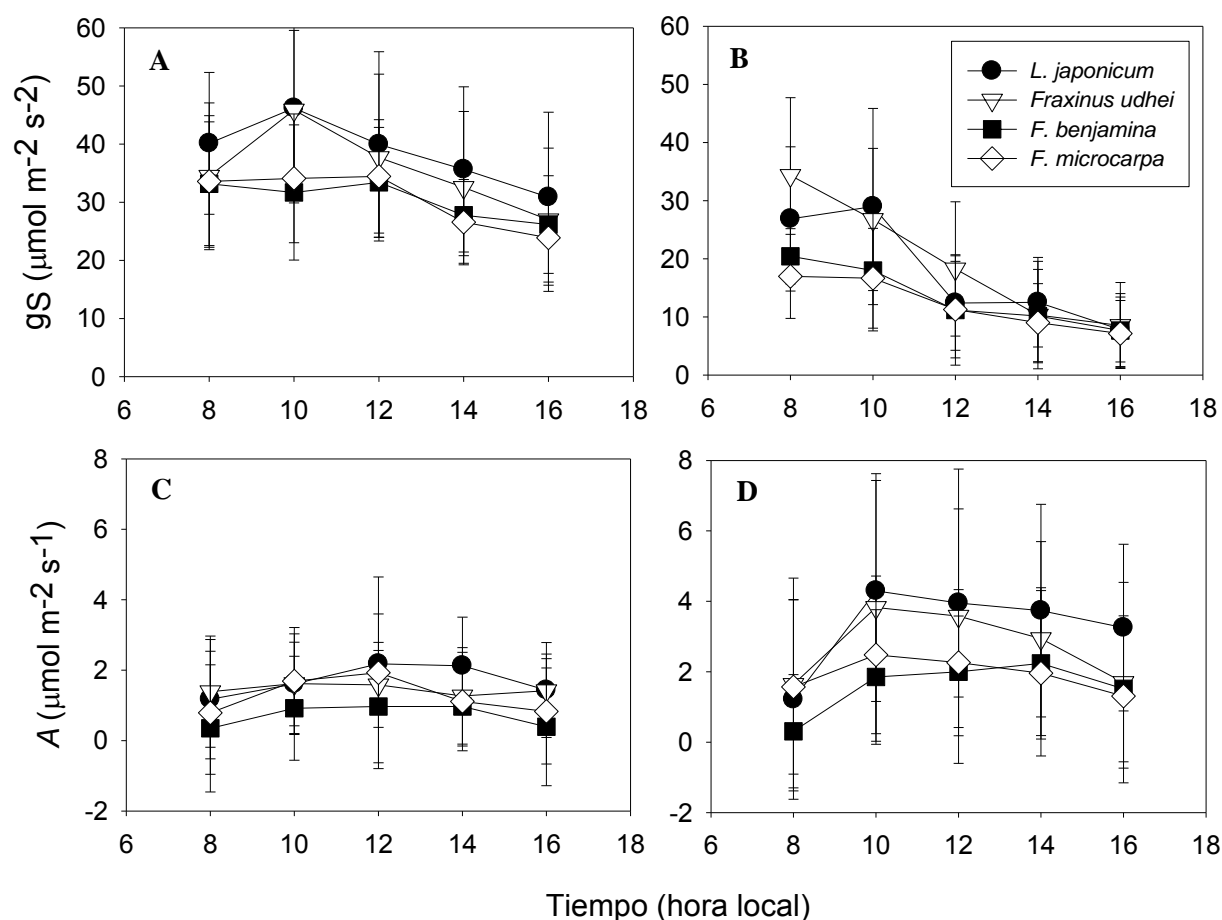


Figura 7. Valores promedio de conductancia estomática (g_s) y asimilación (A) de las cuatro especies estudiadas durante las temporadas húmeda (A y C) y seca (B y D). Los símbolos representan la media y las barras la desviación estándar.

Hubo un efecto significativo sobre la A de la época ($F_{1, 894.5} = 190.6$; $P < 0.001$), la especie ($F_{3, 269} = 57.3$; $P < 0.001$) la hora del día ($F_{4, 184.2} = 39.3$; $P < 0.001$) y de todas las interacciones de esos factores (cuadro A7.1). En este caso, en las pruebas post hoc (cuadro A7.2) no se encontró que ningún par de especies formara un conjunto homogéneo, de modo que aunque la respuesta estomática posiblemente sea un rasgo compartido por las especies de una misma familia, no así la asimilación.

6.3 Curvas envolventes

En las figuras 8 y 9 se muestran las curvas envolventes de la g_s de *L. japonicum* graficada contra cada una de las cinco variables ambientales medidas en las temporadas seca y húmeda.

6.3.1 Efecto de la temperatura del aire sobre la conductancia estomática. La respuesta óptima de la conductancia estomática (g_s) con respecto a la temperatura del aire (T_A) está definida por la ecuación cuadrática: $y = a+bx+cx^2$. El modelo fue significativo para las cuatro especies en la estación de lluvias, mientras que en la estación seca el ajuste no fue significativo para *Fi. microcarpa* únicamente, esto es, aunque fue posible ajustar una curva envolvente para la respuesta estomática de *Fi. microcarpa* a la T_A en la temporada seca, se requieren más datos que validen esa respuesta óptima estimada. Los coeficientes obtenidos para cada una de las especies en las estaciones de lluvia y seca se resumen en el cuadro 1.

Cuadro 1. Coeficientes de las envolventes de ecuación cuadrática ($g_s = a+bT_A+cT_A^2$) de la conductancia estomática (g_s) en función de la temperatura del aire (T_A) para las cuatro especies estudiadas.

	Estación	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>r</i> ²	<i>F</i>
<i>L. japonicum</i>	Húmeda	-1853.711	148.623	-2.796	0.957	56.202
	Seca	-270.359	33.248	-0.798	0.976	144.441
<i>Fr. udhei</i>	Húmeda	-2010.838	162.758	-3.144	0.970	96.874
	Seca	-412.711	44.993	-1.038	0.953	81.408
<i>Fi. benjamina</i>	Húmeda	-1170.038	93.973	-1.794	0.959	116.240
	Seca	-70.551	11.677	-0.303	0.989	400.230
<i>Fi. microcarpa</i>	Húmeda	-2332.356	180.401	-3.387	0.959	141.698
	Seca	-215.800	25.987	-0.614	0.905	109.724

Las envolventes de *L. japonicum* en las temporadas húmeda (figura 8A) y seca (figura 8B) muestran que la conductancia estomática alcanza valores más altos durante la temporada húmeda, aun cuando las temperaturas tienden a ser mayores. Esto es consistente con lo encontrado en el patrón general de g_s a lo largo del día (ver figuras 7A y 7b), y lo cual se puede atribuir a que la mayor disponibilidad de agua por precipitación, aunada a la mayor humedad relativa (menor *DPIV*), reduce el riesgo de desecación, permitiendo que los estomas mantengan una mayor apertura.

