

00381

lej.  
8

UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTONOMA DE MEXICO

-----  
-----  
FACULTAD DE CIENCIAS

"Relaciones hídricas en especies de Piper de diferentes micro hábitas en una selva alta perennifolia".

T E S I S  
Que para obtener el grado de  
MAESTRO EN CIENCIAS  
(BIOLOGIA)

presenta

Clara Leonor Tinoco Ojanguren

Septiembre, 1986

México, D.F.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



## **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 está 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.

## CONTENIDO.-

AGRADECIMIENTOS.....	1
RESUMEN.....	ii
PRESENTACION.....	1
ANTECEDENTES.....	3
Flujo de agua en el continuo suelo-planta-atmósfera...	3
Efectos del déficit hídrico en plantas.....	5
Mecanismos de resistencia a la sequía.....	9
Mecanismos de resistencia a la sequía en un contexto ecológico.....	14
Relaciones hídricas en plantas de selva alta perennifolia.....	16
OBJETIVO.....	22
MATERIAL Y METODOC.....	23
1) Descripción del área de estudio.....	23
2) Especies estudiadas.....	25
3) Caracterización de las especies a nivel de relaciones hídricas.....	29
a) La técnica de la cámara de presión y el análisis de isotermas.....	29
b) Periodos de muestreo.....	33
c) Determinación de la variación diurna y estacional del potencial hídrico y sus componentes osmótico y de turgencia.....	33
i) Potencial hídrico.....	33
ii) Potenciales osmóticos y de turgencia.....	33
d) Respuesta estomática.....	35
e) Ajuste osmótico diurno.....	35
f) Caracterización del microclima.....	35
RESULTADOS.....	38
Características microclimáticas.....	38
Variación diurna y estacional del potencial hídrico.....	44
Variación diurna y estacional de potenciales osmóticos.....	51
Variación diurna y estacional de potenciales de turgencia.....	58
Variaciones de los potenciales hídrico y osmótico y su efecto en el potencial de turgencia.....	67
Variación estacional de módulos de elasticidad.....	70
Conductancia estomática.....	74
DISCUSION Y CONCLUSIONES.....	78
BIBLIOGRAFIA.....	83

## RESUMEN.-

Se presenta un estudio comparativo sobre las relaciones hídricas de especies de diferentes hábitats en la selva alta perennifolia de "Los Tuxtlas", Veracruz. El estudio se realizó con dos especies de *Piper*: *P. auritum* (heliófila) y *P. lapathifolium* (umbrófila). Se determinó la variación diurna y estacional del potencial hídrico y sus componentes osmóticos y de turgencia, así como la variación en conductancia estomática. También se cuantificó la variación diurna y estacional en los parámetros microclimáticos que determinan el gradiente de potencial hídrico en el continuo suelo-planta-atmósfera.

Los resultados indican que el incremento en déficit de presión de vapor determina la disminución del potencial hídrico en ambas especies. *P. auritum* está expuesta a déficit hídrico en cualquier época del año, mientras que *P. lapathifolium* está expuesta sólo en época de sequía, cuando el déficit de presión de vapor se incrementa bajo el dosel de vegetación. Durante la época de sequía, las dos especies muestran una disminución diurna en potencial hídrico de hasta 1.1 MPa. Sin embargo los valores de potencial de turgencia muestran una disminución menor, y así, se mantienen positivos en esta época. La variación que muestran los valores de potencial osmótico a turgencia total y del módulo de elasticidad ( $E_{max}$ ), indican que las dos especies mantienen valores positivos de turgencia por medio de un ajuste osmótico activo.

Se discute el posible significado ecológico de estos resultados.

## PRESENTACION.

La dinámica natural de regeneración de las selvas tropicales húmedas implica una interrelación íntima entre los factores abióticos y bióticos del ecosistema, que determina la sucesión progresiva de especies capaces de sobrevivir y reproducirse en microambientes determinados. El conocimiento más profundo de esta dinámica ha llevado a la concepción actual de las selvas, como un mosaico de vegetación formado por parches en diferentes estadios de desarrollo. La dinámica de cambio de este mosaico se da en el tiempo y espacio por la formación de claros producidos por fenómenos naturales o por el hombre y el proceso de sucesión que se genera en los mismos.

La sucesión de especies durante el proceso de regeneración, está determinada por factores externos (bióticos y abióticos) y las características intrínsecas de las especies, tanto fisiológicas como morfológicas, bioquímicas y de historia de vida que les permitan completar su ciclo de vida y reproducirse en condiciones determinadas (Gomez Pompa & Vazquez Yanes, 1985). Así, las características de las especies que se establecen en los primeros estadios sucesionales son distintas a las de las especies de estadios sucesionales tardíos (Bazzaz, 1979; Gomez Pompa & Vazquez Yanes, 1985). Se considera que la dinámica de claros ha tenido un papel importante como factor de selección en la modulación de estas características (Vazquez Yanes & Guevara Sada, 1985; Martínez Ramos, 1985).

