

117



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

EL COLLAR DE HOJAS MARCESCENTES DE *Yucca periculosa*: UNA CARACTERISTICA ADAPTATIVA A LA ARIDEZ.

290761

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A :
MONICA IDALIA MANDUJANO CUEVAS

DIRECTOR: BIOL. CARLOS MARTORELL DELGADO



MEXICO, D. F.



2001

FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

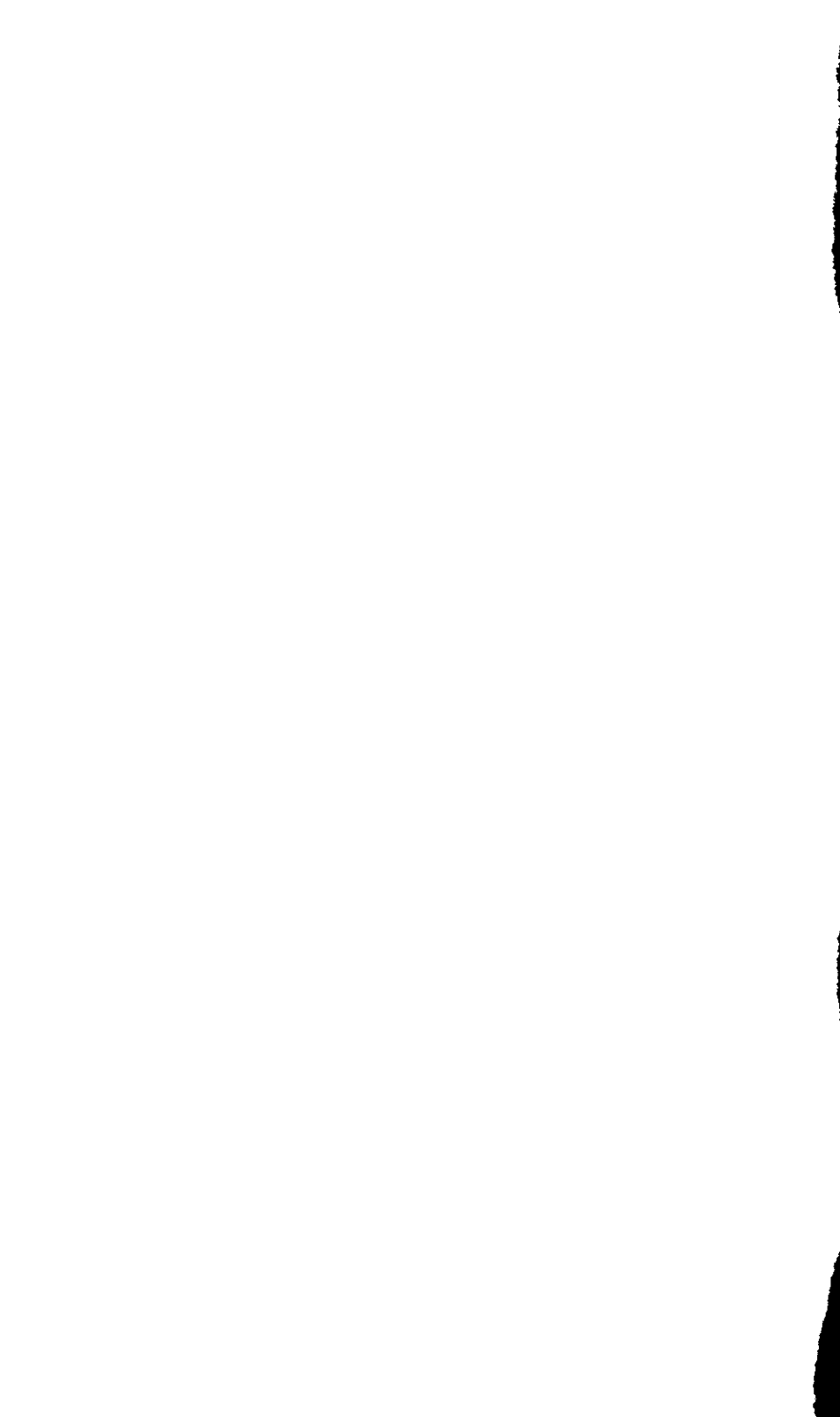
El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición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



A mis papás, porque espero que esto no sea lo único que logre con su ayuda. Y por que esto solo es un poco de lo mucho que ellos me han brindado.

Los quiero mucho.

Mónica Idalia.



<b>Indice</b>	<b>Página</b>
Agradecimientos	2
Resumen	4
Introducción General	5
Zona de Estudio	13
Descripción de la Especie	16
<b>Capítulo I. Captación de agua y escurrimiento caulinar</b>	<b>19</b>
Material y métodos	
Resultados	
Discusión	
<b>Capítulo II. Amortiguamiento de la temperatura en tallo y ápice</b>	<b>36</b>
Material y métodos	
Resultados	
Conclusiones	
<b>Capítulo III. El crecimiento como una medida del efecto del collar</b>	<b>47</b>
Material y métodos	
Resultados	
Discusión	
Discusión General	54
Conclusiones	56
Bibliografía	57

## AGRADECIMIENTOS

Creo que todos al escribir esta sección se enfrentan a al problema de querer incluir a todas las personas que compartieron muchos de los momentos vividos, importantes o no, dentro de la carrera, lo que lleva a un problema serio de espacio y tiempo. Ante esto tratare de ser lo más objetiva y breve para evitar el aburrimiento al leer esta sección.

Al primero que quiero agradecer es a mi Tutor, al Biólogo Carlos Martorell Delgado por haberse aventado a aceptarme como alumna, por financiar parte de éste trabajo, por soportarme aún después de mis largos periodos de ausencia y por tener la paciencia de leer todas las versiones de éste trabajo. Quiero agradecer a mis demás revisores por aceptar echarle un ojo al Biólogo Ernesto Vega por su revisión tan minuciosa y sus comentarios tan acertados, al Dr Arturo Flores por hacerme sufrir cada vez que me preguntaba por mi trabajo y por presionarme a titularme, al Dr Oscar Briones por ayudarme en algunos puntos de la redacción del trabajo y por aceptar que trabaje con él (ahora solo me falta entrar al posgrado) y por último y no menos importante al Dr Carlos Montaña por sus recomendaciones y por que le gusto mi tesis

Otras personas que han sido parte importante de mi paso por la Facultad son mis compañeros, unos más cercanos que otras pero que al final todos hemos pasado momentos chidisimos ya sea en las practicas de campo o en la facultad a todos ello gracias, ahí van los nombres de algunos (si omití alguno mil disculpas) Liliana, Edgar, Omar, Manuel, Adriana, Hector, Ana, Ramón, Jose, Bernardo, Charlie, Henry, Ricardo, Jerónimo, José Luis, Hugo Y los que me faltaron. A Areli que aún cuándo estuvimos separadas mucho tiempo siempre la considere mi amiga Pero muy en especial a la persona que aún después de que me detestaba y de echarle a perder su última practica de campo (pero ya lo estoy pagando con cada recordatorio) me sigue considerando su mejor amiga, a Paloma, muchas gracias por todo (apuntes, tareas, trabajos, libros, articulos, etc.) y sobre todo por tu amistad durante éste tiempo, espero algún día pagarte esa practica.

A mis compañeritos de Jalpa que también presionaron mucho para que me titulara Olivia, Rodolfo, Miguel Angel, Araceli, Nico y Alberto. A Joel por los articulos que fueron de gran ayuda

Éste agradecimiento es con todo mi corazón a una persona que me ayudo antes, durante y mucho después de la tesis con sus comentarios, revisiones, buenos momentos, pinkis, chismes, con artículos, a bajar imágenes de la computadora, por soportarme, por los aventones al metro o a insurgentes, por los dulces, por los regalos y sobre todo por su bellísima amistad, muchísimas gracias Gaby, sin ti me hubiera costado más trabajo terminar esta tesis estando aquí sola, sin ya sabes quién

Mi familia es también parte importante de esa fuerza que te lleva a éste gran paso, muchas gracias a todos, a Chuchito, Pablo (si voy a escribir el artículo), a mi Mamalena y a mi Papapol, a Miguel, Amada, Nidia, Ivan, Arturo, José, a Elena por su apoyo afectivo y efectivo, a Beatriz por su apoyo moral y decirle que aún sin el incentivo del anillo tenía que tener el título, a mi hermana y mi sobrina. Por su supuesto no pueden faltar mis padres, que sin ellos, pues esto nomás no hubiera sido posible éste trabajo, por aguantar mis malos momentos, mi mal genio o mis periodos de depresión Muchas gracias por todo lo que me han dado hasta ahora.

Y por supuesto también quiero agradecer a la familia Mendoza Cuenca por todo el apoyo recibido, tanto moral como afectivo (sin descontar el económico), gracias a. Gela, Mariana, Chucho, Lupita, Pepe y sobre todo a la señora Maria Luisa, por quererme y apoyarme

Y por último y por supuesto no menos importante quiero agradecer a la persona que le ha hecho de todo conmigo, de chalan, de revisor, de asesor de estadística, de ecología, de maestro en diversas áreas, de chofer, de nano, de doctor, de cocinero, casi de todo, por supuesto que también ha aguantado conmigo y de mi muchas cosas que por conveniencia quisiera no recordar, y también muchos momentos que jamás olvidare y que espero que sigan siendo todavía más, porque todavía no empiezo el posgrado Luchito muchísimas gracias por haber dejado caer ese muro del pozo y permitir que el mapache se enroscara en tu pierna, el problema es que dudo mucho que lo puedas quitar de ahí. Te amo, muchas gracias por todo, y ahora si va pa' siempre Y ya ves, siempre si te di mi trabajo que tanto trabajo me costo.

Se me olvida gracias al halcón por los viajes.

## RESUMEN

En las zonas áridas y semiáridas la disponibilidad de agua y temperaturas extremas son factores que determinan la mayoría de las adaptaciones morfológicas y fisiológicas de las plantas que se desarrollan en dichos lugares. La presencia de mecanismos en estas las plantas, que maximicen la obtención de agua y contrarresten las altas temperaturas tendrán un efecto positivo sobre la adecuación de las especies que los posean.

El collar marcescente es una adaptación contra las temperaturas extremas en los páramos, por lo que se ha sugerido que pudiera tener una función similar en yucas de ambientes áridos, así como para transportar el agua de lluvia captada por la roseta hasta el suelo, problema que surgió cuando las yucas cambiaron de una forma arbustiva a una forma arborescente

En el presente trabajo se evaluó el desempeño del collar marcescente de *Yucca periculosa*, una planta que habita la zona árida de Tehuacán-Cuicatlán, en la captación y escurrimiento de precipitaciones someras, la protección del ápice y tallos contra las variaciones de temperatura y el efecto de desempeño sobre crecimiento de la planta, para evaluar el posible valor adaptativo del collar a la aridez. Basándose en los niveles de estudio sugeridos por Waingright y Reilly.

Los resultados obtenidos muestran que el collar es un eficiente captador y escurridor de lluvias someras tanto vertical como de las que presentan un componente horizontal. El collar es capaz de amortiguar entre 1 y 3° C los cambios en la temperatura del ápice y del tallo. Ambas características parecen contribuir al crecimiento de *Yucca periculosa*, y ya que éste tienen un efecto determinante en la adecuación de una planta, podemos concluir que el collar marcescente de *Yucca periculosa* es una adaptación a las zonas áridas del Valle de Tehuacán –Cuicatlán.



## INTRODUCCION GENERAL.

Una de las principales características determinantes de las zonas áridas es la escasez de agua y irregularidad de las precipitaciones. En general, se considera que las lluvias son ocasionales y de tipo torrencial (Rzedowski, 1968; Noir-Meir, 1973). La humedad y la nubosidad se mantienen bajas, causando una elevada demanda transpirativa que se ve incrementada por vientos frecuentes y, en muchos casos intensos. La falta de un recurso como el agua impone, limitaciones a la vegetación en las zonas áridas. La variación espacial en la disponibilidad de agua favorece la diferenciación de nichos (Cody, 1986). La disponibilidad de agua para las plantas no depende sólo de la distribución temporal de la precipitación, sino además de otros factores físicos y biológicos, como la demanda evaporativa del aire y la competencia (Briones, 1992).

Otra característica importante de las zonas áridas son las altas temperaturas alcanzadas durante los periodos de mayor radiación solar, y las considerables oscilaciones térmicas tanto diurnas como estacionales.