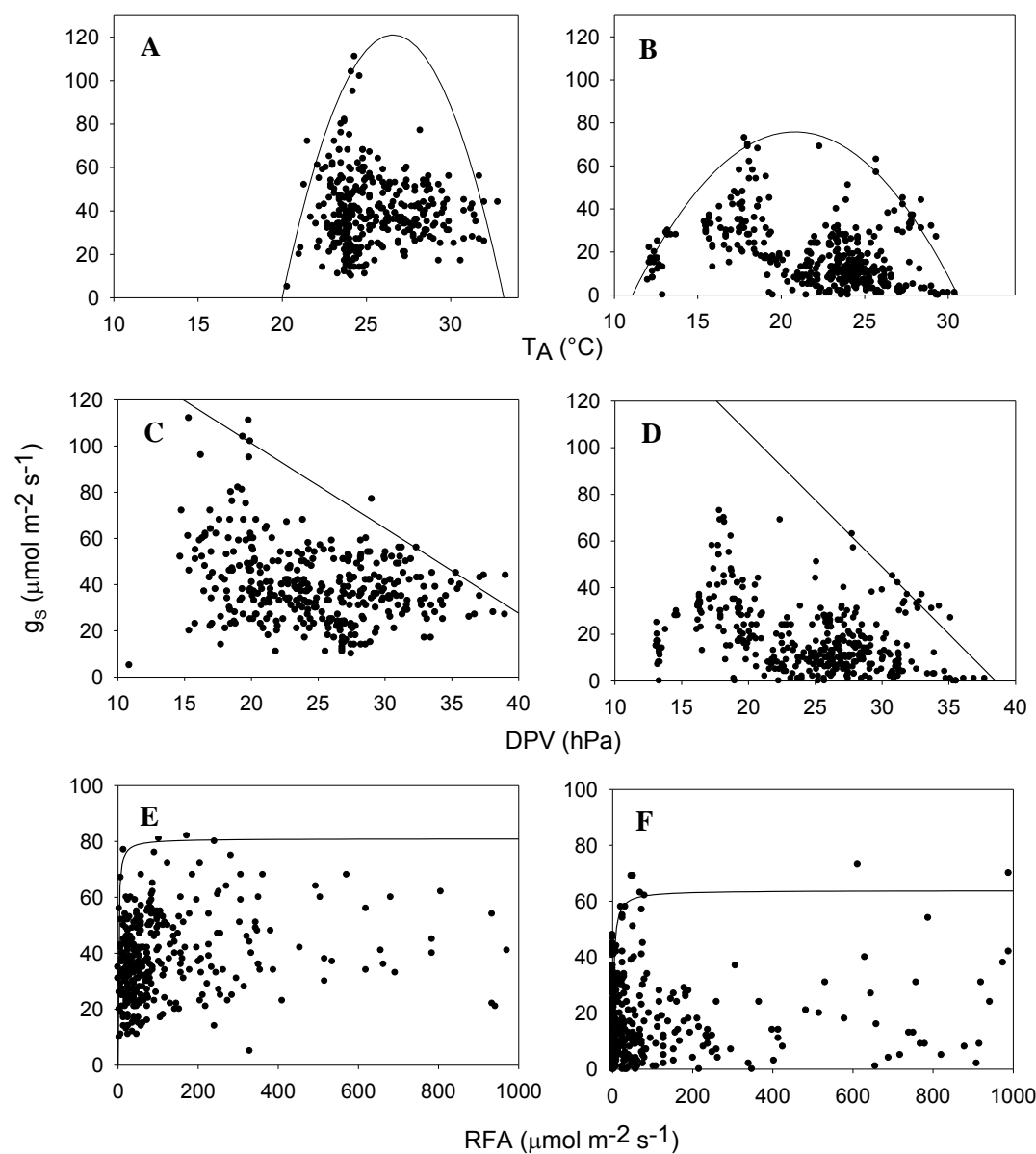


Figura 8. Nubes de puntos de conductancia estomática (g_s) de *L. japonicum* graficada contra la temperatura del aire (T_A), el déficit de presión de vapor (DPV) y la radiación fotosintéticamente activa (RFA) durante las estaciones húmeda (A, C y E) y seca (B, D y F) y el probable límite dado por las curvas envolventes.

6.3.2 *Efecto del déficit de presión de vapor sobre la conductancia estomática.* La conductancia estomática tiene una respuesta negativa ante un aumento en el DPV y ésta es descrita por una ecuación lineal ($y = a+bx$). Para *Fr. udhei* y *Fi. microcarpa* no fue posible ajustar ninguna

envolvente satisfactoria durante la época seca, por lo que no se obtuvieron coeficientes. Los coeficientes obtenidos para las demás especies en ambas épocas se muestran en el cuadro 2.

Cuadro 2. Coeficientes de las envolventes de ecuación lineal ($g_s = a + bDPV$) de la conductancia estomática (g_s) en función del déficit de presión de vapor (DPV) para las cuatro especies estudiadas.

*Para *Fr. udhei* y *Fi. microcarpa* no fue posible obtener envolventes satisfactorias.

	Estación	a	b	r²	F
<i>L. japonicum</i>	Húmeda	174.765	-3.679	0.971	399.981
	Seca	221.148	-5.742	0.968	268.940
<i>Fr. udhei</i>	Húmeda	190.167	-4.647	0.986	914.284
	Seca*	-	-	-	-
<i>Fi. benjamina</i>	Húmeda	132.169	-2.788	0.961	269.146
	Seca	131.737	-3.346	0.977	425.853
<i>Fi. microcarpa</i>	Húmeda	289.878	-7.572	0.947	160.411
	Seca*	-	-	-	-

La respuesta de g_s de *L. japonicum* durante las temporadas húmeda (figura 8C) y seca (figura 8D) confirma que el DPV juega un papel importante en la regulación de la conductancia estomática, ya que durante la temporada seca, cuando succión de vapor de agua por parte de la atmósfera es mayor, la envolvente tiene una pendiente mayor (coeficiente b), es decir, que el cierre estomático es más drástico en la época seca ante el mismo incremento en DPV que en la época húmeda. Esto evidencia que la planta probablemente cuenta con un menor suministro de agua en el suelo y el riesgo de desecación es mayor, por lo que la g_s se reduce, limitando pérdida de agua por los estomas.

6.3.3 Efecto de la radiación fotosintéticamente activa sobre la conductancia estomática. La *RFA* genera una respuesta estomática descrita por la ecuación hiperbólica. Debido a que se efectuaron mediciones en condiciones de luz ambiental, la radiación fue altamente variable (ver figuras 5E y 5F), oscilando desde valores cercanos a $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en sombra o con mucha nubosidad, hasta casi $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bajo rayo de sol directo. Por tanto, aunque fue posible ajustar envolventes hiperbólicas para todas las especies, en varios casos fueron pobremente significativas. Los coeficientes obtenidos para cada especie en las dos estaciones se resumen en el cuadro 3.

Cuadro 3. Coeficientes de las envolventes de ecuación hiperbólica ($g_s = (aRFA)/(b+RFA)$) de la conductancia estomática (g_s) en función de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) para las cuatro especies estudiadas.

	Estación	a	b	r²	F
<i>L. japonicum</i>	Húmeda	80.971	1.318	0.248	2.621
	Seca	63.861	2.603	0.880	401.447
<i>Fr. udhei</i>	Húmeda	79.762	5.088	0.900	117.119
	Seca	58.948	2.069	0.915	503.083
<i>Fi. benjamina</i>	Húmeda	55.491	2.849	0.840	73.723
	Seca	33.475	3.406	0.973	1154.363
<i>Fi. microcarpa</i>	Húmeda	61.169	2.272	0.946	192.914
	Seca	35.300	2.820	0.959	841.109

La probable respuesta óptima de la g_s de *L. japonicum* ante la RFA en las épocas húmeda y seca (figuras 8E y 8F, respectivamente) muestra que con un leve incremento en la densidad de flujo fotónico, incrementa rápidamente la actividad fotosintética y, en consecuencia, la asimilación de CO_2 . Ésta alcanza rápidamente un valor máximo, después del cual la fijación se mantiene constante, aunque la RFA siga en aumento. Dado que los eventos de fuerte irradiación solar (cerca de $2000 \mu mol m^{-2} s^{-1}$) fueron escasos y breves, no hay evidencia de que la excesiva radiación provocara fotoinhibición. Estas envolventes son consistentes con el comportamiento general de la g_s (ver figura 7), ya que el valor máximo alcanzado en la época de lluvias es mayor que el alcanzado en la época seca.

6.3.4 Efecto de la concentración de dióxido de carbono sobre la conductancia estomática. La respuesta óptima de la conductancia estomática ante la concentración de CO_2 del aire está descrita por una ecuación lineal ($g_s = a+b[CO_2]$), al menos cuando ésta se mantiene elevada, como fue el caso durante todo el periodo de medición (432.48 ± 47.03 ppm). Esto confirma que cuando la cantidad de este gas en la atmósfera sobre la superficie externa de la hoja aumenta, también lo hace la concentración interna por la difusión que ocurre a través del poro estomático. De este modo, las células oclusivas pueden reducir la apertura del estoma de manera que se reduzca la evapotranspiración, sin sacrificar la entrada de CO_2 .

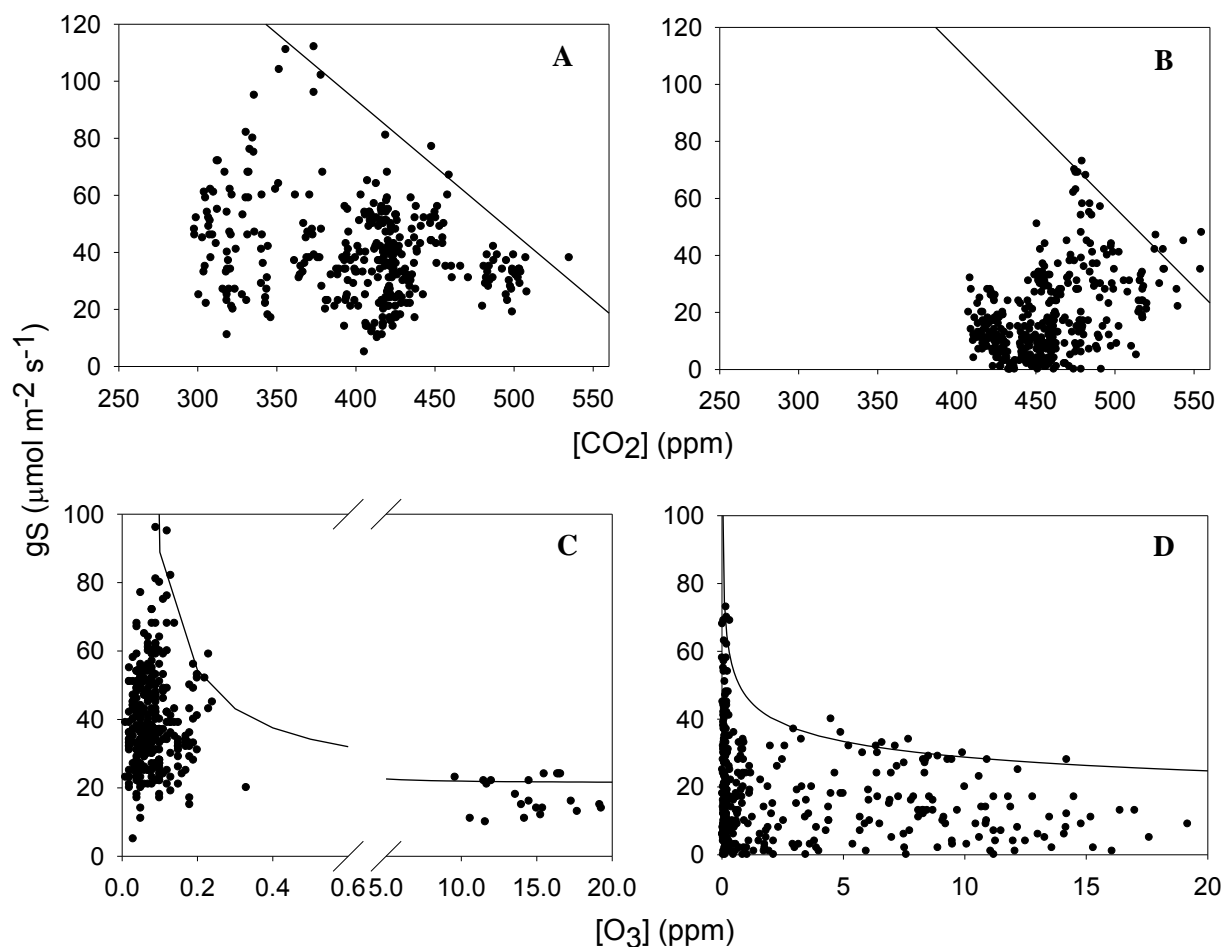


Figura 9. Nubes de puntos de conductancia estomática (g_s) de *L. japonicum* graficada contra las concentraciones atmosféricas de CO_2 y O_3 durante las estaciones húmeda (A y C) y seca (B y D). Las envolventes representan la respuesta óptima estimada de las mediciones.