El conocimiento de las características intrínsecas de las especies en condiciones naturales, nos permite entender de manera más profunda la distribución de las mismas en la dinámica de regeneración, al establecer las relaciones directas entre las especies particulares y su ambiente. Estas relaciones pueden conocerse a través del estudio de las adaptaciones de las especies a las condiciones ambientales de la etapa sucesional en que se establecen, y del estudio de los cambios ambientales durante la sucesión y su efecto sobre las especies particulares (Gomez Pompa & Vazquez Yanes, 1985).

La apertura de un claro implica un incremento en la energía luminosa que llega a niveles inferiores del dosel, aunado a esto se suceden cambios en temperatura, humedad relativa y disponibilidad de agua y nutrientes para las especies que se encuentran bajo el dosel y/o las colonizadoras; de tal manera que las características de las plantas de un hábitat particular están relacionadas con un ambiente complejo formado por la interacción de factores diversos.

Los pocos estudios autoecológicos realizados en selvas han considerado la variabilidad temporal y espacial de la luz como el factor más importante en la determinación de la distribución de las especies. No se ha considerado la interrelación de factores asociados con la variabilidad de la luz, como temperatura y disponibilidad de agua y nutrientes. Estos estudios han estado orientados principalmente al conocimiento de características fisiológicas relacionadas de

manera directa con la luz, como la fotosíntesis. Son necesarios los estudios en condiciones naturales que aborden la posible respuesta de las plantas a otros factores y permitan en un momento dado, entender la interacción de los factores en relación con las características de las especies y su distribución.

Es en este contexto en el que se ubica el presente estudio, como una contribución al conocimiento de las características fisiológicas de las especies que les permiten desarrollarse en determinadas condiciones. Particularmente, se pretende relacionar las características de relaciones hídricas de plantas de microhábitats contrastantes, con la disponibilidad espacial y estacional del agua en la selva alta perennifolia.

El área de estudio es la selva alta perennifolia de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz. Las plantas estudiadas son especies del género *Piper* de hábitats contrastantes. *Piper auritum*, heliófila colonizadora de claros grandes y *Piper lapathifolium*, colonizadora de claros pequeños, que se mantiene bajo el dosel de vegetación.

El trabajo está constituido por cuatro secciones. En la primera se presentan antecedentes sobre aspectos generales del flujo de agua en el continuo suelo-planta-atmósfera, los efectos del déficit hídrico en plantas y los mecanismos de resistencia a la sequía. Se revisa también la importancia ecológica de estos últimos. En la parte final de los antecedentes se considera la presencia de déficit hídrico en la selva alta perennifolia y su relación con procesos vegetales.

En materiales y métodos, se incluye la descripción del área de estudio, las características de las especies estudiadas y la base teórica de la metodología empleada. También se presentan algunas especificaciones del muestreo y la determinación del potencial hídrico y sus componentes osmótico y de turgencia.

En los resultados se presentan las características del microclima en las zonas en que se desarrollan las especies, así como la variación diurna y estacional de sus potenciales hídricos, de turgencia y osmóticos, y los cambios en conductancia estomática. Por último, se presenta una discusión general.

## ANTECEDENTES

### FLUJO DE AGUA EN EL CONTINUO SUELO-PLANTA-ATMOSFERA.

El agua es uno de los factores cruciales para la sobrevivencia de las plantas en condiciones naturales. Su importancia es tal que la variación en suministro de agua determina las zonas de tipo de vegetación, la estructura y productividad de las comunidades, la distribución continental y local de las especies y la fisonomía de la vegetación.

Su importancia deriva del hecho de que la expresión metabólica de la vida solo es posible en un medio acuoso. Por lo tanto, el agua es indispensable en todas las fases del ciclo de vida de las plantas. Así, la reactivación metabólica de los embriones en estado de latencia depende del grado de hidratación de la semilla. La hidratación de la misma dispara toda una serie de procesos a nivel molecular que permiten el inicio del crecimiento del embrión, para formar una plantula. El crecimiento posterior depende del grado de hidratación de las células que permita el mantenimiento del metabolismo y la presión de turgencia necesaria para la elongación celular. El establecimiento de la planta y su desarrollo, dependen de procesos metabólicos tan importantes como la nutrición mineral y orgánica; procesos directamente relacionados con el estado de hidratación de la planta. Por lo anterior es importante para la mayoría de las plantas mantener dentro de ciertos límites su estado de hidratación.

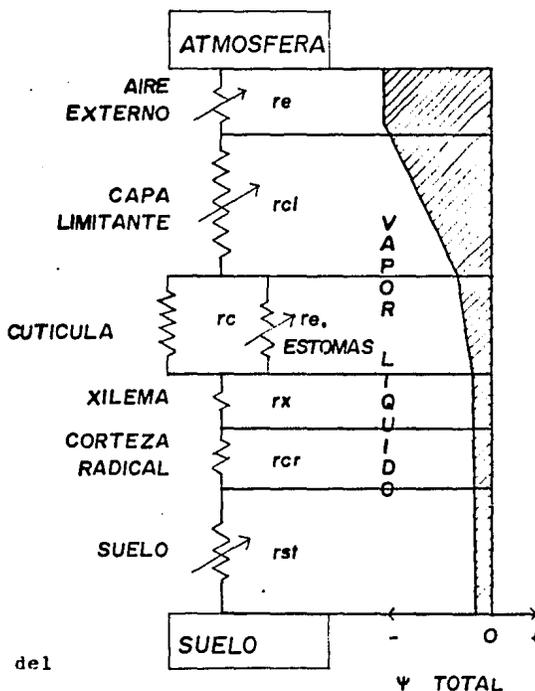
El estado hídrico de una planta esta determinado por el intercambio de agua con su ambiente, por lo tanto por el flujo de agua que se da en el continuo suelo-planta-atmosfera. El movimiento de agua a través de este continuo sigue un proceso termodinámico cuesta abajo, producido por la existencia de un gradiente de potencial hídrico que se forma del suelo a la atmosfera. Este gradiente determina la constante pérdida de agua de la planta a la atmosfera por transpiración, y así el flujo continuo de agua desde el suelo a través de la planta. El balance entre la pérdida de agua por transpiración y la toma de agua a través de las raíces determina el estado hídrico de las plantas.