En las zonas áridas se crean condiciones climáticas adversas para el desarrollo de muchas especies vegetales. Sólo aquellas especies que posean adaptaciones especiales que les permitan afrontar largos periodos de sequía y tolerar las altas temperaturas pueden vivir en los desiertos. Las plantas que poseen este tipo de adaptaciones reciben generalmente el nombre de xerófitas (Rzedowski, 1978). Estas características frecuentemente están relacionadas con una mayor y mayor eficiencia en la absorción y almacenamiento de agua, con una gran tolerancia a las altas temperaturas y con la regulación de la transpiración.

Quizás las adaptaciones de mayor importancia sean las del tipo fisiológico: por ejemplo, la capacidad de absorber rápidamente el agua disponible en el suelo está

relacionada con una presión osmótica elevada y a la eficiencia particular del sistema de conducción; así como, la rápida reacción que presentan las plantas xerófilas a las lluvias y su alta eficiencia en el intercambio gaseoso. Pero las características más sobresalientes de la resistencia a la sequía parecen residir en propiedades de plantas, que les permiten subsistir hasta que existan las condiciones de humedad adecuadas

Las respuestas fisiológicas al estrés hídrico en plantas desérticas también incluyen cambios en el metabolismo, tales como la fijación nocturna de CO<sub>2</sub> a través de ácidos orgánicos (Metabolismo ácido de las crasuláceas); el desarrollo de raíces en respuesta rápida a un evento de lluvia, "raíces de lluvia" (Nobel, 1988); una gran resistencia estomática a la pérdida de agua, así como la capacidad de fotosintetizar aún a niveles bajos de hidratación en los tejidos foliares de arbustos y la capacidad de las raíces de extraer agua a potenciales hídricos muy bajos en el suelo. (Solbrig *et al*, 1977 en Ramírez de Arellano, 1996)

Otros mecanismos fisiológicos que presentan algunas plantas contra las altas temperaturas consisten en la producción de "proteínas de choque térmico", las cuales ayudan tanto a aclimatar, como a contrarrestar las altas temperaturas existentes en zonas áridas. Las proteínas de choque térmico en agaves y cactáceas se producen cuando las plantas se exponen por mucho tiempo a altas temperaturas, o cuando las temperaturas aumentan más allá de su óptimo durante la temporada de crecimiento (Nobel, 1988)

En zonas áridas y semiáridas la baja disponibilidad de agua y las altas temperaturas representan fuertes presiones selectivas, sobre las formas de las plantas. A la par de las adaptaciones fisiológicas, han evolucionado otras características morfológicas o xeromórficas en muchas especies, entre las que encontramos: la reducción de la proporción superficie/volumen de las plantas; gran desarrollo del sistema radicular; un

incremento de elementos conductores; cambios de forma y tamaño de las hojas; cutículas gruesas (frecuentemente impregnadas con resinas, ceras, aceite, sílice y a menudo provistas de tomento), estomas hundidos y baja densidad estomática; pubescencia en las hojas, células de mayor tamaño, con pared celular gruesa y espacios intercelulares reducidos; almacenamiento de agua y elementos conductores estrechos (Ramírez de Arellano, 1996; Rzedowski, 1968; Solbrig *et al.*, 1977)

En plantas como las cactáceas. las hojas se han modificado en espinas y se ha desarrollado la succulencia en el tallo, mismo que realiza la función fotosintética (Cody,1986, Nobel,1988) En las agaváceas, también se ha desarrollado la succulencia en las hojas, la presencia de espinas y raíces especializadas (Nobel, 1988)

En las zonas de alto estrés ambiental (principalmente en las zonas áridas), se encuentra una gran convergencia de caracteres adaptativos (Cody, 1989) La repetida aparición de formas similares en tiempos evolutivos diferentes, es una respuesta adaptativa a un ambiente con condiciones determinadas (Smith,1979 y 1974; Harvey y Pagel, 1991) Estas convergencias son causadas por de un medio físico limitante, el cuál impone restricciones a la morfología Sin embargo, también los factores biológicos, como la interacción con herbívoros y polinizadores, puede producir una gran divergencia de caracteres De ahí que otra de las expresiones adaptativas a la aridez, sea la alta diversidad de formas de vida (Cody, 1989).

Convergencia de forma y función en ambientes con características ambientales similares entre grupos sin ancestro común, podría implicar presiones selectivas por factores ambientales (Cody, 1989)

La convergencia de formas nos habla de las muchas vías evolutivas a través de las cuáles plantas con diferentes formas de crecimiento, fisiologías y ciclos de vida,

desarrollan las mismas estrategias de aprovechamiento de los recursos para enfrentar un mismo problema; por ejemplo, un ambiente con temperaturas extremas y falta de agua (Cody, 1986).

La convergencia puede ser inferida a partir de la similitud de organismos no relacionados filogenéticamente, creciendo bajo condiciones similares, como son la semejanza en la estructura de las hojas de muchas especies pertenecientes a familias diferentes en los desiertos y otros ambientes igualmente estresantes

De acuerdo a la teoría moderna, una adaptación no debe considerarse como una característica "perfecta", sino como el óptimo de esta, que maximiza la energía que entra al organismo ó el número de eventos reproductivos, dentro de las restricciones evolutivas, morfológicas y funcionales de los organismos (Kozlowski, 1999; Wainwright y Reilly, 1994). En este sentido los mejores candidatos a diseños *óptimos* son aquellos que comparten aspectos como evidencia de convergencia evolutiva, una relación simple de forma- función, evidencias de pasos graduales en el "paisaje adaptativo" y un incremento en su adecuación sobre el tiempo evolutivo (Farnsworth y Niklas, 1995)

Muchas de estas características adaptativas se encuentran estrictamente relacionadas con la sobrevivencia de los organismos dentro de ambientes estresantes como los desiertos. La selección natural ha optimizado el binomio forma-función para maximizar el crecimiento y la reproducción en el ambiente en el que viven (Parkhurst y Loucks, 1972). La existencia de una gran variedad de formas, mantenidas a lo largo del tiempo evolutivo, indica que todas ellas son funcionales y cumplen con el principio de diseños óptimos (Farnsworth y Niklas, 1995).

La morfología es el resultado de ajustes ecológicos y evolutivos entre el genotipo y el ambiente, por lo que la forma evidencia aspectos de la relación entre los organismos y su

entorno. La forma puede determinar el rango ecológico de un fenotipo, puede limitar la distribución geográfica y ecológica de una población y la coexistencia de poblaciones en comunidades locales (Wainwright y Reilly, 1994)

Tomando en cuenta lo anterior, así como el concepto de Kozłowski (*op. cit*) para la adaptación y los requisitos de Fransworth y Niklas para candidatos que poseen diseños óptimos, una característica que puede ser considerada una adaptación a las zonas áridas es el collar marcescente. Este collar consiste de una franja de hojas secas que permanecen ancladas al tronco por debajo de las hojas verdes. En algunas rosetófilas caulescentes ésta característica se encuentra presente en algunos géneros de plantas, dentro de familias sin parentesco y en diferentes ambientes. Ejemplos de dicha convergencias se encuentra en las especies de los siguientes géneros *Yucca* (Agavaceae); *Nolina*, *Beaucarnea* y *Dasylirion* (Nolinaceae); *Sambucus* (Caprifoliaceae), *Peucedanum* (Umbelliferae); *Carduus*, *Culcitum*, *Anaphalis*, *Espeletia*, *Senecio* y *Argyroxiphium* (Compositae), *Lobelia* (Campanulaceae), *Swertia* (Gentianaceae), *Euphorbia* (Euphorbiaceae), *Puya* (Bromeliaceae); *Plantago* (Plantaginaceae), *Paepalanthus* (Eriocaulaceae); *Draba* (Brassicaceae); *Culcitum* y *Blechnum* (Blechnaceae); *Cyathea* (Cyatheaceae) y algunas especies de palmas *Brahea* y *Sabal* (Arecaceae). Todos estos o la gran mayoría habitan ambientes sujetos a temperaturas extremas y baja disponibilidad o suministro de agua (Smith 1972, en Smith 1979, Mabberley, 1986)

La forma rosetófila ha evolucionado independientemente en los Andes, Hawaii, África, Nueva Guinea, Las Canarias, México y en algunos desiertos sureños de Estados Unidos. Los páramos son el ecosistema en dónde se han realizado la mayoría de los estudios de plantas con collar. Estos lugares se caracterizan por encontrarse a gran altitud y por encima del límite de crecimiento arbóreo, sufren fríos extremos y fuertes fluctuaciones

diurnas en las temperaturas, así como grandes diferencias estacionales en las lluvias. El estrés de temperatura y el estrés hídrico son mayores durante la temporada de sequía (Smith, 1979) El término de páramo es privativo de Colombia, pero Monasterio y Vuilleumier (1986) lo amplían a todo el mundo

La repetida evolución de esta forma, se sugiere como una respuesta adaptativa a ambientes estresantes; los que están caracterizados por fuertes fluctuaciones en la temperatura y generalmente fuertes fluctuaciones en las lluvias (Smith, 1979)

Para establecer el valor adaptativo del collar debe haber una relación entre ésta característica y su función Algunos autores han propuesto diferentes funciones para el collar marcescente a) un amortiguamiento a la variación de las temperaturas máximas y mínimas del día y estacionales, aislamiento de la médula o meristemas de dichas fluctuaciones (Smith, 1979, Monasterio *et al.*, 1991, Mabbey, 1986) o en el caso de temperaturas bajas, su congelación (Smith, 1979), b) como una barrera que evite la pérdida del agua del tallo por evaporación

Haciendo una extrapolación de los datos obtenidos en plantas de grandes altitudes se sugiere entonces que el collar en *Yucca* y *Aloe* es un mecanismo de aislamiento contra el sobrecalentamiento del sistema vascular o del meristemo (Smith, 1979; Mabbey, 1986). Otros autores mencionan que es una forma de captación y canalización del agua de lluvia hacia las raíces evitando su pérdida durante su traslado (Monasterio y Sarmiento, 1991)

*Yucca periculosa* presenta sus hojas en forma de roseta, lo que se ha demostrado que es una característica eficiente para captar agua bajo precipitaciones someras en agaváceas acaules, ya que las hojas son capaces de concentrar la lluvia captada en la base de la planta (Ramírez de Arellano, 1996). Los problemas que la yuca tendría resolver como rosetofila caulescente es el de llevar esa agua captada por las hojas hacia las raíces,

evitando su pérdida durante el traslado por el tallo, El collar marcescente puede ser una característica que resuelva dicho problema, puesto que la disposición de sus hojas evita que el agua tenga contacto con el tronco y escurra directamente hacia el suelo debido a su orientación. El collar podría igualmente captar lluvias que presenten un componente horizontal, ya que el problema con las lluvias verticales se resuelve con la roseta. Se propone entonces que el collar es un mecanismo de captación y escurrimiento de agua.

El objetivo principal del presente trabajo fue probar si el collar es una adaptación a las zonas áridas que ayuda a amortiguar las temperaturas extremas que puedan afectar la adecuación de los organismos. También se probó su eficacia como un mecanismo de captación y de escurrimiento de agua.

Los estudios sobre optimización o adaptaciones se pueden abarcar a tres niveles. Wainwright y Reilly (1994) sugieren estudios a un nivel morfológico, en donde se resalte la importancia ecológica de las características fenotípicas a estudiar. Este nivel abarca a la anatomía, forma. Posteriormente estudios de funcionamiento de dichas características, es decir como dichas características se desempeñan en condiciones naturales desde un punto de vista fisiológico y biomecánico. El tercer nivel es un concepto clave, es el papel del desempeño siendo éste, la capacidad de un organismo o una característica de ejecutar labores específicas, de la característica sobre el organismo, como una vinculación funcional entre su diseño y las consecuencias ecológicas y evolutivas del diseño; es decir, la influencia que tiene el desempeño de la característica a estudiar sobre la adecuación de los organismos que la poseen.