Aunque el mecanismo de respuesta estomática ante la $[\text{CO}_2]$ parece no ser tan significativo como el correspondiente al DPV , se sabe que concentraciones altas de CO_2 inducen activamente el cierre estomático, ya que el exceso de este gas dentro de los cloroplastos durante periodos prolongados puede tener efectos deletéreos sobre la maquinaria fotosintética. Puesto que es probable que en este estudio se haya llegado a ese punto, en las figuras 9A y 9B se ajustó una envolvente lineal para la conductancia contra la concentración de CO_2 con pendiente negativa en ambas épocas. Hipotéticamente, de haber realizado mediciones de g_s con concentraciones más bajas de CO_2 , habría sido posible captar la primera parte de la envolvente, descrita por una

ecuación hiperbólica, donde ante un aumento en el CO_2 , la g_s se habría mantenido constante. Los coeficientes de la ecuación lineal obtenidos para las cuatro especies en ambas temporadas se resumen en el cuadro 4. La diferencia en la respuesta a la $[\text{CO}_2]$ durante las dos épocas es opuesta entre las oleáceas y las moráceas: mientras que *L. japonicum* y *Fr. udhei* tienen una pendiente más pronunciada en la época seca que en la húmeda, en ambos *Ficus* ocurre lo contrario.

Cuadro 4. Coeficientes de las envolventes de ecuación lineal ($g_s = a+b[\text{CO}_2]$) de la conductancia estomática (g_s) en función de la concentración de CO_2 para las cuatro especies.

	Estación	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i> ²	<i>F</i>
<i>L. japonicum</i>	Húmeda	144.008	-0.215	0.996	1035.416
	Seca	335.482	-0.557	0.948	180.921
<i>Fr. udhei</i>	Húmeda	278.032	-0.502	0.972	447.578
	Seca	1225.114	-2.355	0.970	263.599
<i>Fi. benjamina</i>	Húmeda	177.101	-0.282	0.978	308.015
	Seca	144.008	-0.215	0.996	1035.416
<i>Fi. microcarpa</i>	Húmeda	262.534	-0.471	0.952	139.552
	Seca	168.362	-0.273	0.974	259.634

6.3.5 *Efecto de la concentración de ozono sobre la conductancia estomática.* Igual que como sucede con el *DPV*, la concentración de O_3 provoca una respuesta negativa en la g_s , pero en este caso la envolvente que mejor la describió fue la ecuación $g_s = a+b[\text{O}_3]^c$, excepto en las respuestas de ambas especies del género *Ficus* durante la época seca, las cuales fueron mejor descritas por una lineal ($g_s = a+b[\text{O}_3]$). Los coeficientes obtenidos se presentan en cuadro 5.

Cuadro 5. Coeficientes de las envolventes (ecuación $g_s = a+b[\text{O}_3]^c$) de conductancia estomática (g_s) graficada contra la concentración de O_3 para las cuatro especies. *Para ambas especies de *Ficus* durante época seca, la ecuación lineal ($g_s = a+b[\text{O}_3]$) fue más satisfactoria.

	Estación	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>r</i> ²	<i>F</i>
<i>L. japonicum</i>	Húmeda	21.359	6.286	-1.031	0.958	247.741
	Seca	-4.201	50.899	-0.188	0.904	107.810
<i>Fr. udhei</i>	Húmeda	26.781	5.386	-1.054	0.902	41.268
	Seca	28.963	56.437	0.501	0.894	92.316
<i>Fi. benjamina</i>	Húmeda	19.570	61.490	0.293	0.947	135.101
	Seca*	40.418	-0.889	-	0.965	165.584
<i>Fi. microcarpa</i>	Húmeda	25.820	6.033	-0.838	0.975	230.332
	Seca*	37.728	-0.938	-	0.876	56.241

Como se ve en las figuras 9C (respuesta de g_s de *L. japonicum* en estación húmeda) y 9D (estación seca), la prevalencia de valores altos de O_3 es mayor en la época seca, lo cual es consistente con el comportamiento de esta variable a lo largo del día (ver figura 6). Debido a que el ozono troposférico es un reconocido agente fitotóxico, se observa que su respuesta en ambas épocas tiende a una rápida reducción de g_s ante un incremento leve en la concentración de este gas, si bien la respuesta es mucho más pronunciada en la época húmeda. Esta respuesta quizá esté relacionada con la edad de las hojas, pues al ser más jóvenes en la época húmeda su capacidad de respuesta estomática es mayor, además de que puede ser un mecanismo de protección para el follaje nuevo.

Algo similar podría inferirse en la respuesta de las dos especies de *Ficus* en la estación seca, cuyas respuestas fueron mejor descritas con una ecuación lineal de pendiente negativa. A diferencia de lo observado con las oleáceas, en que a valores bajos de concentración de ozono (≥ 1 ppm) la g_s muestra valores muy elevados ($\sim 100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), en estas dos especies la ordenada al origen fue 40.4 y 37.7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *Fi. benjamina* y *Fi. microcarpa*, respectivamente. Considerando que estas dos especies no están reportadas como vulnerables al ozono como lo está el fresno, esto podría indicar que emplean este mecanismo estomático como protección preventiva para mantener su follaje en buen estado durante más tiempo.

6.4 Regresiones múltiples

Para tener otra aproximación de la respuesta fisiológica ante el conjunto de variables microambientales, se realizaron pruebas de regresión múltiple por pasos sucesivos para la conductancia estomática (g_s) y la asimilación de CO_2 (A). Para esta última se incluyeron primero sólo las variables ambientales y después se añadió g_s , que teóricamente también tiene efecto sobre A . Con el fin de describir la respuesta fisiológica del bosque urbano como unidad y de cada especie individualmente, las regresiones se efectuaron primeramente con todas las especies juntas y después separándolas. Los resultados de estas pruebas se detallan a continuación.

6.4.1 Efecto de las variables microambientales sobre la conductancia estomática. Para la g_s de las cuatro especies en conjunto, la regresión por pasos sucesivos incluyó a todas las variables, es decir, que todas tuvieron un efecto significativo sobre la respuesta estomática. Como se ve en el

cuadro 6, donde se resumen los coeficientes, el *DPV* fue la variable que más fuertemente impactó a la g_s , tal como se esperaba, y el hecho de ser negativo es consistente con los resultados de las curvas envolventes. Dado que el *DPV* es el principal factor microambiental que determina la pérdida de agua por evapotranspiración, es esperable que su incremento provoque la reducción de g_s . Adicionalmente, la regresión coloca a la T_A como la siguiente variable con mayor importancia sobre g_s , aunque con un coeficiente positivo. Esto puede suceder en la primera parte de la curva, pues la envolvente es una ecuación cuadrática, aunque su efecto podría también ser indirecto a través de su influencia sobre el *DPV*. La siguiente variable incluida fue el ozono que, al ser un potencial factor de estrés, tiene un coeficiente negativo, como era esperable según lo visto en las evolventes.

Cuadro 6. Efecto de las variables ambientales sobre la conductancia estomática (g_s) de las cuatro especies en conjunto según el análisis de regresión múltiple por pasos sucesivos ($P < 0.05$, $R^2 = 0.640$, $EE = 12.002$).

Variable independiente	Coefficiente	Error estándar	<i>t</i>	<i>P</i>
Constante	51.265	4.840	10.592	<0.001
<i>DPV</i>	-2.134	0.124	-17.243	<0.001
T_A	1.688	0.204	8.262	<0.001
[O₃]	-0.347	0.054	-6.382	<0.001
[CO₂]	-0.044	0.007	-5.965	<0.001
<i>RFA</i>	0.004	0.001	4.496	<0.001

Por su parte, el CO₂ también presenta un coeficiente negativo, aunque de menor relevancia que el *DPV* y el ozono, pues como se argumentó previamente, sólo es dañino cuando sus concentraciones internas se mantienen muy elevadas por periodos prolongados. Finalmente, el modelo incluyó a la *RFA* con un coeficiente positivo, pero su influencia es la de menor importancia sobre la g_s .