El balance de pérdida y ganancia de agua depende de condiciones ambientales específicas (humedad relativa, temperatura ambiente, irradiación, disponibilidad de agua en el suelo) que determinan la magnitud del gradiente de potencial, y así las tasas de transpiración y toma de agua. Estas últimas estan influenciadas por factores intrínsecos de la planta (como la estructura del sistema radical, la proporción raíz / superficie aérea, y la magnitud de las conductancias a nivel de raíz, xilema y hojas) que controlan el flujo de agua a través de la misma hacia la atmosfera (fig.1).

El grado de hidratación de la planta (y por lo tanto su potencial hídrico) en condiciones naturales, varia diariamente, presentando un potencial hídrico máximo al amanecer, y mínimo al mediodía. Durante la tarde y la noche el potencial hídrico se recupera alcanzando otra vez el máximo en la madrugada. Esta variación diurna presenta una relación inversa con

**FIG. 1 RESISTENCIAS A LA CORRIENTE  
TRANSPIRATORIA EN EL CONTINUO  
SUELO-PLANTA-ATMOSFERA.**

(Tomado de Benecke, 1976)



$r_e$ =resistencia del  
aire.

$r_{cl}$ =resistencia de la  
capa limitante.

$r_c$ =resistencia de la cutícula.

$r_{e_s}$ =resistencia estomática.

$r_x$ =resistencia del xilema.

$r_{cr}$ =resistencia de la corteza radical.

$r_{st}$ =resistencia del suelo.

$\Psi$ =potencial hídrico.

la variación en la tasa transpiratoria, la cual es mínima al amanecer, máxima al mediodía y disminuye con la puesta del sol (fig.2).

La magnitud de variación del potencial hídrico cambia temporal y especialmente, dependiendo de la disponibilidad de agua en el suelo y el déficit de presión de vapor.

La restricción en el suministro de agua y/o el incremento en la demanda evaporativa del ambiente, pueden causar en la planta una disminución de potencial hídrico que le provocaría diversos efectos bioquímicos y fisiológicos.

#### EFFECTOS DEL DEFICIT HÍDRICO EN PLANTAS.

Se han realizado revisiones generales sobre los efectos del déficit hídrico en plantas (Hsiao, 1973; Levitt, 1980), así como revisiones particulares para plantas cultivadas (Day, 1981; Schulze & Hall, 1981) y mesófitas (Hanson & Hitz, 1983). Estas revisiones muestran que los efectos del déficit hídrico en las plantas son diversos y aún no se conocen totalmente, debido a que han sido evaluados generalmente en condiciones experimentales de ambientes controlados (ya sea "in vivo" o "in vitro") por inducción de la sequía con diferentes métodos. No se conocen en realidad los efectos conocidos en condiciones naturales en las cuales la naturaleza del déficit y sus posibles efectos pueden ser distintos. Además se tiene un conocimiento limitado de su efecto final sobre la productividad.

Los efectos producidos varían de acuerdo a la severidad y duración del déficit, el estado de desarrollo de la planta y la historia previa de las relaciones hídricas de ésta.

De manera general podemos hablar de efectos directos e indirectos, los cuales se manifiestan incluso con la presencia de déficits hídricos ligeros (disminución de pocos bars en potencial hídrico, o en contenido relativo de agua del 8 al 10 % según Hsiao, 1973). Los efectos se producen desde el nivel bioquímico, celular, hasta el nivel de adecuación de los individuos (determinado por efectos en crecimiento y reproducción).

En la fig. 3 se muestran algunos de los efectos producidos con diferentes déficits hídricos, aunque en plantas adaptadas a la sequía los efectos pueden producirse a potenciales hídricos mucho menores que los observados en la figura. Además los valores límites en los diferentes tipos de plantas pueden variar de acuerdo a su experiencia previa a déficits hídricos.

Una de las consecuencias más importantes de estos efectos diversos es la reducción de la productividad de la planta, debido a una disminución en la eficiencia fotosintética (Hsiao, 1973; Osmond et al, 1980; Schulze et al, 1980). Con base en esto se discuten algunos de los efectos.