Con estas bases, el presente estudio partió de los análisis morfológicos de un gran número de especies convergen en la presencia del collar y su relación con una función adaptativa en las zonas en donde las especies habitan, por ejemplo en el páramo. En éste

trabajo se evaluará el valor adaptativo del collar en una especie del género *Yucca* que habita en el desierto del Valle de Tehuacan, estudiando su desempeño en términos del escurrimiento caular y control térmico. Por último se medirá el impacto que tiene dicha característica sobre el crecimiento de la especie (*Yucca periculosa*), un parámetro que puede ser determinante en la adecuación de algunas plantas

La importancia del presente trabajo reside en que no existen estudios de tipo funcional sobre el collar en las yucas, aún cuando varios autores han sugerido que puede desempeñarse al igual que en otras especies que habitan zonas de climas extremos pero no áridos. Es también un trabajo que arroja los primeros datos sobre el collar en plantas de zonas áridas



## ZONA DE ESTUDIO Y FECHAS

El presente estudio se realizó durante el periodo que abarca de mayo del 1999 a enero del 2000, en una zona a 8 km del poblado de San Sebastián Frontera, Oaxaca. Éste poblado se encuentra dentro de la provincia florística del Valle Tehuacán-Cuicatlán, localizada en la parte Sureste del estado de Puebla y Noreste del estado de Oaxaca, entre los 17° 39' y 18° 53' de latitud Norte y los 96° 55' y 97° 44' de longitud Oeste. San Sebastián Frontera se encuentra al norte de Santiago Chazumba y al suroeste de Tehuacán. Dicho poblado se encuentra localizado a 18° 15' de latitud Norte y 96° 39' de latitud Oeste y a una altitud de 1700 m (Fig. 1).

El relieve es heterogéneo, predominando en esta zona las porciones planas, pero rodeadas de componentes montañosos

La precipitación anual para 1999 fue de 150 mm y la temperatura promedio de 37° C (Comisión Nacional del Agua, 2000). La zona presenta una marcada estacionalidad en las lluvias y una relativamente alta predecibilidad de la precipitación anual debido a que se encuentra fuera de la faja de altas presiones de los 30° de latitud (Valiente, 1991). La región debe su aridez al efecto de sombra de lluvia que la Sierra Madre Oriental produce al dificultar el paso de los vientos húmedos provenientes del Golfo de México (Smith, 1965 en Ramírez de Arellano 1996). Cuatro son los meses de lluvia (junio, julio, agosto y septiembre), de los cuáles junio y septiembre son los más consistentemente lluviosos, mientras julio y agosto, los menos lluviosos, corresponden a la canícula (Valiente, 1991).

La vegetación corresponde a matorral xerófito (Rzedowski, 1978), compuesta por una mayor proporción de especies perennes que de especies anuales, a diferencia de lo que



Existe una variación en la vegetación atribuida a un gradiente altitudinal, el que tiene fuerte influencia en la temperatura y las precipitaciones de la zona (Montaña y Valiente, 1998)

La flora presenta un alto grado de endemismo (Villaseñor *et al.*, 1990) y la mayor diversidad de cactáceas columnares en el mundo (Briones *et al.*, 1989). Dávila (1993), realizó una lista preliminar con cerca de 3000 especies repartidas en 45 familias y 114 géneros, de las cuales 27 corresponden a la familia Cactaceae y 17 a la Leguminoseae. Závala (1982) divide a la zona en cuatro unidades fisonómicas: matorral espinoso, tetechera, cardonal e izotal

El presente trabajo se realizó, para el caso de los experimentos de escurrimiento, captación de agua y temperatura, durante la primera semana del mes de mayo de 1999; los conteos de crecimiento se realizaron después de la temporada de lluvias, durante el mes de agosto del mismo año, y durante la temporada de sequía en el mes de enero del 2000

## DESCRIPCION DE LA ESPECIE

La planta con la que se realizó esta investigación está caracterizada dentro de la última unidad fisonómica descrita por Zavala (1982). Es una planta del género *Yucca*, que pertenece a la familia de las agaváceas, subfamilia Yuccoideae, y a la tribu Yuceaceae (Alvarez de Zayas, 1989; Eguiarte, 1995; Hernández, 1995). Esta familia se encuentra distribuida en el continente americano, dentro de los 40 grados de latitud Norte y los 20 grados de latitud Sur, incluyendo amplias extensiones del centro y sudoeste de Estados Unidos, así como en México, Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Venezuela, Guyana, Antillas Holandesas, Trinidad-Tobago, Antillas Menores, Antillas Mayores, Gran Caimán y Bahamas (Alvarez de Zayas, 1989).

El género *Yucca* es uno de los más representativos dentro de la familia Agavaceae, en la flora de Norte América. Existen 42 especies dentro del género de las cuales 29 crecen en México. Todas las yucas son característicamente xerofitas, aunque algunas especies pueden llegar a presentarse en zonas con una alta humedad relativa. Algunas especies de éste género son consideradas como las plantas vivientes más primitivas de la flora desértica del nuevo mundo (Piña, 1980).

Trelease (1902) y Webber (1953) (en Piña, 1980) están de acuerdo en que las especies con frutos frescos o bayas se derivaron filogenéticamente de las especies con frutos capsulares, ya que las especies con bayas y raíces fibrosas son las mejores adaptadas a las condiciones de aridez.

El género *Yucca* es endémico de Norte América, pero ese endemismo está más marcado en especies como *Y. endlichiana* y *Y. jalisciensis* que solo se encuentran en Chihuahua y Jalisco y *Y. madrensis* que solo se encuentra en Sonora y Chihuahua. En el

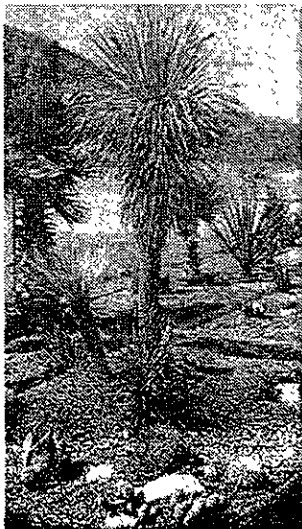
pasado el género *Yucca* tuvo una amplia distribución geográfica, pero con el tiempo se ha reducido a las regiones áridas, en dónde hay menos competencia con otras plantas (Piña, 1980).

Rzedowski (en Piña, 1989) propone que aquellas especies con frutos dehiscentes predominan en el Norte de Dakota en E U., (*Y. glauca*), hasta en norte de Durango y Coahuila (*Y. rigida*) Las especies con frutos no dehiscentes se extienden desde el suroeste de E U (*Y. brevifolia*, *Y. schidigera* y *Y. arizonica*) y la Península de Baja California (*Y. valida*), hasta la alta altiplanicie mexicana (*Y. filifera*, *Y. dicapiens*, *Y. periculosa*, etc )

La diversidad actual y los patrones de distribución pueden ser el resultado de las tendencias cálidas y secas del Holoceno en el Desierto de Sonora, centro de su diversificación, las cuales provocaron los rangos de expansiones hacia la parte norte del continente, dónde subsecuentemente diversificaron y aumentaron su forma arbustiva a arboles (Clary y Simpson, 1995) (Fig 2)

La especie *Y. periculosa*, es propia de los estados de Veracruz, Puebla y Oaxaca. Presenta sus hojas en forma de roseta con una longitud promedio de 45 cm, sus raíces son superficiales y delgadas, su reproducción es anual y por medio de inflorescencias, presenta un collar de hojas marcescentes que en ocasiones puede llegar hasta la base del tronco, se ha reportado una altura promedio de 3m para los individuos reproductivos. Las yucas presentan adaptaciones a la aridez como son raíces, tallos y hojas suculentos, sirviendo como tejido de almacenaje de agua. Las hojas verdes se encuentran ancladas estrechamente dentro de la roseta, protegiéndose de esta forma contra altas insolaciones y transpiración (McClendon, 1908).

*Fig. 2 Yucca periculosa*



## CAPITULO I

### CAPTACIÓN DE AGUA Y ESCURRIMIENTO CAULINAR

#### Introducción

Las plantas pueden modificar la disponibilidad del agua del suelo al captar la lluvia por medio del dosel y al redistribuirla por medio de las hojas, ramas y troncos hasta el suelo

El escurrimiento caulinar ha sido reconocido como un método altamente eficiente de obtención de agua en las zonas tropicales. Las consecuencias físicas y químicas sobre el suelo y las plantas de este fenómeno son diversas, por ejemplo el escurrimiento caulinar puede provocar una mayor penetración del agua en la base del tronco que en sus alrededores (Herwitz, 1987). El flujo caulinar puede verse influido por las lluvias que no presentan una libre caída vertical por factores ambientales como la velocidad de los vientos. En la zona de estudio puede haber lluvias verticales y horizontales, y las plantas enfrentan una diferencia en la captura de la lluvia (Briones, com. pers.).

Varios autores han determinado la relación de la eficiencia del escurrimiento caulinar y la captación de agua con el tamaño del dosel, morfología y arquitectura de la planta, biomasa, cobertura, el número de ramas, inclinación de ramas y hojas, tipo de corteza, capacidad de retención de las hojas y la corteza, área foliar y número y forma de las hojas (Ramírez de Arellano, 1996; Herwitz, 1987; Herwitz y Slye, 1995).

En las zonas áridas el recurso más limitante es el agua, por lo que los mecanismos que aumenten su obtención podrían marcar la diferencia en la sobrevivencia de los individuos. En las zonas áridas, un eficiente escurrimiento caulinar puede ser una estrategia importante en la sobrevivencia y crecimiento de muchas plantas (Ramírez de

Arellano, 1996). En el presente estudio se abordó este tema para una especie de *Yucca* que presenta un collar marcescente, una franja de hojas muerta ancladas al tronco por debajo de la línea de hojas verdes, el cual pudiera estar involucrado en la captación y escurrimiento del agua hacia las raíces del individuo

En los desiertos el escurrimiento caulinar permite concentrar la mayor cantidad de agua posible cerca las raíces, para su posterior aprovechamiento Este fenómeno es muy útil cuando las lluvias son escasas o muy someras (Tromble, 1988) Por lo tanto las especies que puedan generar un escurrimiento caulinar rápido y eficientemente serán favorecidas Por ello muchas plantas de zonas áridas poseen una arquitectura especialmente apta para recurrir al escurrimiento caulinar en condiciones de baja precipitación (Ramírez de Arellano, 1996).

En plantas rosetófilas (*Agave karwinskii*) se ha probado que las hojas de la roseta acumulan de forma muy eficiente en la base de la planta el agua de lluvia que colectan en una superficie grande, debido a que se comportan como un embudo (Ramírez de Arellano, 1996; Gentry, 1982). Algunos autores mencionan, en la zona de estudio, que la cantidad mínima para que las hojas y los troncos de algunas plantas se humedezcan es de 2 mm de precipitación, antes de producirse cualquier escurrimiento. Después de esto, la eficiencia del escurrimiento aumenta rápidamente hasta estabilizarse cuándo la lluvia alcanza alrededor de 10 mm (Flores, 1994 y Ramírez de Arellano, 1996) Para el caso de *Agave karwinskii* no es necesario cierta cantidad de agua previa para que comience el escurrimiento (Ramírez de Arellano, 1996).

En las rosetofilas con cáudice existe un largo trayecto en el transporte del agua desde la roseta foliar hasta las raíces Lo anterior podría implicar una gran pérdida de agua durante su traslado hasta el suelo El collar puede ser un mecanismo que ayude al transporte



del agua hasta la zona dónde las raíces la pueden usar y a la vez que evite la pérdida de agua en el tronco, ya que las hojas presentan ceras y tienen un arreglo en el tronco que facilita dicho transporte

El presente trabajo se realizó para determinar si el collar de *Yucca periculosa*, una agavácea que habita el Valle de Tehuacán, es capaz de captar agua de la lluvia y ser un eficiente canalizador o escurridor del agua hacia las raíces. Puntualizando, el collar puede tener potencialmente dos efectos 1) Canalizar el agua de lluvia que capta en la parte superior (roseta) de la planta y 2) Interceptar agua de lluvia con un componente horizontal. Se realizaron dos experimentos, tratando de probar cada uno de estos dos efectos.