Al realizar regresiones de forma separada para las cuatro especies, las dos primeras variables (*DPV* y T_A) del modelo presentado previamente fueron en todos los casos incluidas como las de mayor importancia en la respuesta de g_s , por lo que su preponderancia sobre todas las especies del estudio se confirma. Sin embargo, no en todos los casos fueron incluidas el resto de las

variables, ni en el mismo orden. En el cuadro 7 se resumen los modelos obtenidos para las cuatro especies separadamente.

Cuadro 7. Efecto de las variables ambientales sobre la conductancia estomática (g_s) de las cuatro especies según el análisis de regresión múltiple por pasos sucesivos ($P < 0.05$).

Especie	Variable independiente	Coefficiente	Error estándar	t	P
<i>L. japonicum</i> $R^2 = 0.528$ $EE = 12.269$	Constante	61.512	9.953	6.180	<0.001
	DPV	-2.420	0.250	-9.671	<0.001
	T_A	1.565	0.424	3.693	<0.001
	[O ₃]	-0.501	0.120	-4.179	<0.001
<i>Fr. udhei</i> $R^2 = 0.354$ $EE = 13.649$	[CO ₂]	-0.038	0.015	-2.594	0.010
	Constante	26.064	3.573	7.294	<0.001
	DPV	-2.471	0.193	-12.790	<0.001
	T_A	2.552	0.301	8.466	<0.001
<i>Fi. benjamina</i> $R^2 = 0.406$ $EE = 10.063$	[O ₃]	-0.594	0.127	-4.684	<0.001
	Constante	17.121	2.407	7.113	<0.001
	DPV	-2.597	0.137	-19.409	<0.001
<i>Fi. microcarpa</i> $R^2 = 0.467$ $EE = 9.705$	T_A	2.708	0.220	12.296	<0.001
	Constante	56.002	8.662	6.465	<0.001
	DPV	-2.002	0.225	-8.906	<0.001
	[CO ₂]	-0.069	0.014	-5.047	<0.001
	[O ₃]	-0.281	0.085	-3.289	0.001
	RFA	0.004	0.001	3.094	0.002

Los modelos tanto de *L. japonicum* como de *Fr. udhei* incluyeron como tercera variable al ozono con un coeficiente negativo, igual que como sucedió en el modelo general. Esto es coherente en particular para la segunda de estas especies, puesto que para el género *Fraxinus* se ha reportado alta sensibilidad al contaminante en cuestión. *Fi. microcarpa*, por su parte, también incluyó a esta variable, pero sólo por debajo del efecto de la [CO₂], en ambos casos con coeficientes negativos, congruentemente con lo hallado en las curvas envolventes y el modelo de regresión general. El caso más extremo fue el modelo de *Fi. benjamina* que no incluyó ninguna otra variable, lo cual indica que la respuesta estomática de esta especie es muy poco sensible a otros

estímulos además del DPV y T_A , posible evidencia de mayor resiliencia ante un ambiente dinámico.

6.4.2 *Efecto de las variables microambientales sobre la asimilación de carbono.* En el cuadro 8 se muestran los coeficientes de las variables incluidas por la regresión de todas las especies para la asimilación de CO_2 , habiendo omitido en el modelo a g_S (que se incluye más adelante). Como era esperable, la variable microambiental que más fuertemente influyó sobre la asimilación es la RFA , cuyo coeficiente es positivo, o sea que la activación de la maquinaria fotosintética para la fijación de carbono depende de la disponibilidad de luz, la cual estuvo lejos de ser un factor limitante en este estudio.

Cuadro 8. Efecto de las variables ambientales sobre la asimilación de carbono (A) de las cuatro especies en conjunto según el análisis de regresión múltiple por pasos sucesivos ($P < 0.05$, $R^2 = 0.377$, $EE = 2.2101$).

Variable independiente	Coefficiente	Error estándar	t	P
Constante	1.872	0.268	6.989	<0.001
RFA	0.003	0.000	18.507	<0.001
DPV	0.158	0.015	10.410	<0.001
T_A	-0.162	0.024	-6.714	<0.001
$[O_3]$	-0.055	0.010	-0.102	<0.001

La siguiente variable incluida en el modelo fue el DPV . Aunque intuitivamente no tiene un efecto directo sobre la A , es posible que la influya indirectamente a través de la conductancia, aunque esta última no haya sido considerada. La siguiente variable fue la temperatura con un coeficiente negativo, que es posible cuando se está en la segunda parte de la curva de la ecuación cuadrática, es decir, la región superior al intervalo óptimo donde un incremento en la T_A reduce la eficiencia de la fijación de carbono. Al final entró al modelo el ozono, también con un coeficiente negativo, que quizá responde a un mecanismo de protección contra este contaminante. En cuanto al hecho de que el CO_2 haya sido descartado del modelo, se constata que las concentraciones altas excluyeron a este gas como posible un factor limitante.

Al hacer la misma regresión para las especies de forma separada, en todos los casos la RFA fue la variable ambiental más relevante, siempre con un coeficiente positivo, en concordancia con el modelo general y lo esperado. La inclusión y el orden de las demás variables son bastante irregulares, mostrando claras diferencias entre especies. Los modelos se resumen en cuadro 9.

Cuadro 9. Efecto de las variables ambientales sobre la asimilación de carbono (A) de las cuatro especies según el análisis de regresión múltiple por pasos sucesivos ($P < 0.05$).

Especie	Variable independiente	Coefficiente	Error estándar	t	P
<i>L. japonicum</i> $R^2 = 0.169$ $EE = 2.322$	Constante	2.929	0.553	5.499	<0.001
	RFA	0.002	0.000	8.564	<0.001
	DPV	0.225	0.029	7.656	<0.001
	T_A	-0.243	0.048	-5.050	<0.001
	[O₃]	-0.073	0.022	-3.247	0.001
<i>Fr. udhei</i> $R^2 = 0.231$ $EE = 2.362$	Constante	-4.513	0.917	-4.923	<0.001
	RFA	0.004	0.000	12.856	<0.001
	[CO₂]	0.011	0.002	5.175	<0.001
	DPV	0.079	0.017	4.604	<0.001
	[O₃]	-0.049	0.022	-2.231	0.026
<i>Fi. benjamina</i> $R^2 = 0.127$ $EE = 1.785$	Constante	7.242	1.360	5.327	<0.001
	RFA	0.002	0.000	5.594	<0.001
	DPV	0.243	0.037	6.623	<0.001
	[CO₂]	-0.010	0.002	-5.215	<0.001
	T_A	-0.307	0.060	-5.106	<0.001
<i>Fi. microcarpa</i> $R^2 = 0.061$ $EE = 2.085$	[O₃]	0.042	0.016	-2.575	0.010
	Constante	1.459	0.079	18.576	<0.001
	RFA	0.002	0.000	7.287	<0.001

Los modelos de *L. japonicum* y *Fi. benjamina* incluyeron al *DPV* como la segunda variable de importancia sobre la *A*, en tanto que el de *Fr. udhei* lo incluyó en tercera posición. Como se discutió previamente, esto podría ser un efecto indirecto a través de la inducción del cierre estomático que limite la entrada de CO₂, aunque de ser así, lo esperable sería un coeficiente negativo, contrariamente a lo obtenido. Sin embargo, dado que la medición registra la diferencia en la concentración de CO₂ del aire que entra a la hoja y el que sale, es posible que un aumento en *DPV* provoque una reducción en g_s , la cual a su vez limita el CO₂ proveniente de la respiración de la hoja que difunde hacia fuera, lo cual simularía una optimización de la fijación de carbono y se requerirían mediciones de respiración para distinguir entre ambas posibilidades.

En las especies donde fueron incluidas la T_A y $[O_3]$, éstas aparecen con un coeficiente negativo, tal como en el modelo general. La primera de dichas variables puede reflejar un efecto negativo sobre la asimilación al superar la temperatura óptima a la que trabaja la maquinaria fotosintética de estas especies. La segunda puede en el mejor escenario deberse a un efecto indirecto de la conductancia que responde negativamente a la presencia de este gas o, en el peor, podría estar evidenciando la reducción en A derivada de un daño sufrido en los tejidos fotosintéticos.

6.4.3 Efecto de las variables microambientales y la conductancia estomática sobre la asimilación de carbono. Considerando que las células oclusivas controlan el intercambio gaseoso de la hoja, se hicieron regresiones para la A , incluyendo la g_s como variable independiente junto con las variables microambientales. Los coeficientes obtenidos para las cuatro especies en conjunto se muestran en el cuadro 10.

Cuadro 10. Efecto de las variables ambientales y la conductancia estomática (g_s) sobre la asimilación de carbono (A) de las cuatro especies en conjunto según el análisis de regresión múltiple por pasos sucesivos ($P < 0.05$, $R^2 = 0.393$, $EE = 2.185$).

Variable independiente	Coefficiente	Error estándar	t	P
Constante	3.497	0.898	3.893	<0.001
<i>RFA</i>	0.003	0.000	18.567	<0.001
<i>DPV</i>	0.231	0.024	9.782	<0.001
T_A	-0.284	0.038	-7.029	<0.001
$[O_3]$	-0.053	0.010	-5.322	<0.001
g_s	0.011	0.003	3.451	0.001
$[CO_2]$	-0.003	0.001	-2.103	0.036

Como puede observarse, todas las variables fueron incluidas por la regresión, siendo nuevamente la *RFA* la de mayor preponderancia, con un coeficiente positivo. Nuevamente se respalda la hipótesis de que la asimilación de carbono depende primordialmente del flujo fotónico que activa la maquinaria molecular.