La elongación celular parece ser uno de los procesos más sensibles a la disminución del potencial hídrico. Este proceso se ve afectado incluso con una pequeña disminución del mismo. El efecto está directamente relacionado con la disminución en potencial de turgencia, ya que ésta es requerida

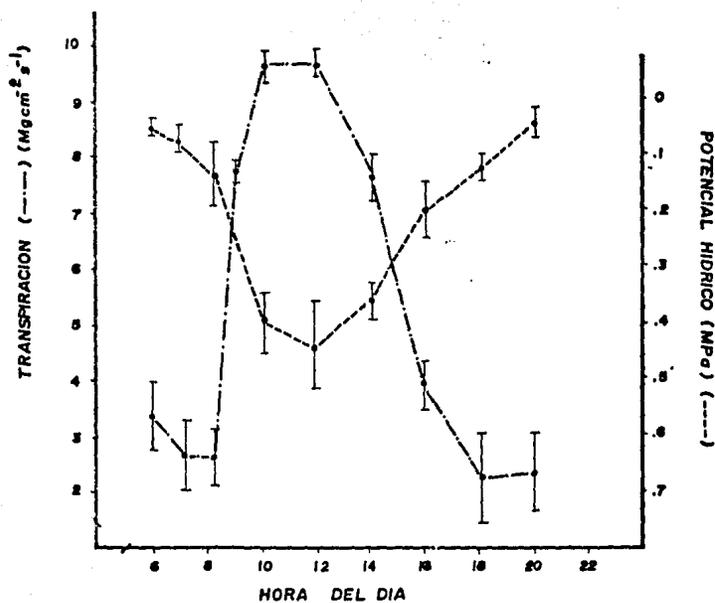


Fig. 2. Variación diurna de potencial hídrico y transpiración en Piper hispidum en época de lluvia (3 de sept.1983) (datos no publicados).

POTENCIAL DE AGUA (MPa)

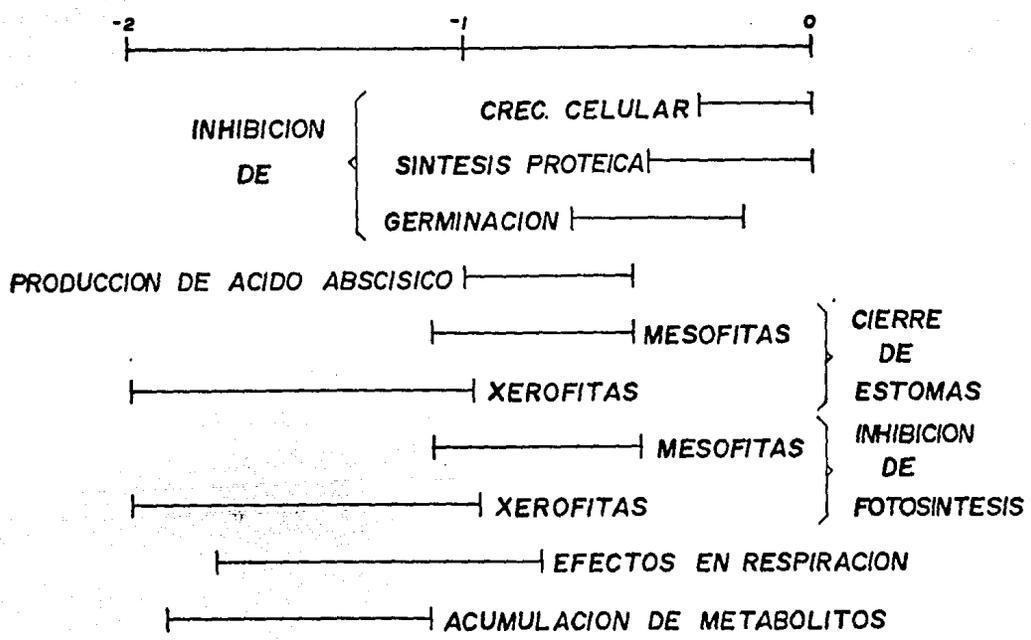


FIG. 3 NIVELES DE POTENCIAL HIDRICO QUE AFECTAN LOS PRINCIPALES PROCESOS FISIOLÓGICOS

(Tomada de Hsiao, 1973)

para estirar las paredes y facilitar el rompimiento de enlaces químicos. Además parece controlar la toma de solutos para inducir el proceso de crecimiento, puesto que se ha observado que en células de algas controla directamente el transporte de membrana (Cleland, 1971; Zimmerman, 1978). La reducción en el alargamiento celular disminuye la tasa de incremento del área foliar; así, en *Helianthus annuus* L, se observó una reducción del 25 al 30 % del área final de las hojas a un potencial de turgencia al amanecer de 0.35 a -0.60 MPa (Takami et al, 1981). La reducción del área foliar y/o el marchitamiento temporal de las hojas limita la cantidad de luz interceptada por la planta.

La pérdida de presión de turgencia produce también efectos directos en el grado de apertura de los estomas, induciendo el cierre estomático y por lo tanto la disminución en la toma de CO<sub>2</sub>. El umbral de potencial hídrico al cual se cierran los estomas varía de acuerdo con el tipo de planta. Las perennes del desierto como *Simmondsia chinensis* mantienen valores positivos de tasas fotosintéticas a potenciales hídricos tan bajos como -5.7 MPa (Adams & Binham, 1978). *Artemisa herba-alba* continúa fotosintetizando a un potencial hídrico de -16.3 MPa y a un potencial osmótico de 9.2 MPa (Kappen, 1972; citado por Levitt, 1980). Los efectos de la sequía en el cierre estomático y la fotosíntesis pueden tener consecuencias a largo y a corto plazo, modificando los cursos diurnos de transpiración y asimilación de CO<sub>2</sub> en diferentes épocas del año (ver: Ludlow & Wilson, 1971; Schulze & Hall, 1981).