Los objetivos del presente capítulo fueron 1) probar que el collar marcescente es un mecanismo de transporte de agua de lluvia desde la roseta hasta la base de la planta con una gran eficiencia y 2) y que el collar marcescente también es capaz de captar agua de lluvia y por sí mismo

## MATERIAL Y MÉTODOS

Debido a que Ramírez de Arellano (1996) probó que la roseta es un eficiente mecanismo de captación de agua para algunas plantas, para el caso del experimento escurrimiento de agua con *Yucca periculosa* se propuso un experimento de riego por arriba de la roseta (riego vertical) y para el caso de captación de agua se propuso un experimento de riego con un aspersor (riego horizontal)

### **Escurrecimiento caulinar de lluvias verticales**

Para evaluar la eficiencia del escurrimiento se realizó un experimento en donde se tomaron al azar 20 individuos de *Yucca periculosa*, procurando que estuvieran separados entre sí por lo menos 1.50 m para evitar que fueran un mismo individuo ó genet, que no estuvieran ramificados, y que su altura fuera de 2 m. A 10 de las plantas seleccionadas al azar se les retiró el collar marcescente.

A todas plantas se les pegó a la base del tronco una pieza plástico de 1.50 x 1.50 m, uniéndolo a la base con impermeabilizante y una pieza de membrana del mismo tipo, con el fin de evitar que se infiltrara el agua que llegaba al suelo. Este sistema sirvió para la recolección del agua que se les agregó como riego artificial.

Debido a que generalmente el escurrimiento caulinar empieza tras recibir 2 mm de precipitación, se decidió que la cantidad mínima para agregar sería de 0.11 mm, la cual probablemente no indujera un escurrimiento, y con 2.09 mm como máximo para tratar de saturar todas las hojas y tronco.

Los tratamientos de riego consistieron en la adición de 1000 ml para cada individuo, aplicados en 10 dosis de 50 ml y 5 dosis de 100 ml (Tabla 1.1) mediante una regadera. El

riego se aplicó en un radio de 39 cm aprox., que equivale al largo de una hoja típica de *Yucca periculosa*.

Tabla 1.1 Dosis de agua agregada para cada tratamiento

Dosis	Agua regada lluvia	
	ml	equivalente (mm)
1	50	0.11
2	100	0.21
3	150	0.32
4	200	0.41
5	250	0.52
6	300	0.63
7	350	0.73
8	400	0.84
9	450	0.94
10	500	1.05
11	600	1.25
12	700	1.46
13	800	1.68
14	900	1.87
15	1000	2.09

La transformación de ml a mm se realizó la siguiente fórmula:

$$L = \frac{V}{\pi r^2}$$

dónde L es la lámina de agua en mm, V es el volumen de agua adicionada en ml y r es el radio en que se aplicó el riego en cm (Peters, en proceso)

Después de que se agregó cada dosis se esperó un minuto para empezar la recuperación del agua que llegaba a la base de la planta. Para ello se usaron toallas absorbentes previamente pesadas en una balanza electrónica. Una vez recolectada el agua, se pesaron nuevamente para obtener el volumen total del agua mediante diferencias de pesos (tomando en cuenta que 1 g = 1 ml)

### **Captación y escurrimiento de lluvia horizontal**

Se eligieron al azar otras 20 plantas (10 con collar y 10 sin collar), en esta ocasión fueron regadas de forma horizontal, con un aspersor de mochila, 278 ml (0 15 mm) y usando el mismo procedimiento para cuantificar el agua recuperada, y también se les colocó una pieza de plástico para su posterior recolección del agua.

Para el análisis de los datos de escurrimiento se aplicó una ANOVA de medidas repetidas (ANOVAR), realizada en el programa de SPSS 9.0. Dichos análisis suponen que el error de los datos muestra una estructura particular, conocida como esférica. El ANOVAR tiende a rendir resultados significativos espurios. Para evitar este problema se efectúan correcciones sobre los grados de libertad del estadístico. Para ello existen dos métodos: el de Huynh y Felt, el cual es muy conservador en cuanto a que reduce demasiado los grados de libertad, y de Greenhouse-Geissner es demasiado laxo. Por ello se optó por seguir las recomendaciones de Maxwell y Delaney (Schneider, 1993, págs. 135 y 136), que

emplea el promedio de los dos ajustes anteriores. Para analizar los datos de riego con aspersor se realizó una t-student en SPSS 9.0

Debido a que se observó que casi el 50% del agua agregada se perdió durante el trayecto de la roseta hasta el plástico dónde se recuperaba el agua, se tomaron muestras tanto del tronco de las plantas y hojas del collar para cuantificar su capacidad de absorción. Los tejidos más absorbentes debieron ser los responsables del secuestro del agua, impidiendo su escurrimiento. Para evaluar la capacidad absorbente de las muestras, éstas se pesaron antes del experimento, luego se sumergieron en agua, y se volvieron a pesar tras permitir que escurrieran el agua de su superficie. La diferencia de pesos nos indicó la cantidad de agua absorbida. Para el caso de las muestras de tronco, previamente al experimento se sellaron con barniz las partes de la muestra que normalmente no estarían expuestas al flujo caulinar. De ese modo se impidió que hubiera absorción de líquido a través de áreas que normalmente no podrían hacerlo en la planta intacta. La cantidad de agua retenida se estandarizó por unidad de área de tejido absorbente.

## RESULTADOS

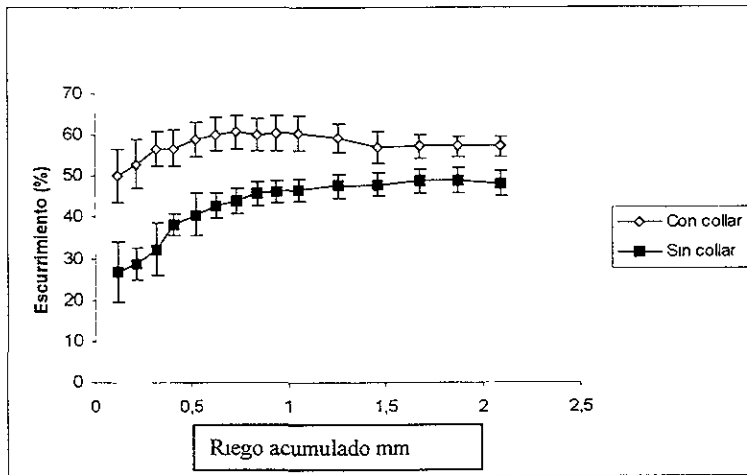
### Escurrimiento caulinar

En el experimento de riego vertical se observó un mayor escurrimiento en las plantas que conservaron su collar con respecto a las que se le retiró el collar ( $p=0.0265$ ). La eficiencia en el escurrimiento está relacionada con la cantidad de riego acumulado ( $p=0.0015$ ), y es mayor cuando el riego es más intenso. Cuando el riego es escaso, la eficiencia es del doble en las plantas que conservaron el collar, mientras que esta diferencia es mucho menor (25 %) si el riego es más intenso. Estas diferencias en la eficiencia son significativas como lo revela la interacción collar x riego agregado (Tabla 1.2, Gráfica 1.1)

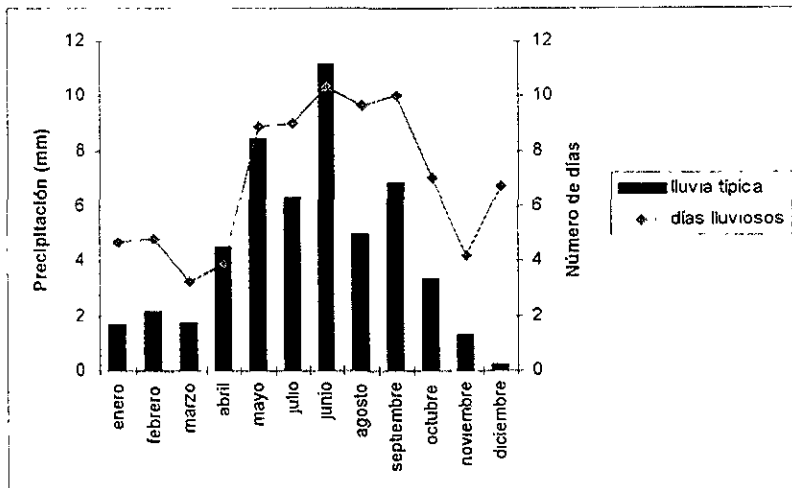
Tabla 1.2. ANOVAR de medidas repetidas para datos de escurrimiento. Los grados de libertad ajustados fueron ajustados para corregir las probabilidades del ANOVAR

Fuente	G.L.	C.M.	F	'p
<b>Entre sujetos ó tratamientos</b>				
Collar	1	0.2931	8.4224	0.0265
Error	2	0.0348		
<b>Dentro de sujetos o tratamientos</b>				
Riego acumulado*	7	0.0285	3.8769	0.0015
Interacción	7	0.0176	2.3981	0.0312
Error(*)	60	0.0073		

Gráfica 1.1 Promedio de agua regada con riego vertical para los tratamiento con collar y sin collar y cantidad de agua recuperada o escurrida de los mismos, graficando su error estándar



Gráfica 12 Promedio de la precipitación de diez años (1987-1997), para cada mes del año señalando el número de días por mes que presentaron lluvias, dentro del Valle de Tehuacán.



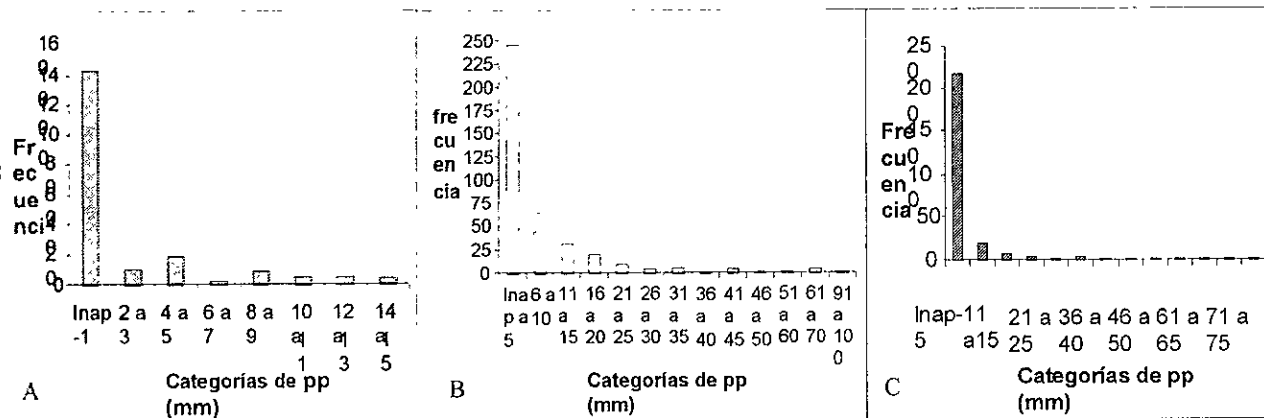
En vista de que la eficiencia del collar depende de la intensidad de las lluvias, se evaluó la cantidad promedio de agua que cae por evento de lluvia en el Valle de Tehuacán. Para ello se utilizaron 10 años de datos de la estación meteorológica de Tehuacán. Se consideró que la lluvia registrada por periodo de 24 horas reflejaba un solo evento de lluvias. El promedio de las cantidades de lluvia varía fuertemente a lo largo del año. Durante la temporada de lluvias (mayo-septiembre), éstas son relativamente intensas. Pero durante la temporada de sequía (enero-abril) son someras (Gráfica 1.2).

Para determinar la frecuencia de cada tipo de lluvias (someras, intensas e intermedias), se utilizaron también los datos de 10 años de la estación meteorológica de Tehuacán. Agrupándolos en tres temporadas durante el año: a) temporada de sequía (enero a abril); b) temporada de lluvias (mayo a agosto) y c) temporada de lluvias debidas a ciclones y huracanes (septiembre a diciembre) (Martorell, com pers). Obteniéndose para cada una lo siguiente: en la temporada de secas las lluvias de menos de 1mm son las más frecuentes, presentándose hasta 143 durante éste periodo, en la temporada de lluvias, los eventos de menos de 5 mm se presentan con una frecuencia de hasta 245 lluvias y para la temporada de lluvias debidas a ciclones y huracanes la frecuencia de lluvias de menos de 5 mm fue de 210 (Gráfica 1.3).