En seguida se incluye el *DPV*, nuevamente con coeficiente positivo, tal como se observó en los modelos que no consideran la variable g_s de algunas especies. Si bien esto resulta difícil de explicar, lo mismo sucede más adelante con la g_s , que también aparece con coeficiente positivo. Por una parte, en las condiciones de este estudio la conductancia no parece tener un efecto de

importancia sobre la asimilación, lo cual es también consistente con lo encontrado en el patrón de comportamiento general de las variables fisiológicas a lo largo del día, donde la forma de las líneas de g_s difiere de las de A (ver figura 7). Por otra parte, como se mencionó antes, esto podría ser un artefacto del método de medición que detecta la reducción de la $[CO_2]$, pero no distingue la reducción del flujo de CO_2 proveniente de la respiración hacia fuera de la hoja. La concentración de CO_2 , por cierto, aparece al final del modelo con un pequeño coeficiente negativo, corroborando la hipótesis recién planteada.

Al construir regresiones separadas por especie (cuadro 11), se encontró que en todos los casos la primera variable introducida es RFA , en lo cual estos modelos no difieren mucho de lo encontrado en el modelo previo en que se omitió la g_s . Una vez más aparece el DPV con un coeficiente positivo en segunda posición para tres de las especies, excepto *Fr. udhei* que lo colocó en la tercera. Es notable, sin embargo, que sólo el modelo de una especie (*L. japonicum*) incluyó a g_s y con una relevancia menor que la del DPV . Ello podría contradecir la hipótesis de que este último incide sobre la asimilación a través de la primera y se requieren más datos para poder explicar de qué forma el DPV influye sobre la asimilación.

Por otra parte, la concentración de CO_2 fue incluida en los modelos de *Fr. udhei* y *Fi. benjamina*, pero con coeficiente positivo en el primer caso y negativo en el segundo. Dado que es posible que el aumento en CO_2 induzca el cierre estomático, el coeficiente negativo es esperable. El positivo, no obstante, puede nuevamente atribuirse al artefacto en el método de medición, o bien, mostrar efectivamente que la eficiencia fotosintética de esta especie aumenta con concentraciones elevadas de carbono asimilable.

El resto de las variables muestran efectos más esperables, cuando se presentan. Esto es, la T_A aparece con coeficiente negativo, como se había visto en el modelo general con y sin inclusión de g_s , en tanto que el ozono parece afectar negativamente a la asimilación en la mayoría de las especies de estudio.

Cuadro 11. Efecto de las variables ambientales y la conductancia estomática (g_s) sobre la asimilación de carbono (A) de las cuatro especies según el análisis de regresión múltiple por pasos sucesivos ($P < 0.05$).

Especie	Variable independiente	Coefficiente	Error estándar	t	P
<i>L. japonicum</i> $R^2 = 0.181$ $EE = 2.318$	Constante	2.118	0.592	3.579	<0.001
	RFA	0.002	0.000	8.510	<0.001
	DPV	0.292	0.036	8.134	<0.001
	T_A	-0.299	0.051	-5.831	<0.001
	g_s	0.022	0.007	3.167	0.002
<i>Fr. udhei</i> $R^2 = 0.231$ $EE = 2.369$	Constante	-4.537	0.924	-4.913	<0.001
	RFA	0.004	0.000	12.796	<0.001
	[CO₂]	0.011	0.002	5.176	<0.001
	DPV	0.079	0.017	4.588	<0.001
	[O₃]	-0.049	0.022	-2.239	0.025
<i>Fi. benjamina</i> $R^2 = 0.147$ $EE = 1.704$	Constante	8.197	1.303	6.291	<0.001
	RFA	0.002	0.000	6.720	<0.001
	DPV	0.255	0.035	7.274	<0.001
	[CO₂]	-0.011	0.002	-6.022	<0.001
	T_A	-0.342	0.058	-5.932	<0.001
<i>Fi. microcarpa</i> $R^2 = 0.069$ $EE = 2.062$	Constante	0.960	0.245	3.923	<0.001
	RFA	0.002	0.000	7.203	<0.001
	DPV	0.025	0.012	2.033	0.042
	T_A	-0.342	0.058	-5.932	<0.001
	[O₃]	-0.043	0.016	-2.735	<0.001

Cabe mencionar también que en todos los modelos apareció una constante significativa, que indica la presencia de más variables de importancia sobre el comportamiento fisiológico de estas especies. De acuerdo con el modelo general de las curvas envolventes (ver método), otra variable de interés es el potencial hídrico (Ψ), que no fue medido en este estudio. Probablemente de haber sido incluido, habría reducido las constantes en las regresiones y habría sido incluido en los modelos de regresión con coeficiente negativo, de forma similar al *DPV*. Igualmente en futuros estudios se podrían integrar otras fuentes de estrés, como lo son otros contaminantes atmosféricos y las condiciones físicas y bioquímicas del suelo.

CONCLUSIONES

Se concluye que, si bien las cinco variables ambientales medidas (T_A , DPV , RFA , $[CO_2]$ y $[O_3]$) muestran patrones distintos durante las épocas húmeda y seca, y tienen efectos de diferente magnitud sobre la conductancia estomática (g_s) y la asimilación de carbono (A) de las cuatro especies seleccionadas, es posible definir patrones claros y consistentes para todas ellas durante las dos temporadas de medición.

Para todas las especies se encontró que el DPV es la variable ambiental que mayor influencia tiene sobre la conductancia estomática. Aunque fue seguida por la T_A , se concluye que no es el efecto directo de esta última el que regula la función de los estomas. Asimismo fue posible en casi todos los casos ajustar envolventes satisfactorias que describen la respuesta óptima estimada de la g_s . La RFA es la variable de mayor relevancia para explicar la asimilación de carbono, en tanto que la participación de las demás condiciones ambientales es muy heterogénea, dependiendo de la especie. Dado que la A mostró mayor irregularidad durante la época seca, cuando la RFA es más constante, se formula la hipótesis de que reduciendo a través de riego el riesgo de desecación, podría mantenerse mayor fijación para fines de captura de carbono.

Contrariamente a lo previsto, la ubicación dentro de la ciudad pareció jugar un papel menor en el comportamiento de la mayoría de las variables microambientales, salvo para la $[CO_2]$ y la RFA , aunque en el caso de esta última, el cambio es más atribuible a la estructura de los parques que a su localización dentro de la ciudad. Por lo mismo, tampoco fue factible determinar si el desempeño de los árboles varía sustancialmente estando ubicados cerca o lejos del centro de la isla de calor, si bien hubo evidencia de que las dos especies de *Ficus* son las más resistentes de entre las especies de estudio ante la combinación de factores de estrés.

El comportamiento del ozono, que fue el único contaminante considerado, mostró diferencias bastante notables entre las dos estaciones del año, siendo considerablemente más alto durante la estación seca. Se comprobó además, que tiene un claro efecto negativo sobre la respuesta estomática de los árboles, aunque esto no deriva en una reducción importante en sus tasas de fijación de carbono. Por lo tanto, no se considera indispensable que se tome en cuenta este contaminante para la selección de especies en futuros programas de reforestación urbana.

LITERATURA CITADA

- Ainsworth EA y Rogers A. 2007. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell and Environment* 30: 258–270.
- Akbari H. 2001. Energy saving potentials and air quality benefits of urban heat island mitigation. *Solar Energy* 70(3): 295-310.
- Elton EE. 2008. Elevated ozone levels may lead to strengthened invasive species in urban forests. *Urban Habitats* 5:1.
- Ballinas M. 2011. *Mitigación de la isla de calor urbana a partir de la vegetación arbórea*. Tesis de Maestro en Ciencias. Centro de Ciencias de la Atmósfera e Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Barradas VL. 1987. Evidencia del efecto de "Isla Térmica" en Jalapa, Veracruz, México. *Geofísica* 26: 125-135 (IPGH, OEA).
- Barradas VL. 1991. Air temperature and humidity and human comfort index of some city parks of Mexico City. *Int. Journal of Biometeorology* 35: 24-28.
- Barradas VL. 2000. Energy balance and transpiration in an urban tree hedgerow in Mexico City. *Urban Ecosystems* 4: 55-67.
- Barradas VL, Ramos-Vázquez A y Orozco-Segovia A. 2004. Stomatal conductance in a tropical xerophilous shrubland at a lava substratum. *Int. Journal of Biometeorology* 48: 119-127.
- Battaglia M, Beadle C y Loughhead S. 1996. Photosynthetic temperature responses of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens*. *Tree Physiology* 16: 81-89.
- Benito B, Haro R, Amtmann A, Cuin TA y Dreyer I. 2014. The twins K⁺ and Na⁺ in plants. *J. Plant Physiol.* 171, 723-731.
- Benavides H. 1992. Current situation if the urban forest in Mexico City. *Journal of Arboriculture* 18(1): 33-36.