La disminución de la tasa fotosintética causada por déficit hídrico puede involucrar factores distintos al cierre estomático. En algunos casos estos efectos parecen ser también causados por la disminución en presión de turgencia. Cambios en la presión de turgencia pueden afectar los eventos metabólicos de la fotosíntesis al producir cambios en las relaciones espaciales de los componentes celulares, por ejemplo, la alteración conformacional de acarreadores de electrones y/o enzimas unidas a membranas (Osmond et al, 1980). Aunque el papel de la presión de turgencia en estos aspectos no ha sido comprobado, experimentos "in vitro" han mostrado efectos del déficit hídrico en relación a un incremento en la resistencia mesofilica por disminución de la actividad de la ribulosa difosfato carboxilasa, inhibición de la reacción de Hill y de la fosforilación cíclica, disminución de la actividad del fotosistema II y de la síntesis de clorofilas (Hsiao, 1973; Levitt, 1980; Osonubi & Davies, 1980).

De manera resumida y secuencial los efectos del déficit hídrico en las plantas son los siguientes: La disminución del potencial hídrico en pocos bars produce una pérdida en el potencial de turgencia, que reduce el crecimiento del tallo y las hojas. Disminuye la síntesis de pared celular y proteínas en tejidos con potencial alto de crecimiento, decrece la división celular y los niveles de algunas enzimas como la nitrato reductasa. Los estomas comienzan a cerrarse con una consecuente disminución en la transpiración y asimilación de CO<sub>2</sub>; la traslocación de fotosintetatos decrece e incrementan

los niveles de citocininas en las hojas. El déficit hídrico severo puede causar la acumulación de prolina e inhibir la asimilación de  $CO_2$ .

No se conoce si los cambios metabólicos como la producción de ácido abscísico (ABA), betaína, prolina, hidrólisis de proteínas y disminución en la síntesis de proteínas son signos de daño o posibles mecanismos de respuesta a la sequía (Hanson & Hitz, 1982).

Es necesaria una evaluación de los posibles efectos del déficit hídrico en condiciones naturales pues, de acuerdo con los potenciales hídricos mínimos alcanzados en el día en diferentes épocas del año (tabla 1), incluso las plantas mesófitas de bosque tropical húmedo podrían estar expuestas a efectos producidos por déficit hídrico diariamente. Sin embargo se sabe de la existencia de características en las plantas como respuesta al déficit hídrico, las cuales se han estudiado principalmente en plantas de zonas áridas, y a partir de estos estudios se han podido precisar algunos de los mecanismos a través de los cuales las plantas resisten la sequía.

#### MECANISMOS DE RESISTENCIA A LA SEQUIA.

Se define resistencia a la sequía como el grado en que una planta puede tolerar el déficit de lluvia. Las plantas soportan los períodos de sequía mediante los llamados mecanismos de resistencia a la sequía. Estos mecanismos pueden ser características de naturaleza fenológica, morfológica, bioquímica y/o fisiológica, que permiten a las plantas tolerar el déficit de lluvia, ya sea manteniendo potenciales hídricos altos o tolerando la disminución de éstos.

Una clasificación de los mecanismos de resistencia a la sequía basada en las clasificaciones de Jones & Osmond (1981) y Levitt (1980) se muestra en la fig. 4. Las principales características de estos mecanismos propuestas por los mismos autores son las siguientes:

Escape a la sequía.- El mecanismo de escape a la sequía implica una respuesta a nivel del ciclo de vida de las plantas. Las plantas que poseen este mecanismo son anuales o efímeras, y pasan el período de sequía en forma de semilla. Inician su ciclo de vida con el comienzo del período de lluvias del año y lo completan antes de que el suministro de agua sea limitante; así, el escape a la sequía como un mecanismo de resistencia al déficit hídrico es cuestionable, pues la planta no está expuesta a éste.

Lo anteriormente dicho implica la ausencia de mecanismos de resistencia a la sequía en plantas efímeras. Sin embargo, se han encontrado este tipo de mecanismos sobre todo en plantas anuales de habitats en los que la regularidad de la lluvia no es muy constante y/o en habitats muy impredecibles (Mulroy & Rundel, 1977; Ehleringer & Forseth, 1980; Forseth & Ehleringer, 1980, 1982; Ehleringer, 1983a; Forseth et al, 1984).

Resistencia a la sequía.- Las plantas perennes o de ciclo de vida largo están expuestas a déficits hídricos diurnos

Tabla 1 . Valores minimos de potencial hidrico ( $\Psi$ ) reportados  
en plantas de diferentes habitats.