Gráfica 1.3. Distribución de frecuencia de los eventos de lluvias para tres temporadas, A Sequía, B Lluvias y C Lluvias huracanes, para diez años en el Valle de Tehuacán

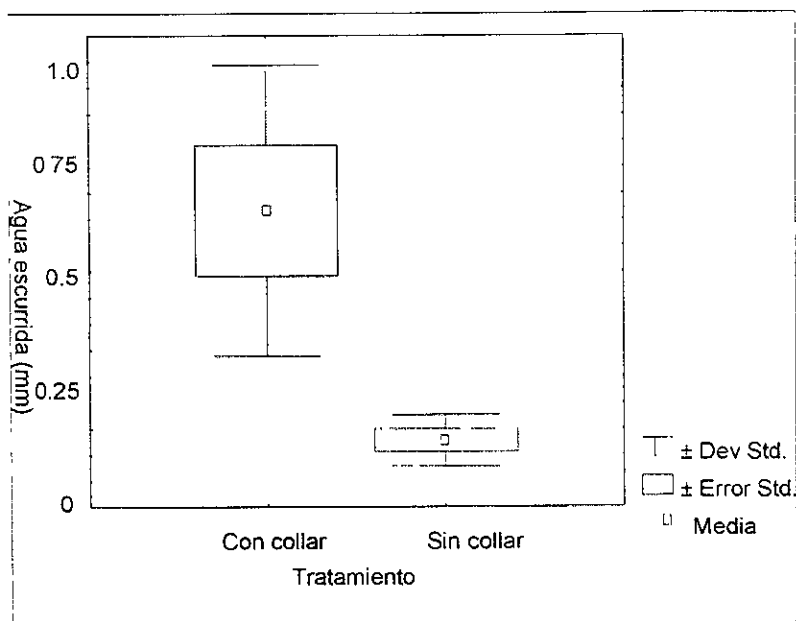
29



### Captación y escurrimiento de lluvia horizontal

Los resultados del experimento de lluvia horizontal (riego horizontal) mostraron heteroscedasticidad, por lo que se analizaron mediante una t-student con varianzas desiguales. Se encontró que el collar es un factor importante en la captación de agua ( $t=3.5$ , G. L. = 8 y una  $p=0.0024$ ), siendo ésta hasta cinco veces mayor más con respecto a las plantas sin collar (Gráfica 1.4).

Gráfica 1.4 Cantidad de agua captada para cada tratamiento para los datos de riego con el aspersor



De las muestras tomadas de la corteza y las hojas secas se encontró que la corteza absorbe hasta 0.25 mm de agua por  $\text{cm}^2$ . En cambio, las hojas no absorben agua

Deduciendo de esto que la cantidad faltante del agua regada pudo quedarse retenida en el tronco en las plantas sin collar

## DISCUSIÓN

Las plantas con collar marcescente escurren una mayor cantidad de agua que aquellas a las que se les retiró. El mayor escurrimiento ocurrió principalmente por debajo de 1 mm. Después de éste valor las plantas con el collar marcescente estabilizaron la eficiencia de escurrimiento, mientras que las plantas sin el collar, alcanzan una eficiencia muy semejante, aunque ligeramente menor.

Lo anterior concuerda con lo que se sabe sobre otras plantas, donde el escurrimiento caulinar depende de la cantidad de lluvia. En muchas especies las lluvias pequeñas producen poco o ningún escurrimiento; sin embargo, cuando la cantidad de lluvia aumenta, mayor número de plantas pueden generar un volumen significativo de escurrimiento caulinar, debido a que primero deben empaparse las hojas y tallo para posteriormente empezar a escurrir (Ramírez de Arellano, 1996, Flores, 1994).

En contraste con lo que sucede en la mayoría de las plantas, las yucas con collar no requieren de empaparse primero. Esto significa que el collar facilita el escurrimiento del agua captada por la roseta cuando las precipitaciones son bajas. Por arriba de cierta precipitación el factor que influye para que el agua escurra es la cantidad lluvia y no la presencia o ausencia del collar (Gráfica 1.1). Esto coincide con lo encontrado por Ramírez de Arellano (1996) para otras agaváceas acaules, que hacen uso de lluvias muy someras a las que otras plantas no tienen acceso.

En los individuos sin collar, aún a precipitaciones muy bajas (0.11 mm), se registro que un 25% del agua llegaba al suelo. Esta agua registrada puede atribuirse a la percolación, agua que pasa a través las hojas, sin tocarlas, hasta el suelo (Martorell, com

pers) Ésta percolación puede ser de entre cero y 25%. Aunque no podemos conocer la cifra con exactitud, cuándo se realizaron los experimentos se pudo observar que una gran parte de esta agua pasaba a través de las hojas. En el caso extremo de que la percolación fuera del 25%, una planta sin collar hubiese escurrido nada, por lo que la eficiencia relativa del collar se acentuaría.

Durante ambos experimentos se observó, que el agua regada permanecía retenida en el tronco de las plantas sin collar, disminuyendo considerablemente el escurrimiento. Las muestras de corteza mostraron que ésta es capaz de retener una cantidad considerable de agua. Esta agua al no llegar a las raíces no puede ser usada por la planta, ya que en el tronco no existen estructuras y/o mecanismos capaces de absorber agua. Por lo que podemos sugerir que un tronco sin collar de hojas sería capaz de retener una gran cantidad de agua en su corteza, la cual se perdería por evaporación e impediría que fuese aprovechada por la planta.

Por el contrario, las hojas secas que componen el collar retienen su cubierta de cera hidrofóbica, por lo que no absorben agua. Así, la lluvia que es captada por las hojas de la roseta puede escurrir eficientemente en el collar. Una vez que el agua llega al extremo de las hojas marcescentes, éstas la proyectan hacia el suelo sin tocar el tronco.

En el riego horizontal se encontró que el collar afecta la captación del agua proveniente de una lluvia somera con un componente horizontal (Gráfica 1.4). Las plantas con collar fueron más eficientes que en el experimento con lluvia vertical. La eficiencia de captación de lluvia vertical de una planta con collar es del doble que en una planta desnuda. Cuándo el agua se agrega con un componente horizontal la eficiencia se incrementa hasta cinco veces. Esto sugiere que en el experimento con el aspersor el incremento en la

captación de agua no se debe sólo a la eficiencia del collar para conducir el agua captada en la roseta, sino que las hojas secas interceptan grandes cantidades de agua por sí mismas

La gráfica 1.2 nos muestra que durante los meses de sequía (Enero - Abril) el promedio de lluvia suele ser de menos de 2 mm y las lluvias más frecuentes suelen ser menores a 1 mm (Gráfica 1.3) Durante éste periodo, plantas que presentan el collar tendrían una ventaja sobre las que no lo presentan, ya que el collar permite tener acceso precisamente a las lluvias someras. Esto es importante, puesto que la sequía es la época de mayor estrés hídrico, y el aporte de las lluvias ocasionales puede ser muy importante y ayudar a las yucas a resistir hasta la siguiente temporada de lluvias

El collar puede permitir a las yucas acceder a fuentes de agua adicionales. Las rosetófilas en la zona de estudio, entre ellas las yucas, frecuentemente crecen en zonas con niebla abundante. De esta manera, la neblina puede ser una fuente de agua somera y horizontal, que podría duplicar la entrada de agua en sitios en donde la disponibilidad de agua es baja (Martorell com. pers.)

La roseta es un mecanismo muy eficiente de captación de agua de lluvia y las plantas que la presentan pueden ser eficiente para captar el agua de las lluvias que se presenten (Ramírez de Arellano, 1996) Si a esto se suma la presencia de un mecanismo de escurrimiento eficiente en el cáudice (pérdida mínima y que funcione con cantidades de lluvia muy pequeñas) como lo es el collar marcescente, podríamos considerar a la parte aérea del cuerpo de la yuca como un diseño eficaz para la captación y escurrimiento de agua en zonas en donde la cantidad de agua de lluvia puede ser un factor limitante para el crecimiento de la cubierta vegetal.

Clary y Simpson (1995) sugieren que el ancestro de las yucas fue una planta con morfología similar a un agave acaulescente, y que las formas arbóreas aparecieron después

Las yucas ancestrales pudieron funcionar como las rosetófilas actuales sésiles (siendo excelentes captadores y escurridores), pero al desarrollar el caudice, las yucas actuales se vieron ante el problema de escurrir al suelo el agua de capturada por la roseta. Posiblemente resolvieron éste problema al dejar las hojas secas ancladas al tronco, tal vez por falta de tejido absisial, creando con esto un mecanismo conductor del agua desde la planta hacia el suelo.

Se probó que el collar no sólo actúa como un eficiente escurridor sino también como una barrera capaz de captar agua proveniente de lluvias someras con un componente horizontal, lo que maximizaría la obtención de agua para aquellas plantas que habitan en zonas con éste tipo de lluvias.

Tomando en cuenta que en las zonas áridas los eventos de lluvia son cortos y muchas veces de poca precipitación durante las temporadas secas (Sala y Lauenronth, 1982), las plantas que sean capaces de aprovechar dichos eventos, mediante mecanismos eficientes de captación y escurrimiento caulinar serán capaces de crecer y reproducirse aún en la temporada más adversa del año. Esta posible relación entre función y adecuación colocaría a las yucas entre las candidatas a diseños óptimos en ambientes con un fuerte déficit hídricos (Koslowski, 1999; Farnsworth y Niklas, 1995; Parkhurst y Louckus, 1972).

## CAPITULO II

### AMORTIGUAMIENTO DE LA TEMPERATURA

#### Introducción

La temperatura es una de las variables ambientales más comúnmente estudiada. Se ha discutido mucho sobre su influencia en los procesos fisiológicos de las plantas, por ejemplo en la difusión de CO<sub>2</sub> y H<sub>2</sub>O durante el intercambio gaseoso. Las propiedades del agua también determinan los rangos de temperatura sobre los cuales las actividades fisiológicas, como la fijación de CO<sub>2</sub> pueden ocurrir.

Las temperaturas óptimas de los procesos fisiológicos pueden cambiar debido a variaciones ambientales y a la habilidad de aclimatación de las plantas (Nobel, 1988). Si estas variaciones en las respuestas fisiológicas ocurren en escalas de tiempo evolutivas y son fijadas genéticamente, se denominan adaptaciones. Algunas plantas de zonas áridas o aquellas que habitan zonas de severo estrés ambiental, presentan una amplia tolerancia a fluctuaciones severas de temperatura (de hasta 10° C por arriba y por abajo de la temperatura óptima), impidiendo que los procesos fisiológicos más importantes sean interrumpidos (Nobel 1988).

En los páramos de altura se ha encontrado que el collar marcescente, una franja de hojas muertas, que se encuentran ancladas al tronco por debajo de la línea de las hojas verdes, tiene un papel importante en la regulación de la temperatura. El *Senecio kemodecron*, presenta un collar de hojas marcescentes que amortigua los grandes cambios de la temperatura del aire alcanzadas durante la noche, alrededor de 0°C (Hedberg, 1964, Coe, 1967, en Smith, 1979). La cubierta de hojas marcescentes de *Espeletta tmotensis*,



funciona como una protección contra bajas temperaturas y ayuda a regular su balance hídrico (Goldstein y Meizner, 1971, en Monasterio, 1986) Fetene *et al* (1998) encontró en otra planta (*Lobelia rhynchopetalum*), una pequeña porción de tallo cubierta con hojas muertas que protege contra el frío a su zona de crecimiento. En las zonas de la planta en donde las hojas muertas fueron removidas por el viento, la temperatura se eleva hasta 4° C más que la zona protegida por las hojas muertas Y durante la noche, con vientos muy fríos, la zona cubierta se encuentra entre 2-4 ° C por arriba de la temperatura de la zona desnuda También proponen que tanto la roseta como el tallo, muestran una distribución asimétrica del calor debida a la absorción de la radiación solar

Algunos autores trabajando con diferentes formas de vida, encontraron que existen diferencias entre la temperatura del aire y la temperatura de las plantas durante el día, principalmente en arbustos y árboles, ya que existen mecanismos fisiológicos capaces de elevar o disminuir dicha temperatura (Kórner y Cochrane, 1983 en Cabrera *et al.*, 1998) Otros sugieren que las diferencias microclimáticas atribuidas a la fisonomía, diversidad de plantas y formas de vida pueden permitir divergencias en respuestas metabólicas a la temperatura (Cabrera *et al.*, 1998).