- Bennett JP, Rassat P, Berrang P. y Karnoski DF. 1992. Relationships between leaf anatomy and ozone sensitivity on *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. and *Prunus serotina* Ehrh. *Environmental and Experimental Botany* 32(1): 33-41.
- Bohnert HJ y Sheveleva E. 1998. Plant stress adaptations – making metabolism move. *Current Opinion in Plant Biology* 1: 267-274.
- Bray EA, 1997. Plant responses to water deficit. *Trends in Plant Science* 2(2): 48-54.
- Brendley BW y Pell EJ. 1998. Ozone-induced changes in biosynthesis of Rubisco and associated compensation to stress in foliage. *Tree Physiology* 18: 81-90.
- Carreras HA, Cañas MS y Pignata ML. 1996. Differences in responses to urban air pollutants by *Ligustrum lucidum* Ait. and *Ligustrum lucidum* Ait. f. *tricolor* (Rehd.) Rehd. *Environmental Pollution* 93(2): 211-218.
- Castillo-Argüero S, Martínez-Orea Y y Barajas-Guzmán G. 2014. Establecimiento de tres especies arbóreas en la cuenca del Río Magdalena, México. *Botanical Sciences* 92(2): 309-317
- Chacalo A, Aldama A y Grabinski J. 1994. Street tree inventory in Mexico City. *Journal of Arboriculture* 20(4): 222-226.
- Correa EN, Flores L y Lesino G. 2003 Isla de calor urbana: efecto de los pavimentos. Informe de avance. *Avances en Energías Renovables y Medio Ambiente Vol.7, No.2.*
- Dilley J y Wolf KL. 2013. Homeowner interactions with residential trees in urban areas. *Arboriculture & Urban Forestry* 39(6): 267-277.
- Dobrikova AG, Krasteva V y Apostolova EL. 2013. Damage and protection of the photosynthetic apparatus from UV-B radiation. I. Effect of ascorbate. *J. Plant Physiol.* 170: 251-257.
- Domene-Gómez E. 2006. La ecología política urbana: una disciplina emergente para el análisis del cambio socioambiental en entornos ciudadanos. *Doc. Anàl. Geogr.* 48: 167-178.
- Döring AS, Pellegrini E, Della-Batola M, Nali C, Lorenzini G y Petersen M. 2014. How do background ozone concentrations affect the biosynthesis of rosmarinic acid in *Melissa officinalis*? *J. Plant Physiol.* 171: 35-41.

- Drake BG y González-Maler MA. 1997. More efficient plants: a consequence of rising atmospheric CO₂? *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 48: 609-639.
- Elmendorf W. 2008. The importance of trees and nature in community: a review of the relative literature. *Arboriculture & Urban Forestry* 34(3): 152-156.
- EPA, Environmental Protection Agency. 1996. Overview of ozone effects on vegetation. En: <www.nature.nps.gov/air/aqbasics/docs/epaozoneresponse.pdf>. Consultado el 16 de mayo de 2012.
- EPA, Environmental Protection Agency. 2012. *Heat Island Effect*. <www.epa.gov/hiri/> Consultado el 14 de mayo de 2012.
- Escobedo F y Chacalo A. 2008. Estimación preliminar de la descontaminación atmosférica por el arbolado urbano de la Ciudad de México. *Revista de ciencia y tecnología de América* Vol. 33(1): 29-33.
- Ewers BE. 2013. Understanding stomatal conductance responses to long-term environmental changes: a Bayesian framework that combines patterns and processes. *Tree Physiology* 33: 119-122.
- Field CB, Jackson RB y Mooney HA. 1995. Stomatal responses to increased CO₂: implications from the plant to the global scale. *Plant, Cell and Environment* 18: 1214-1225.
- Fortunato AE, Annunziata R, Jaubert M, Bouly JP y Falciatore A. 2014. Dealing with light: The widespread and multitasking cryptochrome/photolyase family in photosynthetic organisms. *J. Plant Physiol.* (2014).
- Hacke UG. 2014. Variable plant hydraulic conductance. *Tree Physiology* 34: 105-108.
- Hamerlynck E. y Knapp AK. 1996. *Photosynthetic and stomatal responses to high temperature and light in two oaks at the western limit of their range*. *Tree Physiology* 16: 557-565.
- INEGI, Instituto Nacional de Estadística y Geografía. 2010. *México en Cifras*. <<http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/default.aspx?src=487&e=9>>. Consultado en agosto, 2014

- INEGI, Instituto Nacional de Estadística y Geografía. 2010. Zona Metropolitana del Valle de México. <<http://www2.inec.gob.mx/publicaciones/libros/652/vallemexico.pdf>>. Consultado en agosto, 2014.
- Jutras P, Prasher SO y Mehuys GR. 2010. *Appraisal of key abiotic parameters affecting street tree growth*. *Arboriculture & Urban Forestry* 36(1): 1-10.
- Lambers H. 1985. Respiration in intact plants and tissues. Its regulation and dependence on environmental factors, metabolism and invaded organisms. En *Higher Plant Cell Respiration. Encyclopedia of Plant Physiology, new series. Vol. 18*, 418-473.
- Lawson T y Blatt MR. 2014. Stomatal size, speed, and responsiveness impact on photosynthesis and water use efficiency. *Plant Physiol.* 164, 1556-1570.
- Lee JS y Byung-Woo K. 1997. Stomatal response by ozone. *Korean J. Ecol.* 20(2): 83-94.
- Leibowitz, R. 2012. Urban tree growth and longevity: an international meeting and research symposium white paper. *Arboriculture & Urban Forestry* 38(5): 237-241.
- Ligot G, Balandier P, Courbaud B y Claessens H. 2014. Forest radiative transfer models: which approach for which application? *Can. J. For. Res.* 44: 391-403.
- Lin YS, Medlyn BE, DeKauwe MG y Ellsworth, DS. 2013. Biochemical photosynthetic responses to temperature: how do interspecific differences compare with seasonal shifts? *Tree Physiology* 33: 793-806.
- Logothetis K, Dakanali S, Ioannidis N y Kotzabasis K. 2004. The impact of high CO₂ concentrations on the structure and function of the photosynthetic apparatus and the role of polyamines. *J. Plant Physiol.* 161: 715-724.
- Maier-Maercker U. 1998. Predisposition of trees to drought stress by ozone. *Tree Physiology* 19: 71-78.
- McLean DD, Jensen RR y Hurd AR. 2007. Seeing the urban forest through the trees: building depth through qualitative research. *Arboriculture & Urban Forestry* 33(5): 304-308.
- McPherson EG y Peper PG. 2012. Urban tree growth modeling. *Arboriculture & Urban Forestry* 38(5): 172-180.

- Miller RW, Hauer RJ y Werner LP. 2015. *Urban Forestry*. 3a edición. Waveland Press, Inc. Long Grove, Illinois, EE.UU.
- Mitchell PJ, Battaglia M y Pinkard EA. 2013. Counting the costs of multiple stressors: is the whole greater than the sum of the parts? *Tree Physiology* 33: 447-450.
- Morandi B, Losciale P, Manfrini L, Zibordi M, Anconelli S, Galli F, Pierpaolli E y Grappadelli LC. 2014. Increasing water stress negatively affects pear fruit growth by reducing first its xylem and then its phloem inflow. *J. Plant Physiol.* 171: 1500-1509.
- Morison JIL y Gifford RM. 1983. Stomatal sensitivity to carbon dioxide. *Plant Physiol.* 71: 789-796.
- Morison JIL. 1998. Stomatal response to increased CO₂ concentration. *J. of Experimental Botany* 49: 443-452.
- Myers SS, Wessells KR, Kloug I, Zanobetti A y Schwartz J. 2015. Effect of increased concentrations of carbon dioxide on the global threat of zinc deficiency: a modeling study. *The Lancet Global Health*.
- Niimets Ü. 2014. Improving modeling of the ‘dark part’ of canopy carbon gain. *Tree Physiology* 34: 557-563.
- Nogués S, Aljazairi S, Arias C, Sánchez E y Aranjuelo I. 2014. Two distinct plant respiratory physiotypes might exist which correspond to fast-growing and slow-growing species. *J. Plant Physiol.* 171: 1157-1163.
- Novak K, Cherubini P, Saurer M, Fuhrer J, Skelly J, Kräuchi N y Schaub M. 2007. Ozone air pollution effects on tree-ring growth, $\delta^{13}\text{C}$, visible foliar injury and leaf gas exchange in three ozone-sensitive woody plant species. *Tree Physiology* 27: 941-949.
- Nowak DJ, Hoehn R y Crane DE. 2007. Oxygen production by urban trees in the United States. *Arboriculture & Urban Forestry* 33(3): 220-226.
- Osakabe Y, Yamaguchi-Shinozaki K y Tran LS. 2013. Sensing the environment: key roles of membrane-localized kinases in plant perception and response to abiotic stress. *Journal of Experimental Botany* 64(2): 445-458.

- Paoletti E y Grulke NE. 2005. Does living in elevated CO₂ ameliorate tree response to ozone? A review on stomatal responses. *Environmental Pollution* 137: 483-493.
- Pellegrini E, Bertuzzi S, Candotto-Carniel F, Lorenzini G, Nali C y Tretiach M. 2014. Ozone tolerance in lichens: a possible explanation from biochemical to physiological level using *Flavoparmella caperata* as test organism. *J. Plant Physiol.* 171: 1514-1523.
- Ramos-Vázquez A y Barradas VL. 1998. El efecto del microambiente en la conductividad estomática de *Buddleia cordata* H.B.K., en la Reserva del Pedregal de San Ángel. *Bol. Soc. Bot. México* 62: 63-67.
- Reiner S, Wiltshire JJJ, Wright CJ y Colls JJ. 1996. The impact of ozone and drought on the water relations of ash trees (*Fraxinus excelsior* L.). *J. Plant Physiol.* 148: 166-171.
- Ryan MG y Asao S. 2014. Phloem transport in trees. *Tree Physiology* 34: 1-4.
- Sinha R K. 2004. *Modern Plant Physiology*. Alpha Science International Ltd. Pangbourne, England.
- Shulaev V, Cortes D, Miller G y Mittler R. 2008. Metabolomics for plant stress response. *Physiologia Plantarum* 132: 199-208.
- SMA, Secretaría del Medio Ambiente del Distrito Federal. 2012. *Áreas verdes urbanas*. <www.sma.df.gob.mx/avu/index.php?option=com_content&view=frontpage&Itemid=1>. Consultado el 2 de mayo de 2012.
- SMA, Secretaría del Medio Ambiente del Distrito Federal. 2006. *Islas de calor*. <www.sma.df.gob.mx/imecaweb/boletin/bol0506/pdf/05.pdf>. Consultado el 18 de mayo de 2012.
- Smith WK y Berry ZC. 2013. Sunflecks? *Tree Physiology* 33: 233-237.
- Smirnoff N. 1998. Plant resistance to environmental stress. *Current Opinion in Plant Biology* 9: 214-219.
- Soran MS, Stan M, Niinemets Ü y Copolovici L. 2014. Influence of microwave frequency electromagnetic radiation on terpene emission and content in aromatic plants. *J. Plant Physiol.* 171: 1436-1443.