ESPECIES DE MANGLAR <sup>1</sup>	$\Psi$ min (MPa)
<i>Sonneratia alba</i>	5.7
<i>Avicennia marina</i>	5.4
<i>Aegiceras corniculatum</i>	5.2
<i>Ceriops tagal</i>	5.0
MESOFITAS DE CLIMA TEMPLADO <sup>1</sup>	
<i>Malus domestica</i>	2.6
<i>Sequoiadendron giganteum</i>	2.5
<i>Picea abies</i>	2.2
<i>Pyrus communis</i>	2.1
ESPECIES DE ZONAS ARIDAS <sup>1</sup>	
<i>Artemisa herba alba</i>	16.3
<i>Reamurea negevensis</i>	10.8
<i>Franseria deltoidea</i>	8.5
<i>Larrea divaricata</i>	8.2
<i>Simmondsia chinensis</i>	6.2
ESPECIES DE BOSQUE TROPICAL HUMEDO <sup>2</sup>	
<i>Trichilea cipo</i>	3.9
<i>Cordia alliodora</i>	1.9
<i>Araucaria cunninghamii</i>	1.5
<i>Flindersia collina</i>	3.0

<sup>1</sup> Richter, 1976.

<sup>2</sup> Doley, 1981.

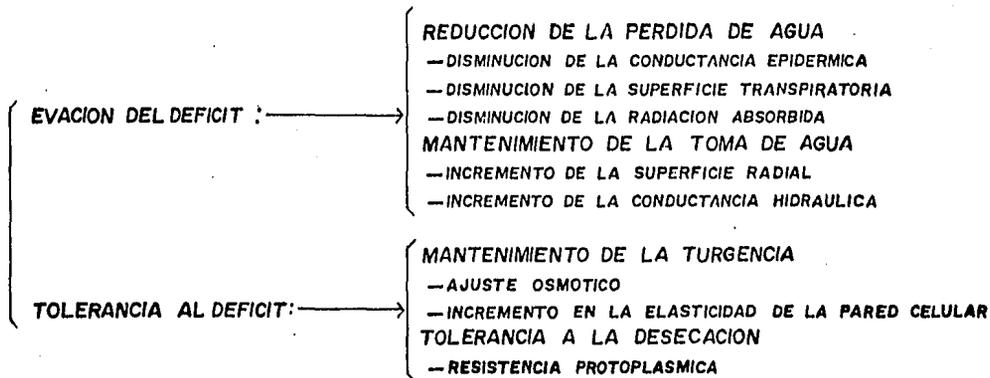
## FIG. 4 MECANISMOS DE RESISTENCIA A LA SEQUIA

( Jones et al., 1981 , Levitt, 1981 )

### 1) ESCAPE A LA SEQUIA:

- DESARROLLO FENOLOGICO RAPIDO
- PLASTICIDAD EN EL DESARROLLO

### 2) RESISTENCIA A LA SEQUIA



nos y/o temporales. En estas plantas se han encontrado dos tipos principales de mecanismos de resistencia a la sequía: los de evasión de la sequía y los de tolerancia a la sequía.

Los mecanismos de evasión de la sequía permiten a las plantas mantener potenciales hídricos altos aunque estén expuestas a déficits de agua externos. Dentro de éstos se distinguen dos tipos de mecanismos para evitar la sequía; uno es por reducción de la pérdida de agua, y el otro por el mantenimiento de tasas altas de toma de agua que permitan reponer la pérdida de agua por transpiración.

La evasión del déficit por ahorro de agua o reducción en la tasa de pérdida se logra principalmente a través de adaptaciones de naturaleza morfológica y anatómica, como las comúnmente presentes en xerófitas: barreras cuticulares, disminución de la proporción superficie/volumen, caducifolidad, presencia pelos, espinas y movimientos foliares (Felger & Lowe, 1967; Begg, 1980; Ehleringer, 1981, 1983). Estas características permiten una disminución en la pérdida de agua por transpiración, al disminuir la superficie transpiratoria y/o incrementar la reflexión de la luz incidente sobre la planta. Existen además adaptaciones de naturaleza fisiológica y bioquímica como el grado de sensibilidad estomática (Jarvis, 1980; Ludlow, 1980) y el tipo de metabolismo fotosintético (Mooney et al, 1974; Osmond, 1978; Ting, 1985).

La evasión por una rápida toma de agua que compense las tasas altas de pérdida, se logra a través de adaptaciones de naturaleza morfológica como una proporción alta de tejido conductor/ no conductor y de la relación raíz/tallo; también se presentan adaptaciones de naturaleza bioquímica que permiten un potencial grande de absorción de agua, como la mayor conductancia hidráulica en la raíz, y/o la posibilidad de variación del potencial osmótico radical que permita cambios en el punto de marchitez permanente. Estas adaptaciones son características de freatofitas. Este grupo es diverso y dependiendo de las condiciones ambientales las especies que lo forman pueden presentar variabilidad en las características adaptativas, como caducifolidad, fenología fuera de fase con la demanda evaporativa del ambiente y tolerancia a la sequía (Nielsen et al, 1981, 1984).

En las plantas que toleran la sequía el potencial de agua sigue el del suelo sin presentar efectos adversos a valores bajos de potencial hídrico. Las adaptaciones que permiten la tolerancia de potenciales hídricos bajos son: el mantenimiento de valores positivos de presión de turgencia y la resistencia protoplásmica.