El collar puede reducir la temperatura del ápice y el tallo debido a que funciona como una capa aislante, impidiendo que alcancen altas temperaturas durante las horas de mayor radiación solar (Smith, 1979, Mabbey, 1986) Esta reducción de la temperatura puede deberse a: una reducción en la relación superficie-volumen; que el aire (atrapado en las hojas secas del collar) pudiera funcionar como un aislante térmico, ya que éste es el mejor aislante de la naturaleza y/o a que la presencia del collar evita la insolación directa de la zona protegida

En el presente estudio, como en otros anteriores (Nobel, 1988; Smith, 1979,

Mebbeley, 1986), se puso especial interés en la temperatura de la zona meristemática, que es fundamental para el crecimiento (Smith 1979; Monasterio, 1986, Mabbey, 1986) Sin embargo, el collar protege directamente al tallo, que se encuentra inmerso en él. Las temperaturas extremas en el tallo, donde existe un alto almacenamiento de agua, pueden afectar negativamente a la permeabilidad y la conductividad de las células encargadas de almacenar el agua (Nobel, 1982). Dicho efecto es más severo si se mantienen las altas temperaturas por periodos de tiempo prolongados

Cuando las temperaturas óptimas de crecimiento (en cámaras de crecimiento) se ven modificadas, éste se ve afectado de forma considerable. Y siendo el crecimiento un factor que tiene un efecto directo sobre la adecuación de las plantas, los mecanismos que eviten o disminuyan los efectos en los cambios de temperatura beneficiaran a las plantas que los posean (Nobel, 1988).

Los resultados de experimentos de tolerancia a altas temperaturas por parte de plántulas y adultos de plantas suculentas del desierto, encontró, que existe un mayor grado de influencia o daño de la radiación sobre el lado Este y Sur del tallo de las suculentas (Nobel, 1984, Nobel, 1988; Fetene *et al.*, 1998).

El presente capítulo integró el desempeño del collar, uno de los niveles de estudio sugeridos por Wainwright y Reilly (1994), como parte de los estudios morfo-fisiológicos de las características propuestas como adaptaciones. Con ello se buscó probar, la hipótesis propuesta por Mabbey (1986) sobre la posibilidad de que el collar en las zonas áridas tenga la misma función que la de los páramos, protegiendo al meristemo y al tallo al amortiguar las temperaturas extremas.

Como anteriormente se mencionó, Mabbey (1986) y Smith (1979) han propuesto que lo encontrado para rosetófilas del páramo también es válido para las rosetófilas de las

zonas áridas, específicamente para el género *Yucca*.

El objetivo del presente capítulo fue determinar si el collar marcescente es un mecanismo de regulación de la temperatura del meristemo apical y del tallo de *Yucca periculosa*, amortiguando las temperaturas máximas y mínimas durante el día.

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

Los experimentos de temperatura se llevaron a cabo del 6 al 8 de mayo de 1999, siendo la época del año más caliente y sin riesgo de presencia de nubes

Se seleccionaron cuatro individuos de la misma talla, lo más próximos posible y expuestas directamente al sol. A dos de ellos se les retiró el collar. Debido a que el ápice está inmerso en un cogollo de hojas en desarrollo, se introdujo un termopar a cada planta a través de una incisión por lo que. Una vez colocados los termopares, las incisiones se sellaron con cera para evitar la pérdida de agua, pues ésta puede modificar la temperatura del ápice.

Los termopares se conectaron a un Datalogger, que registró los datos de la temperatura de dichos ápices cada 5 minutos por un periodo de 48 horas. Se comenzó a tomar registro de dicha temperatura a las 15:30 horas del primer día. Además de dichos datos, se registró también con dicho sistema la temperatura del aire a la altura de los ápices.

Con un termómetro digital se tomó la temperatura, por medio de una pequeña incisión, de los tallos a la altura del collar (20 cm por debajo de la base de las hojas frescas), fue registrada con orientaciones Norte, Sur, Este y Oeste, cada hora durante 48 horas.

Los datos de las temperaturas de los ápices y de las temperaturas de los tallos, se analizaron por medio de una ANOVA de medidas repetidas con el programa SPSS 9.0. Ante la ausencia de esfericidad fue necesario corregir los grados de libertad según el método de Maxwell y Delaney (Schneider, 1993).

## RESULTADOS

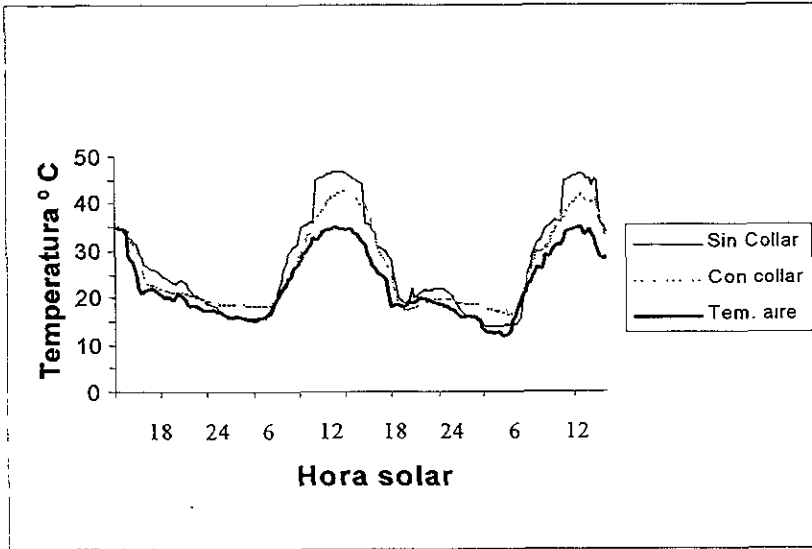
### Temperatura del ápice

Las diferencias entre los tratamientos con collar y sin collar pueden ser de hasta 4°C durante el día y de -3°C durante la noche (Gráfica 2.1) El collar marcescente, tiene un efecto significativo en la temperatura del ápice (Gráfico 2.1) La triple interacción (Tabla 2.1) nos dice que los diferentes tratamientos (con collar y sin collar) tienen diferentes temperaturas, ya que en la madrugada la temperatura del ápice se encuentra más baja en las plantas sin collar Pero al mediodía ocurre al revés; nos dice también que las diferencias observadas son distintas entre días, ya que las diferencias son más marcadas el segundo día (Gráfica 2.1)

Tabla 2.1 Resultados de la ANOVA de medidas repetidas para determinar el efecto del collar marcescente en la temperatura del ápice, durante dos ciclos seguidos de 24 horas cada uno

Fuente	G. L. Efecto	C. M. Efecto	G. L. Error	C. M. Error	F	p
Hora	1.62	39083.14	3.24	380.67	102.66	0.002
Día x Hora	9.79	90.40	19.58	2.34	38.47	<0.0001
Trat x Día x Hora	9.79	14.06	19.58	2.34	5.98	0.0005

Gráfica 2.1 Marchas de la temperatura del aire y del ápice en plantas con collar y sin collar marcescente durante dos ciclos seguidos de 24 horas cada uno.



### Temperatura del tallo

Existe un efecto del collar en la marcha de temperaturas del tallo. Las diferencias pueden ser de 3° C durante el día y de -1°C durante la noche (Gráfica 2.2; Tabla 2.2). La orientación parece no tener ningún efecto sobre la temperatura del tallo (Tabla 2.2). Nuevamente encontramos que la triple interacción entre día y tratamiento es significativa debido a que la temperatura del tallo sigue un comportamiento muy semejante al del ápice (Gráfica 2.2).

Gráfica 2.2. Marcha de la temperatura del aire y del tallo en plantas con collar y sin collar marcescente durante dos ciclos seguidos de 24 horas cada uno. La temperatura graficada es el promedio de las temperaturas en las cuatro direcciones.

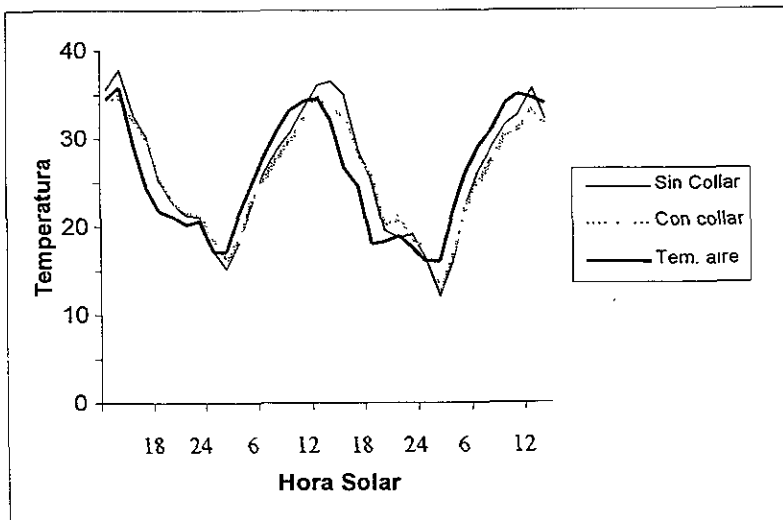


Tabla 2.2. Tabla de ANOVAR para los datos de temperatura del tallo a distintas orientaciones, cada hora durante dos ciclos seguidos de 24 horas cada uno.

Fuente	G. L. Efecto	C. M. Efecto	G.L. Error	C. M. Error	F	p
Tratamiento	1	27.89	8	2.00	13.88	0.005
Orientación	3	0.94	8	2.00	0.47	0.70
Día	1	101.79	8	0.98	103.61	<0.0001
Hora	3.48	6343.03	27.84	3.05	2078.85	<0.0001
Trat. x Hora	3.48	52.44	27.84	3.05	17.18	<0.0001
Día x Hora	5.70	37.58	45.66	0.81	46.13	<0.0001
Trat. x Día x Hora	5.70	3.27	45.66	0.81	4.02	0.004

## DISCUSIÓN

Hay una menor oscilación de la temperatura en las plantas con collar que en las plantas sin él, siendo más evidente el segundo día. Esto pudiera deberse a que durante el primer día la planta no tuvo suficiente tiempo para calentarse. Las hipótesis planteadas por Smith (1979) y Mabbey (1986), acerca de que el collar tiene un efecto de amortiguamiento de las temperaturas más altas y más bajas durante el día, en la zona del ápice y del tallo, se cumplen para *Yucca periculosa*.

Las temperaturas máximas alcanzadas en el ápice y en el tallo son mayores en plantas sin collar. Las diferencias en las temperaturas máximas se puede atribuir al aislamiento contra la radiación que proporciona el collar, ya que la temperatura del aire permanece muy por debajo de la temperatura de las plantas con o sin collar.

Un proceso fisiológico muy importante como la fijación de  $\text{CO}_2$ , se puede ver afectado por un cambio en las temperaturas óptimas, de intercambio gaseoso, durante las noches ya que, el intercambio gaseoso disminuye cuando las temperaturas nocturnas aumentan debido a que el cierre de estomas es obligado por las altas temperaturas (Tabla 2.3) (Nobel, 1988).



Tabla 2.3 de temperaturas óptimas para la fijación de CO<sub>2</sub> y temperaturas de inhibición del 50% de absorción celular en agaves, (Nobel,1988)

Especies	Temperaturas °C del aire que inhiben 50% de la absorción celular de "tinte vital" (rojo neutro en el clorenuquima)	Temperatura del aire Día/Noche °C/°C	Temperatura óptima para fijación de CO <sub>2</sub> (°C)
<i>Agave americana</i>	63.8	10/10 30/30	11.6 18.6
<i>Agave deserti</i>	62.8	10/10 30/30	15.2 17.8
<i>Agave angustifolia</i>	62.6	*N. D. *N. D.	*N. D.
<i>Agave lechugilla</i>	64.7	*N. D. *N. D.	*N. D.
<i>Agave utahensis</i>	57.2	10/10 30/30	10.4 19.8

\*No Disponible

Las altas temperaturas también pueden tener consecuencias importantes en las relaciones hídricas del organismo, ya que la conductividad y la permeabilidad son dos fenómenos que se ven afectados con un incremento en la temperatura de los tallos (Tabla 2.3) (Didden-Zopf y Nobel, 1982). En el género *Yucca*, el cáudice es una de las principales fuentes de almacenaje de agua (McCledon, 1908), la pérdida de la conductividad y la permeabilidad de las células que almacenan agua en el tallo, tiene un efecto directo sobre la presión osmótica del sistema, afectando drásticamente a las relaciones hídricas de la planta (Nobel, 1982).

Un aumento de 10 °C en las temperaturas del ápice de agaves puede provocar la muerte de los individuos a corto o mediano plazo, dependiendo del tiempo de exposición a estas temperaturas (Nobel, 1988).