- Suzuki N, Koussevitzki S, Mittler R y Miller G. 2012. ROS and redox signaling in the response of plants to abiotic stress. *Plant, Cell and Environment* 35: 259-270.
- Tang Y y Liang N. 2000. Characterization of the photosynthetic induction response in a *Populus* species with stomata barely responding to light changes. *Tree Physiology* 20: 969-976.
- Taiz L y Zeiger E. 2006. *Plant Physiology*. Cuarta edición. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Torres-López EJ y Tente-Jimarez MA. 2014. *Megaciudades*. Planeta Tierra e Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Wang W, Vinocur B, Shoseyov O y Altman A. 2004. Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response. *Trends in Plant Science* 9(5): 244-252.
- Way DA. 2013. Will rising CO₂ and temperatures exacerbate the vulnerability of trees to drought? *Tree Physiology* 33: 775-778.
- Wieser G y Havranek WM. 1993. Ozone uptake in the sun and shade crown of spruce: quantifying the physiological effects of ozone exposure. *Trees* 7: 227-232.
- Zhang L, Melø TB, Li H, Razi-Naqvi K y Yang C. 2014. The inter-monomer interface of the major light-harvesting chlorophyll a/b complexes of photosystem II (LHCII) influences the chlorophyll triplet distribution. *J. Plant Physiol.* 171: 42-48.

ANEXOS

Anexo 1. Temperatura del aire

Cuadro A1.1. Pruebas de efectos inter-sujetos del análisis de varianza de la temperatura del aire (T_A), con nivel de significancia de 0.05%.

Origen	Suma de cuadrados tipo	g.l.	Media cuadrática	F	P
III					
Modelo corregido	35421.494a	39	908.243	241.565	<0.001
Intersección	1085059.728	1	1085059.728	288592.692	<0.001
Estación	1602.646	1	1602.646	426.255	<0.001
Parque	702.412	3	234.137	62.273	<0.001
Hora	24448.746	4	6112.186	1625.655	<0.001
Estación × Parque	1320.437	3	440.146	117.065	<0.001
Estación × Hora	673.339	4	168.335	44.772	<0.001
Parque × Hora	713.602	12	59.467	15.816	<0.001
Estación × Parque × Hora	627.951	12	52.329	13.918	<0.001
Error	11584.039	3081	3.760		
Total	1370195.323	3121			
Total corregida	47005.533	3120			

a. $R^2 = 0.754$

Cuadro A1.2. Pruebas post hoc del análisis de varianza de la temperatura del aire (T_A) por parque, con nivel de significancia de 0.05%, DHS de Tukey, *Error/media cuadrática = 3.760

(I)Parque	(J)Parque	Diferencia de medias (I-J)	Error típ.	P	Intervalo de confianza al 95%	
					Límite inferior	Límite superior
SFX	SLT	0.297*	0.114	0.046	0.004	0.591
	PT	-0.786*	0.107	0.000	-1.060	-0.511
	AS	0.595*	0.103	0.000	0.331	0.859
SLT	SFX	-0.297*	0.114	0.046	-0.591	-0.004
	PT	-1.083*	0.101	0.000	-1.344	-0.823
	AS	0.298*	0.097	0.012	0.048	0.547
PT	SFX	0.786*	0.107	0.000	0.511	1.060
	SLT	1.083*	0.101	0.000	0.823	1.344
	AS	1.381*	0.088	0.000	1.154	1.607
AS	SFX	-0.595*	0.103	0.000	-0.859	-0.331
	SLT	-0.298*	0.097	0.012	-0.547	-0.048
	PT	-1.381*	0.088	0.000	-1.607	-1.154

Anexo 2. Déficit de presión de vapor

Cuadro A2.1. Pruebas de efectos inter-sujetos del análisis de varianza del déficit de presión de vapor (DPV), con nivel de significancia de 0.05%.

Origen	Suma de cuadrados tipo III	g.l.	Media cuadrática	F	P
Modelo corregido	104211.667 ^a	39	2672.094	320.056	<0.001
Intersección	998668.433	1	998668.433	119617.700	<0.001
Estación	28720.094	1	28720.094	3440.012	<0.001
Parque	1629.532	3	543.177	65.060	<0.001
Hora	40681.715	4	10170.429	1218.185	<0.001
Estación × Parque	4217.761	3	1405.920	168.397	<0.001
Estación × Hora	859.110	4	214.778	25.725	<0.001
Parque × Hora	2083.279	12	173.607	20.794	<0.001
Estación × Parque × Hora	941.214	12	78.435	9.395	<0.001
Error	25647.621	3072	8.349		
Total	1322421.317	3112			
Total corregida	129859.288	3111			

a. $R^2 = 0.802$

Cuadro A2.2. Pruebas post hoc del análisis de varianza del déficit de presión de vapor (DPV) por parque, con nivel de significancia de 0.05%, DHS de Tukey, *Error/media cuadrática = 8.349

(I)Parque	(J)Parque	Diferencia de medias (I-J)	Error típ.	P	Intervalo de confianza al 95%	
					Límite inferior	Límite superior
SFX	SLT	0.674*	0.170	0.000	0.237	1.112
	PT	-0.645*	0.159	0.000	-1.054	-0.236
	AS	2.976*	0.153	0.000	2.582	3.370
SLT	SFX	-0.674*	0.170	0.000	-1.112	-0.237
	PT	-1.319*	0.151	0.000	-1.708	-0.931
	AS	2.302*	0.145	0.000	1.929	2.674
PT	SFX	0.645*	0.159	0.000	0.236	1.054
	SLT	1.319*	0.151	0.000	0.931	1.708
	AS	3.621*	0.132	0.000	3.283	3.959
AS	SFX	-2.976*	0.153	0.000	-3.370	-2.582
	SLT	-2.302*	0.145	0.000	-2.674	-1.929
	PT	-3.620*	0.132	0.000	-3.959	-3.283

Anexo 3. Radiación fotosintéticamente activa

Cuadro A3.1. Pruebas de efectos inter-sujetos del análisis de varianza de la radiación fotosintéticamente activa (RFA), con nivel de significancia de 0.05%.

Origen	Suma de cuadrados tipo III	g.l.	Media cuadrática	F	P
Modelo corregido	13979808.728 ^a	39	358456.634	5.056	<0.001
Intersección	39704081.813	1	39704081.813	559.994	<0.001
Estación	326906.348	1	326906.348	4.611	0.032
Parque	4923620.044	3	1641206.681	23.148	<0.001
Hora	2718893.114	4	679723.278	9.587	<0.001
Estación × Parque	131676.703	3	43892.234	0.619	0.603
Estación × Hora	656150.304	4	164037.576	2.314	0.055
Parque × Hora	1876853.851	12	156404.488	2.206	0.009
Estación × Parque × Hora	1113466.656	12	92788.888	1.309	0.206
Error	218445666.254	3081	70900.898		
Total	290962979.000	3121			
Total corregida	232425474.982	3120			

a. $R^2 = 0.060$

Cuadro A3.2. Pruebas post hoc del análisis de varianza de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) por parque, con nivel de significancia de 0.05%, DHS de Tukey, *Error/media cuadrática = 70900.898

(I)Parque	(J)Parque	Diferencia de medias (I-J)	Error típ.	P	Intervalo de confianza al 95%	
					Límite inferior	Límite superior
SFX	SLT	8.84	15.694	0.943	-31.50	49.18
	PT	-94.49*	14.663	0.000	-132.18	-56.80
	AS	-71.19*	14.105	0.000	-107.45	-34.94
SLT	SFX	-8.84	15.694	0.943	-49.18	31.50
	PT	-103.33*	13.920	0.000	-139.10	-67.55
	AS	-80.03*	13.331	0.000	-114.30	-45.76
PT	SFX	94.49*	14.663	0.000	56.80	132.18
	SLT	103.33*	13.920	0.000	67.55	139.10
	AS	23.29	12.099	0.218	-7.80	54.39
AS	SFX	71.19*	14.105	0.000	34.94	107.45
	SLT	80.03*	13.331	0.000	45.76	114.30
	PT	-23.29	12.099	0.218	-54.39	7.80

Anexo 4. Concentración de CO₂

Cuadro A4.1. Pruebas de efectos inter-sujetos del análisis de varianza de la concentración de CO₂, con nivel de significancia de 0.05%.