La capacidad de las plantas para mantener potenciales de turgencia positivos aún a bajos potenciales de agua, es considerada como una ventaja adaptativa en habitats en que existe déficit hídrico. Esta importancia se debe al hecho de que los efectos metabólicos producidos por el déficit hídrico son consecuencia de una disminución en potencial de turgencia. La magnitud del potencial de turgencia depende de los valores del potencial osmótico y el grado de elasticidad de la pared celular (Oertli, 1976; Turner & Jones, 1980; Tyree & Jarvis,

El potencial de turgencia ( $P$ ) resulta de la diferencia entre el potencial hídrico ( $\psi$ ) y el potencial osmótico ( $\pi$ ) ( $P = \psi - \pi$ ) como  $\psi$  y  $\pi$  son valores negativos,  $\pi$  debe mantenerse a un valor más bajo que  $\psi$  para que la célula permanezca turgente. La disminución del potencial osmótico celular en respuesta al déficit hídrico, puede ser el resultado de un incremento en solutos osmóticos por disminución en el volumen de agua celular (por pérdida de agua de la hoja, o una redistribución de agua entre el simplasto y el apoplasto), o un incremento neto de solutos. Esto último se conoce como ajuste osmótico (Turner & Jones, 1980; Tyree & Jarvis, 1982; Morgan, 1984).

La capacidad de ajuste osmótico ontogenética, diurna y/o temporal, ha sido reportada en plantas de diferentes habitats, y se ha estudiado más ampliamente en plantas cultivadas (ver: Goode & Higgs, 1973; Campbell & Harris, 1977; Tyree et al, 1978; Roberts et al, 1980; Ford & Wilson, 1981; Parsons, 1982; Calkin & Pearcy, 1984; Fanjul & Rosher, 1984). El grado de ajuste osmótico reportado varía entre las especies.

La magnitud del ajuste depende de características ambientales como la tasa de desarrollo del déficit, el grado de déficit, la temperatura, la concentración de  $CO_2$ , la intensidad luminosa y de características intrínsecas de la planta como el estado de desarrollo y su capacidad genética (Jones & Turner, 1978; Munns & Weir, 1981; Morgan, 1984).

La magnitud máxima de concentración de solutos en tejidos que presentan ajuste osmótico está limitada por las restricciones metabólicas de síntesis de solutos, e inhibición de ciertas enzimas y procesos por altas concentraciones de solutos (Tyree & Jarvis, 1982).

Los solutos que se acumulan son principalmente azúcares, aminoácidos libres y iones como potasio y cloro. Pocos estudios han comprobado la contribución de estos solutos al ajuste osmótico. El mecanismo a través del cual se produce el ajuste no se conoce, pero parece poco probable la síntesis "de novo" de solutos; más bien parece ser el resultado de la alteración de caminos existentes y patrones de traslocación en plantas (Turner & Jones, 1980; Morgan, 1984).

Como se mencionó anteriormente la magnitud del potencial de turgencia depende también del grado de elasticidad del tejido a nivel de paredes celulares. Esta elasticidad, que depende de propiedades físicas de la pared celular, permite la contracción de la célula cuando disminuye su contenido relativo de agua, manteniendo o aumentando su presión de turgencia. Así, para un valor particular de potencial hídrico, un tejido elástico tiene una turgencia mayor que uno más rígido. Se han reportado cambios en elasticidad a nivel ontogénico y estacional (Tyree & Jarvis, 1982).

La resistencia protoplásmica otro mecanismo que permite tolerar la sequía. Lo presentan las plantas poikilohídricas (algas, musgos y líquenes), las cuales reviven de un estado extremo de deshidratación en el que han perdido toda su agua disponible y durante el cual suspenden su metabolismo. No se conoce el mecanismo exacto por medio del cual estas plantas resisten la desecación. Bewley (1979) sugiere que esta capa-

cidad esta relacionada con propiedades inherentes de su contenido celular, es decir su tolerancia es protoplásmica y puede depender de las habilidades que tenga para: limitar el daño durante la desecación, mantener la integridad fisiológica en estado seco de tal manera que el metabolismo pueda ser reactivado rápidamente con la rehidratación. También esta relacionado con la capacidad para recobrar propiedades mecánicas al rehidratarse, en particular la integridad de membranas y organelos unidos a membranas.

Es difícil hacer una clasificación de las especies de acuerdo a los mecanismos de resistencia a la sequía que poseen, ya que se ha encontrado una gran diversificación y convergencia de los tipos de mecanismos dentro y entre taxa y en diferentes habitats. Por lo tanto, es difícil hablar de "toleradores de déficit" o "evitadores de déficit" como un término genérico, ya que una misma planta puede presentar diversos mecanismos de adaptación durante su ciclo de vida, dependiendo del ambiente y su capacidad de respuesta.