Las temperaturas mínimas óptimas nocturnas para la captación de CO<sub>2</sub> para

agaves oscilan entre 10°- 15° C y alrededor de 20° C para las diurnas (Tabla 2.3), en el desierto del medio oeste de los Estados Unidos (Nobel, 1988). Se ha encontrado que para *Agave deserti* el rango de temperaturas de aclimatación va de -8° a los 60 °C. Hay que recordar que éstos datos corresponden a un desierto de temperaturas extremas (60° C /-5° C, día/noche) Nobel (1984). Teniendo ésto como antecedente, tenemos que notar que *Yucca periculosa* habita una zona en donde las temperaturas máximas alcanzan los 40 ° C y que la mayoría de los estudios realizados sobre temperaturas óptimas para distintos aspectos del metabolismo (intercambio gaseoso, captación CO<sub>2</sub>, fotosíntesis, etc), se han realizados en agaves que habitan zonas en donde las temperaturas superan por mucho las registradas en el Valle de Tehuacán.

Tomando como base los datos de los estudios realizados en agaves en zonas muy extremas, muy probablemente las diferencias encontradas, tanto en el ápice como en el tallo, no sean fisiológicamente significativas. Aún así hay que tomar en cuenta que *Yucca periculosa* no crece en los desiertos con temperaturas tan extremas como, por ejemplo, *Agave deserti* y se encuentra adaptada al rango de temperaturas que se presentan en la zona de estudio. Bajo tales condiciones, una diferencia de cuatro grados en el ápice y tres grados en el tallo puede ser importante para el organismo.

El origen del género *Yucca* se localiza en desiertos sumamente extremos, como el Sonorense (Piña, 1980; Alvarez de Zayas, 1989). Posiblemente en tales ambientes, el collar podría producir una diferencia mayor en las temperaturas del ápice y del tallo, o bien reducir la temperatura máxima unos pocos grados que serían críticos en condiciones tan extremas como las registradas en el desierto Sonorense. En tal escenario, el collar pudo ser adaptativo en los ancestros más norteños de la especie bajo estudio.

## CAPITULO III

### EL CRECIMIENTO COMO UNA MEDIDA DE LA ADECUACION

El agua es un factor limitante para el desarrollo de las plantas en ambientes áridos, debido que es un factor esencial dentro de su metabolismo, así como el por medio por el que las plantas obtienen los nutrimentos minerales del suelo. La producción primaria depende directamente de la entrada de lluvia al sistema (Hadley y Szarek, 1981). El papel de la temperatura en el crecimiento también es muy importante, ya que juega un papel clave en el control de las reacciones bioquímicas, directamente dentro de los procesos metabólicos e indirectamente a través del proceso físico de la transpiración durante el periodo de estrés hídrico (Downs y Hellmers, 1975)

Tanto las altas temperaturas como una deficiencia de agua pueden retardar o incluso detener el crecimiento de una planta, debido a que la poca disponibilidad de agua puede impedir el transporte adecuado de nutrientes dentro de la planta y, las altas temperaturas pueden obligar a las plantas a transpirar para compensar la ganancia de calor (Levitt, 1974)

La madurez sexual en las plantas leñosas está frecuentemente determinada por el tamaño del individuo (Harper y White, 1974 en Donovan y Ehleringer, 1991). La tasa de crecimiento del individuo es afectada por características del medio (agua, nutrientes, temperatura, etc.) y por características de sus estados de desarrollo, que determinan la asignación de recursos a diferentes funciones como crecimiento y reproducción (Donovan y Ehleringer, 1992;1991).

El crecimiento puede ser, entonces una medida de la adecuación. Estudios sobre dos especies de *Yucca*, *Y. baccata* y *Y. elata*, reportando que el crecimiento vegetativo de estas

especies está estrechamente relacionado con la disponibilidad de agua en el ambiente y que la reproducción se lleva a cabo en individuos que han presentado mayor número de periodos de crecimiento vegetativo. A su vez relacionados con años de lluviosos (Wallen y Ludwig, 1978).

En los capítulos anteriores se demostró que el collar puede conferir ciertas ventajas a los organismos que lo presentan con respecto a la intercepción de agua y la termoregulación. Sin embargo no sabemos si el agua interceptada tiene un efecto sobre la planta, y ni siquiera si esa agua esta realmente accesible. Sabemos que la temperatura de crecimiento puede afectar a las plantas, pero no sabemos si las pequeñas diferencias observadas en éste trabajo, sean suficientes para perjudicar a las yucas. Una forma de evaluar si el collar tiene repercusiones sobre la adecuación de los individuos es a través del crecimiento.

La presencia del collar, al incrementar la disponibilidad de agua puede incrementar la tasa de crecimiento, por que la madurez sexual se puede presentar en plantas más jóvenes (Harper y White, 1974 en Donovan y Ehleringer, 1991). La edad a la primera reproducción es el atributo de historia de vida que tiene un mayor impacto sobre la adecuación. La maduración temprana tiene dos ventajas: los organismos reducen la probabilidad de morir antes de reproducirse y el número de generaciones por unidad de tiempo se incrementa (Stearns, 1992)

El collar tiene efecto sobre la temperatura del ápice, al disminuir y amortiguar las temperaturas máximas y mínimas, lo que en procesos fisiológicos es importante ya que como anteriormente se menciona, existen temperaturas óptimas para procesos fisiológicos claves en el crecimiento, como por ejemplo el intercambio gaseoso, fotosíntesis, permeabilidad y conductividad celular de algunas plantas (Nobel, 1988)

Una yuca que crezca rápido y alcance la más rápidamente madurez y la talla reproductiva gozará de los beneficios de una reproducción temprana sin costos asociados a ella (semillas más pequeñas o de menor calidad, menor número de semillas y una disminución en la esperanza de vida, todo esto asociado a la asignación de recursos que tienen que hacer los individuos a los órganos de reproducción (Stearns, 1992)) debido a que la yuca es un individuo normal en cuanto a su tamaño, pero el tiempo que requirió para llegar a él es menor. La tasa de crecimiento puede estar cercanamente relacionada con la adecuación

Se está, pues, muy cerca de abordar la tercera etapa sugerida por Wainwright y Reilly (1994) para de poner a prueba una adaptación, esto es, evaluar si el collar afecta la adecuación de *Yucca periculosa*, siendo el crecimiento un buen indicador de ésta. Un mayor crecimiento sería evidencia de que los fenómenos físicos, temperatura y/o disponibilidad de agua, tienen una repercusión biológica. Por lo que el objetivo del presente estudio fue determinar si el collar tiene un efecto sobre el crecimiento de *Yucca periculosa*

El presente capítulo integró los niveles morfológicos y fisiológicos para resaltar la importancia ecológica del collar marcescente. Entrando al nivel del efecto que tiene el desempeño del collar en la adecuación de la yuca

## MATERIAL Y METODOS

El crecimiento puede ser evaluado con crecimiento de todo el individuo (peso fresco, peso seco), o con la producción de algunas partes del mismo (hojas, ramas, aumento en el grosor del tronco, etc) (Lambers *et al*, 1998). Los costos metabólicos de cada una de estas estructuras varían dependiendo de los elementos necesarios para elaborarlos (proteínas, carbohidratos, minerales) y la disponibilidad de ellos. El crecimiento en agaves es fácilmente monitoreado por el conteo del número de hojas que se desprenden del "cogollo", sobre un periodo determinado de tiempo (Nobel, 1994, Arizaga, 1998).

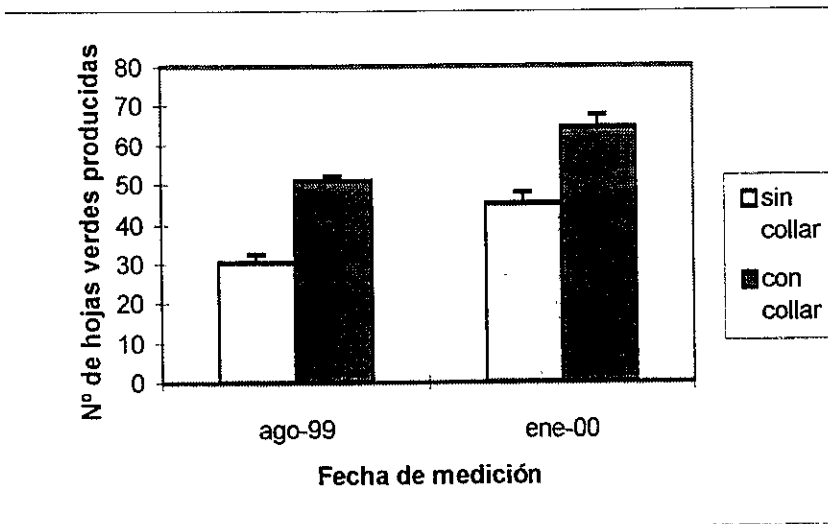
Para determinar si el collar juega un papel importante en el crecimiento de *Yucca periculosa*, se utilizaron las plantas del experimento de escurrimiento de ambos tratamientos. Se marcaron con pintura indeleble las últimas hojas que se desprendieron del "cogollo" (ápice) antes de la temporada de lluvias. Se contó el número de hojas verdes nuevas al final de la época de crecimiento (en enero, una vez que hubo concluido la época de lluvias asociadas a ciclones y nortes, que tienen lugar a finales de año).

Puesto que los conteos presentan una distribución Poisson, más que normal, la producción de hojas nuevas hasta enero se analizaron mediante un modelo log-lineal, asumiendo en el error una distribución Poisson. El modelo se ajustó para corregir la sobre-dispersión de los datos y obtener las significancias correctas con el paquete estadístico GLIM 4.0 (Crawley, 1993)

## RESULTADOS

Las plantas con collar desarrollaron un mayor número de hojas nuevas ( $X^2= 26.65$ ,  $p<0.0001$ ). La presencia o ausencia del collar determina en gran medida el crecimiento de las yucas ( $R^2=0.59$ ). Las diferencias entre tratamientos fue evidente desde el mes de agosto, tendencia que se mantuvo hasta enero del 2000 (Gráfica 3.1)

Gráfica 3.1 Número de hojas nuevas producidas por individuos de *Yucca periculosa* con collar marcescente y sin collar. En ambos casos se muestran las hojas producidas desde agosto. Graficado el error estándar.



## DISCUSIÓN

Las plantas con collar desarrollaron un mayor número de hojas verdes. Posiblemente esto se deba a que, siendo el collar un mecanismo de captación de agua y un eficiente escurridor de la misma, las plantas que lo conservaron obtuvieron una mayor cantidad de agua. Esto concuerda con las observaciones que se han hecho en otras yucas, dónde la disponibilidad de agua determina la tasa de crecimiento (Wallen y Ludwing, 1978)

La activación de algunos procesos fisiológicos importantes, como el crecimiento, ocurre sólo cuándo un factor regulador rebasa ciertos valores umbrales (Sala y Laeunroth, 1982). Si el collar no sólo capta y escurre la lluvia, sino que lo hace cuando las cantidades de ésta son muy bajas, entonces las plantas con collar pueden obtener la cantidad de agua umbral para empezar a crecer, lo que se reflejaría a la larga en una mayor adecuación.

El collar puede beneficiar el crecimiento por dos vías: 1) mediante la eficiente captación y escurrimiento del agua, permitiendo que este recurso este disponible para la planta; 2) protección térmica. El agua es un recurso limitante para la planta, ligado a muchos procesos fisiológicos. Uno de gran importancia es el intercambio gaseoso que se activa sólo ocurre cuándo la planta tiene suficiente humedad. El intercambio gaseoso está ligado a la fotosíntesis y, por lo tanto, a los recursos que la planta puede emplear para el crecimiento. La protección contra las altas temperaturas permite el funcionamiento de las enzimas en el metabolismo (respiración, fotosíntesis) de la planta y una pérdida de agua mínima a consecuencia de la transpiración. A temperaturas óptimas, el metabolismo del ápice puede ser más rápido y eficiente, resultando una mayor tasa de producción de hojas



Las plantas con collar produjeron un mayor número de hojas, es decir su tasa de crecimiento es mayor. Siendo la madurez sexual y la reproducción aspectos dependientes de la talla, la adecuación de *Y. periculosa* puede estar íntimamente ligada a la existencia de dicha característica morfológica.