Origen	Suma de cuadrados tipo III	g.l.	Media cuadrática	F	P
Modelo corregido	4705783.666 ^a	39	120661.120	169.561	<0.001
Intersección	495256942.856	1	495256942.856	695969.540	<0.001
Estación	1702631.382	1	1702631.382	2392.656	<0.001
Parque	923822.099	3	307940.700	432.740	<0.001
Hora	1069499.665	4	267374.916	375.734	<0.001
Estación × Parque	230329.937	3	76776.646	107.892	<0.001
Estación × Hora	35709.438	4	8927.360	12.545	<0.001
Parque × Hora	68770.394	12	5730.866	8.053	<0.001
Estación × Parque × Hora	77035.507	12	6419.626	9.021	<0.001
Error	2191750.207	3080	711.607		
Total	590469092.700	3120			
Total corregida	6897533.873	3119			

a. R² = 0.682

Cuadro A 4.2. Pruebas post hoc del análisis de varianza de la concentración de CO₂ por parque, con nivel de significancia de 0.05%, DHS de Tukey, *Error/media cuadrática = 711.607

(I)Parque	(J)Parque	Diferencia de medias (I-J)	Error típ.	P	Intervalo de confianza al 95%	
					Límite inferior	Límite superior
SFX	SLT	3.030	1.572	0.217	-1.012	7.071
	PT	23.280*	1.469	<0.001	19.504	27.056
	AS	44.767*	1.413	<0.001	41.134	48.400
SLT	SFX	-3.030	1.572	0.217	-7.071	1.012
	PT	20.250*	1.394	<0.001	16.666	23.835
	AS	41.738*	1.336	<0.001	38.304	45.171
PT	SFX	-23.280*	1.469	<0.001	-27.056	-19.504
	SLT	-20.250*	1.394	<0.001	-23.835	-16.666
	AS	21.487*	1.212	<0.001	18.371	24.604
AS	SFX	-44.767*	1.413	<0.001	-48.400	-41.134
	SLT	-41.738*	1.336	<0.001	-45.171	-38.304
	PT	-21.487*	1.212	<0.001	-24.604	-18.371

Anexo 5. Concentración de O₃

Cuadro A5.1. Pruebas de efectos inter-sujetos del análisis de varianza de la concentración de O₃, con nivel de significancia de 0.05%.

Origen	Suma de cuadrados tipo III	g.l.	Media cuadrática	F	P
Modelo corregido	31485.213 ^a	39	807.313	80.272	<0.001
Intersección	15298.606	1	15298.606	1521.164	<0.001
Estación	5811.662	1	5811.662	577.863	<0.001
Parque	1600.090	3	533.363	53.033	<0.001
Hora	6420.424	4	1605.106	159.598	<0.001
Estación × Parque	4117.417	3	1372.472	136.467	<0.001
Estación × Hora	598.834	4	149.708	14.886	<0.001
Parque × Hora	2858.994	12	238.250	23.690	<0.001
Estación × Parque × Hora	7639.217	12	636.601	63.298	<0.001
Error	30986.137	3081	10.057		
Total	79394.030	3121			
Total corregida	62471.350	3120			

a. R₂ = 0.504

Cuadro A5.2. Pruebas post hoc del análisis de varianza de la concentración de O₃ por parque, con nivel de significancia de 0.05%, DHS de Tukey, *Error/media cuadrática = 10.057

(I)Parque	(J)Parque	Diferencia de medias (I-J)	Error típ.	P	Intervalo de confianza al 95%	
					Límite inferior	Límite superior
SFX	SLT	0.976*	0.187	<0.001	0.495	1.456
	PT	-0.819*	0.175	<0.001	-1.268	-0.370
	AS	1.609*	0.168	<0.001	1.177	2.041
SLT	SFX	-0.976*	0.187	<0.001	-1.456	-0.495
	PT	-1.795*	0.166	<0.001	-2.221	-1.369
	AS	0.634*	0.159	<0.001	0.226	1.042
PT	SFX	0.819*	0.177	<0.001	0.370	1.268
	SLT	1.795*	0.166	<0.001	1.369	2.221
	AS	2.428*	0.144	<0.001	2.058	2.799
AS	SFX	-1.609*	0.168	<0.001	-2.041	-1.177
	SLT	-0.634*	0.159	<0.001	-1.042	-0.226
	PT	-2.428*	0.144	<0.001	-2.799	-2.058

Anexo 6. Conductancia estomática

Cuadro A6.1. Pruebas de efectos inter-sujetos del análisis de varianza de la conductancia estomática (g_s), con nivel de significancia de 0.05%.

Origen	Suma de cuadrados tipo III	g.l.	Media cuadrática	F	P
Modelo corregido	384324.655 ^a	39	9854.478	81.825	<0.001
Intersección	1819822.457	1	1819822.457	15110.646	<0.001
Estación	235092.629	1	235092.629	1952.059	<0.001
Especie	29990.382	3	9996.794	83.007	<0.001
Hora	76504.751	4	19126.188	158.812	<0.001
Estación × Especie	2886.138	3	962.046	7.988	<0.001
Estación × Hora	12580.940	4	3145.235	26.116	<0.001
Especie × Hora	9419.630	12	784.969	6.518	<0.001
Estación × Especie × Hora	6263.698	12	521.975	4.334	<0.001
Error	365996.295	3039	120.433		
Total	2651218.000	3079			
Total corregida	750320.950	3078			

a. $R^2 = 0.512$

Cuadro A6.2. Pruebas post hoc del análisis de varianza de la conductancia estomática (g_s) por especie, con nivel de significancia de 0.05%, DHS de Tukey, *Error/media cuadrática = 120.433

(I)Especie	(J)Especie	Diferencia de medias (I-J)	Error típ.	P	Intervalo de confianza al 95%	
					Límite inferior	Límite superior
L. japonicum	<i>Fr. udhei</i>	-1.07	0.578	0.246	-2.56	0.41
	<i>Fi. benjamina</i>	5.52*	0.553	<0.001	4.09	6.94
	<i>Fi. microcarpa</i>	6.17*	0.556	<0.001	4.74	7.60
Fr. udhei	<i>L. japonicum</i>	1.07	0.578	0.246	-0.41	2.56
	<i>Fi. benjamina</i>	6.59*	0.566	<0.001	5.14	8.04
	<i>Fi. microcarpa</i>	7.24*	0.569	<0.001	5.78	8.70
Fi. benjamina	<i>L. japonicum</i>	-5.52*	0.553	<0.001	-6.94	-4.09
	<i>Fr. udhei</i>	-6.59*	0.566	<0.001	-8.04	-5.14
	<i>Fi. microcarpa</i>	0.65	0.543	0.626	-0.74	2.05
Fi. microcarpa	<i>L. japonicum</i>	-6.17*	0.556	<0.001	-7.60	-4.74
	<i>Fr. udhei</i>	-7.24*	0.569	<0.001	-8.70	-5.78
	<i>Fi. benjamina</i>	-0.65	0.543	0.626	-2.05	0.74

Anexo 7. Asimilación de CO₂

Cuadro A7.1. Pruebas de efectos inter-sujetos del análisis de varianza de la asimilación de CO₂ (A), con nivel de significancia de 0.05%.

Origen	Suma de cuadrados tipo III	g.l.	Media cuadrática	F	P
Modelo corregido	3268.117 ^a	39	83.798	17.856	<0.001
Intersección	10005.940	1	10005.940	2132.158	<0.001
Estación	894.521	1	894.521	190.613	<0.001
Especie	806.915	3	268.972	57.315	<0.001
Hora	737.029	4	184.257	39.263	<0.001
Estación × Especie	104.394	3	34.798	7.415	<0.001
Estación × Hora	143.043	4	35.761	7.620	<0.001
Especie × Hora	131.180	12	10.932	2.329	0.006
Estación × Especie × Hora	146.590	12	12.216	2.603	0.002
Error	14364.874	3061	4.693		
Total	28619.200	3101			
Total corregida	17632.991	3100			

a. R² = 0.185

Cuadro A7.2. Pruebas post hoc del análisis de varianza de la asimilación de CO₂ (A) por especie, con nivel de significancia de 0.05%, DHS de Tukey, *Error/media cuadrática = 4.693

(I)Especie	(J)Especie	Diferencia de medias (I-J)	Error típ.	P	Intervalo de confianza al 95%	
					Límite inferior	Límite superior
L. japonicum	<i>Fr. udhei</i>	0.533*	0.114	<0.001	0.241	0.826
	<i>Fi. benjamina</i>	1.476*	0.109	<0.001	1.196	1.756
	<i>Fi. microcarpa</i>	0.983*	0.109	<0.001	0.702	1.263
Fr. udhei	<i>L. japonicum</i>	-0.533*	0.114	<0.001	-0.826	-0.241
	<i>Fi. benjamina</i>	0.943*	0.112	<0.001	0.656	1.229
	<i>Fi. microcarpa</i>	0.449*	0.112	<0.001	0.162	0.737
Fi. benjamina	<i>L. japonicum</i>	-1.476*	0.109	<0.001	-1.756	-1.196
	<i>Fr. udhei</i>	-0.943*	0.112	<0.001	-1.229	-0.656
	<i>Fi. microcarpa</i>	-0.493*	0.107	<0.001	-0.768	-0.219
Fi. microcarpa	<i>L. japonicum</i>	-0.983*	0.109	<0.001	-1.263	-0.702
	<i>Fr. udhei</i>	-0.449*	0.112	<0.001	-0.737	-0.162
	<i>Fi. benjamina</i>	0.493*	0.107	<0.001	0.219	0.768