## DISCUSIÓN GENERAL

Autores como Rzedowski (1968); Solbrig *et al* (1977) y Schimper (1903 en Ramírez de Arellano, 1996), se refieren a las características xeromórficas como adaptaciones y morfológicas que presentan las plantas de las zonas áridas en respuesta a la baja disponibilidad de agua y las altas temperaturas propias de estas zonas.

La planta al transpirar pierde calor pero también pierde agua. En un ambiente en donde la disponibilidad de agua es tan importante como la temperatura, lo anterior puede orillar a la planta a una disyuntiva entre la pérdida de agua para compensar posibles daños por altas temperatura o conservar el agua. Al interrumpirse los procesos metabólicos se ven afectados aspectos tan importantes como el crecimiento, teniendo consecuencias directas en la adecuación del individuo.

La disponibilidad de agua es un factor que puede limitar el crecimiento (Donovan y Ehleringer, 1992) y la temperatura puede retardarlo o detenerlo (Lambers *et al*, 1998). La presencia de un mecanismo que permita simultáneamente mayor obtención de agua y protección contra las altas temperaturas, favorecerá el crecimiento y que se alcance la talla reproductiva antes que otras plantas dentro del mismo ambiente y por lo tanto reproducirse antes y tal vez mayor número de veces.

Podemos concluir que el collar es una adaptación de *Yucca periculosa* a las zonas áridas ya que su ausencia tiene efectos negativos en el crecimiento, y probablemente en la adecuación, pues en algunas plantas la reproducción esta frecuentemente en función del tamaño (Kozłowski, 1999; Donovan y Ehleringer, 1991).

Nobel (1988) menciona que los experimentos en donde se trata de medir los efectos de la temperatura en plantas, en el campo, son difíciles de interpretar ya que existen

factores ambientales, como la humedad, la radiación solar, etc., que son difíciles de controlar. Por lo tanto es difícil también saber si la temperatura o el agua, cada uno por separado, tienen mayor influencia sobre la adecuación de *Yucca periculosa*. La aparición evolutiva del collar pudiera deberse a un efecto sinérgico de ambos factores.

La diversificación del género *Yucca* tiene su origen en las zonas de baja disponibilidad de agua y temperaturas extremas. Estas dos características podrían tener un impacto negativo sobre la fisiología, metabolismo y por lo tanto en la adecuación de los organismos. La presencia del collar puede minimizar los efectos de la temperatura y maximizar la captación de agua por parte de la roseta y ser un eficiente escurridor de esta agua. Se propone que se realicen los estudios que conduzcan a la comprobación de dicha hipótesis.

Martins (2000) sugiere para comprobar si ciertas características son adaptativas, realizar estudios similares en zonas en donde se encuentre la especie estudiada pero que las condiciones ambientales contrastantes, para evaluar por segunda vez la importancia de su presencia en lugares en donde no sea requerida

## CONCLUSIONES

- El collar es un mecanismo eficiente de captación y escurrimiento el agua hacia las raíces, especialmente bajo precipitaciones someras
- El collar es un mecanismo de aislamiento térmico del ápice meristemático y del tallo de *Yucca periculosa*
- El efecto positivo del collar en la disponibilidad de agua y en la protección del tallo contra altas temperaturas, ocasiona un mayor crecimiento en las plantas.
- Si el crecimiento tiene efecto determinante en la adecuación de una planta, entonces el collar podría ser una adaptación de las plantas a las zonas áridas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

## BIBLIOGRAFIA.

- Alvarez de Zayas, 1989 Distribución y posible origen de las agavaceas. Revista del Jardín Botánica Nacional. **10** (1) 25-36 .
- Arizaga, J. S 1998 "Biología reproductiva de *Agave macroacantha* Zucc. en Tehuacán, Puebla. Tesis Doctoral. Fac Ciencias U.N.A.M México.
- Briones, L. 1992 Competencia de plantas desérticas. Inferencias del patrón de distribución y evidencias experimentales de los efectos de tres formas de vida del desierto Chihuahuense. Tesis de Doctorado, Centro del Ecología UNAM. México, D F.
- Cabrera, H. M., F Rada and L. Cavieres 1998. Effects of temperature on photosynthesis of two morphologically contrasting plant species along an altitudinal gradient in the tropical high Andes. Oecologia **114**: 145-152 .
- Campbell, R. S. and J G. Keller (1932) Growth and reproduction of *Yucca elata*. Ecology **13**(4):365-374 .
- Clary, K. H and B Simpson. 1995 Systematics and character evolution of the genus *Yucca* L. (Agavaceae): Evidence from morphology and molecular analyses Boletín de la Sociedad Botánica de México **56**. 77-88.
- Cody, M L. 1986. Structural niches in plant communities. Community Ecology
- Cody, M L. 1989. Growth-form diversity and community structure in desert plants. Journal of Arid Environmental **17**: 199-209.
- Crawley, M. J. 1993 GLIM for Ecologist. Blackwell Scientific Publications. Oxford 379 pp.

- Dávila, A. P., Villaseñor, J. L., Medina R., Ramírez, A., Salinas A., Sánchez-Ken J., Tenorio P. 1993. Listados florísticos de México X. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. México, D. F. Instituto de Biología. U.N.A.M.
- Didden-Zopf, B and P. S. Nobel 1982 High temperature tolerance and heat acclimation of *Opuntia bigelovii*. Oecología (Berl.) **52**: 176-180
- Donovan, L. A. and J. R. Ehrlinger 1992 Contrasting water-use patterns size and life history classes of a semi-arid scrub Functional ecology **6**: 482-488.
- Donovan, L. A. and Ehrlinger 1991 Ecophysiological differences among juvenile and reproductive plants of several woody species. Oecologia **86**: 594-597.
- Downs, R. J. and H. Hellmers. 1975 Environmental and the Experimental Control of the Plant Growth. Edit. Academic Press, London.
- Eguiarte, L 1995 Hutchinson (Agavales) vs Huber y Dahlgren (Asparagales). análisis moleculares sobre filogenia y evolución de la familia Agavaceae *sensu* Hutchinson dentro de las monocotiledóneas Boletín de la Sociedad Botánica de México **56**: 45-46
- Ehleringer, J. M., S. L. Phillips, W. S. F. Schuster and D. R. Sandquist 1991. Differential utilization of summer rains by desert plants. Oecología **88**: 430-434
- Farnsworth, K. D. and K. J. Niklas. 1995. Theories of optimization form and function in branching architecture in plants. Functional Ecology **9**: 355-363.
- Feten, M., M. Gashaw, P. Nauke and E. Beck. 1998. Microclimatic and ecophysiological significance of the tree-like life-form of *Lobelia rhynchopetalum* in a tropical alpine environment. Oecologia **113**: 332-340

- Flores, M. A. 1994. Papel de la *Mimosa luisana* en la estructura de la comunidad y su relación con *Neobuxbania tetetzo* en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de Doctorado, Centro de Ecología. UNAM. México, D. F.
- Gentry, H S 1982 Agave of continental North America. University Arizona. Press Tucson.
- Hadley, N. F. and S. R. Szarek 1981 Productivity of desert ecosystems BioScience 31 747-753
- Hernández, L. 1995 Análisis cladísticos de la familia Agavaceae. Boletín de la Sociedad Botánica de México 57 57-68
- Herwitz, L. 1987. Episodic stemflow inputs of magnesium and potassium to a tropical rain forest, flow diaring heavy rainforest Selbyana 13:62-71.
- Herwitz, L. and M Slye 1995 3-Dimensional modeling of canopy tree interception of the wind driven rain-fall Journal Hydrology 68:1-4
- Kozlowski, J 1999. Adaptation. a life history perspective. Oikos (Copenhagen) 86. 185-194
- Lambers H., F S. Chapin III and T L. Pons 1998 Plant physiological Ecology Edit Springer. U. S. A. 540 pp.
- Levitt, J. 1974. Introduction a Plant Physiology. Edit. Mosby Company Saint Louis. U. S. A.
- Mabberley, D J.(1986) Chap 4: Adaptative syndromes of the Afroalpine Species of *Dendronecio*. 81-100 pp.
- Martins, E. P 2000. Adaptation and the comparative method. Trends in ecology and evolution. 5 (7) 291-295

**ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA**

- McClendon, J. F. 1908. On Xerophytic adaptations of leaf structure in yuccas, agaves and nolinus. American Naturalist 17: 308-316
- Monasterio, M.. 1986. High Altitude Tropical Biogeophy Chap 3 Adaptative strategies of *Espeletia* in the Andean Desert Páramo. Oxford University Press.
- Monasterio, M y Sarmiento, L.1991 Adaptative radiation of *Espeletia* in the cold Andean Tropics Trend in ecology and evolution 6(12) 387-391
- Nobel, P. S. 1980. Influences of minimum stem temperatures on ranges of Cacti in Southwestern United State and central Chile. Oecología (Berl) 47: 10-15
- Monson, R. K. and S. D. Smith 1982 Seasonal water potential componentes of Sonoran Desert Plants Ecology 63 (1) 113-123
- Montaña, C y A. Valiente 1998 Floristic and life-form diversity along an altitudinal gradient in an intertropical semiarid mexican region The Southwest Naturalist 43 25-39
- Nobel, P. S. 1984. Extreme temperatures and thermal tolerances for seedlings of desert succulents. Oecología (Berl) 62. 310-317
- Nobel, P. S.1988. Environmental Biology of Agave and Cacti Cambridge University Press, Cambridge 262pp.
- Nobel, P. S. 1994. Remarkable Agaves and Cacti. Nueva York Oxford University Press 136 pp.
- Parkhurst, D. F and O. L. Loucks 1972. Optimal leaf size in relation to environment Journal of Ecology 60: 505- 537.



- Peters, E.M.,1993.Variaciones micro climáticas de un desierto intertropical en el centro de México. Algunas implicaciones sobre la vegetación. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias México, D. F 413pp
- Piña, I 1980. Geographic Distribution of the Genus *Yucca*. Cactus and Succulent Journal 52: 277-281.
- Ramírez de Arellano, J F.-1996. Escurrimiento caulinar y eficiencia para la captación de agua en cinco especies de plantas del valle de Zapotitlán Salinas, Puebla Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. UNAM. México, D. F. 54 pp
- Rzedowski, J 1962. Contribución a la Fitogeografía Florística e Histórica de México I. Algunas consideraciones acerca del Elemento endémico en la Flora Mexicana Boletín de la Sociedad Botánica de México. 27 52-65.
- Rzedowski, J.1978. Vegetación de México. Limusa. México, D. F 432 pp
- Rzedowski,J 1968.Las principales zonas áridas y su vegetación, Bios 1: 4-24
- Salas, O. E. and W. K. Lauenroth 1982. Small rainfall events: An ecological role in semiarid regions. Oecologia (Berl.) 53: 301-304.
- Scheiner, S M.1993 Design and analysis of ecological experiments. Chapman & Hall London, Inglaterra.445 pp
- Smith, A. P. 1974. Bud temperature in relation to nyctinastic leaf movement in an Andean giant rosette plant Biotropica 6(4): 263-266.
- Smith, A. P 1979 Function of Dead Leaves in *Espeletia schultzii* (Compositae) an Andean Caulescent Rosette Species Biotropica 11(1) 43-47.
- Smith, S D. and J A. Ludwig. 1978 Further studies on growth patterns in *Yucca elata* Engelm (Liliaceae). The Southwestern Naturalist 23 (1):145-150.

- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life history traits. Oxford University Press. Oxford
- Tromble, J. M. 1988. Water interception by two arid land shrubs. Journal of Arid Environments 15. 65-70.
- Valiente, B. L. 1991. Patrones de precipitación en el Valle semiárido de Tehuacan. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. UNAM México D. F.
- Villaseñor, J., Dávila, P. y F. Chiang. 1990. Fitogeografía del Valle Tehuacán-Cuicatlán. Boletín de la Sociedad Botánica de México 50: 135-149.
- Wainwright, P. C. and S. M. Reilly. 1994. Ecological morphology: Integrative organismal biology. The University of Chicago Press. U. S. A. 367 pp.
- Wallen, D. R. and J. A. Ludwig. 1978. Energy dynamics of vegetative and reproductive growth in spanish bayonet (*Yucca baccata* Torr.). The Southwestern Naturalist 23 (3): 409-422.
- Zavala, H.J. 1982. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de las especies. Biotica 7(1) 99-119.