Un ejemplo de esto es la capacidad que tienen algunas especies de suculentas, que son ahorradoras de agua típicas, de presentar mecanismos de tolerancia a la sequía en condiciones extremas de déficit hídrico. *Opuntia basilaris* y *Eurocaectus acanthodes* presentan estomas muy sensibles a la disminución de potencial hídrico, presentando cierre estomático total a un potencial hídrico de  $-0.5$  MPa. Ello les permite mantener potenciales hídricos altos ( $-1.2$  y  $-0.6$  MPa respectivamente) aún después de varios meses sin lluvia (Szarek & Ting, 1974; Nobel, 1977). A pesar de estas adaptaciones para evitar el déficit hídrico, estas plantas pueden sufrir la pérdida de un gran porcentaje de agua en condiciones extremas de sequía. *E. acanthodes*, *O. basilaris* y *Carnegiea gigantea* toleran un promedio del 73% de pérdida de agua del clorénquima, que ocurrió a un 81% de pérdida de agua del tallo. Durante la deshidratación *C. gigantea* y *E. acanthodes* pierden cuatro veces más agua de los tejidos de almacenamiento que del clorénquima. En *E. acanthodes* esto es posible porque presenta un ajuste osmótico a nivel tisular, es decir aumenta la concentración de solutos en el clorénquima, lo que permitió la apertura nocturna de los estomas para fotosíntesis y el mantenimiento de valores positivos de turgencia los cuales a su vez permiten el reciclaje interno de  $CO_2$ .

#### MECANISMOS DE RESISTENCIA A LA SEQUIA EN UN CONTEXTO ECOLÓGICO.

La relevancia de los mecanismos específicos de resistencia a la sequía viene a ser clara cuando se consideran en un contexto ecológico (Chabot & Bunce, 1979). Así, la distribución espacial y temporal de las especies se ve afectada de manera importante por gradientes altitudinales, latitudinales y locales de disponibilidad de agua y/o déficits de presión de vapor. Estos gradientes se presentan localmente por la variación vertical y horizontal de parámetros microclimáticos, causada por diferencias en la estructura de la vegetación en diferentes estadios sucesionales. La dinámica del proceso de

sucesión causa además una variación temporal (Bazzaz, 1984).

Las características de las especies con respecto a mecanismos de resistencia a la sequía parecen estar acordes con sus ambitos de distribución y la disponibilidad de agua en éstos (ver: Cline & Campbell, 1976; Chabot & Bunce, 1979; Roberts et al, 1980; Clayton Greene, 1983; Robichaux, 1984). A nivel local estas características adaptativas están relacionadas con la posición sucesional de las especies. Aunque los trabajos a este nivel han sido pocos, parece ser que las plantas de estadios sucesionales tardíos son más sensibles a la disminución de niveles de humedad, y existen diferencias a nivel de sensibilidad estomática (Bazzaz, 1974, 1979).

El estudio de Forseth & Ehleringer (1982) es un ejemplo de la manera en que plantas con una misma forma de vida Lupinus arizonicus y Malvastrum rotundifolium pueden adaptarse de manera diferente a condiciones de aridez, lo que les permite una máxima eficiencia fotosintética y así completar su desarrollo en la estación corta de crecimiento; y cómo estas características determinan límites de distribución en un gradiente altitudinal. Las especies estudiadas son anuales de invierno que presentan movimientos heliográficos. Al inicio de la estación de crecimiento cuando el potencial hídrico es alto, ambas presentan movimientos diaheliográficos. En el caso de L. arizonicus los movimientos cambian cuando la sequía aumenta, volviéndose paraheliográficos. L. rotundifolium mantiene sus movimientos de seguimiento solar en un rango amplio de potencial hídrico.

Las dos especies presentan una respuesta fisiológica diferencial a la disminución en potencial hídrico. El potencial hídrico al cual se cierran completamente los estomas es mucho menor en M. rotundifolium. Como consecuencia de eso, esta especie experimenta potenciales hídricos más bajos. Sin embargo tiene la capacidad de ajuste osmótico lo que le permite tolerar la sequía.

Los movimientos diaheliográficos le permiten a ambas especies tener una máxima intercepción de luz al inicio de la estación de crecimiento, pero al avanzar ésta y con el desarrollo de déficits hídricos, L. arizonicus modula la intercepción de radiación de acuerdo a su potencial hídrico (Forseth & Ehleringer, 1980) lo que le permite mantener potenciales altos en este periodo, evitando así la sequía.

M. rotundifolium exhibe un mecanismo de tolerancia, a través del ajuste osmótico, manteniendo así turgencia y fotosíntesis aún a bajos potenciales de agua. Este último mecanismo puede ser favorecido en ambientes donde es impredecible el final de la época de crecimiento. Cuando la cantidad de precipitación es mayor y la impredecibilidad de la estación disminuye, el comportamiento de L. arizonicus puede ser favorecido.

La distribución de estas especies en el Valle de La Muerte en California apoya lo anterior, ya que L. arizonicus está restringida a mayores altitudes donde hay más precipitación y lluvias tardías en primavera. M. rotundifolium se distribuye desde el nivel del mar hasta elevaciones de más de mil metros.

Considerando estos antecedentes, podemos vislumbrar la

importancia que ha tenido la disponibilidad de agua como factor de selección, y su papel en la modulación de las características de las plantas de diferentes habitats. Estas características les permiten desarrollarse y reproducirse en condiciones específicas y así, determinan los límites de distribución de las especies.

#### RELACIONES HIDRICAS EN PLANTAS DE SELVA ALTA PERENNIFOLIA.

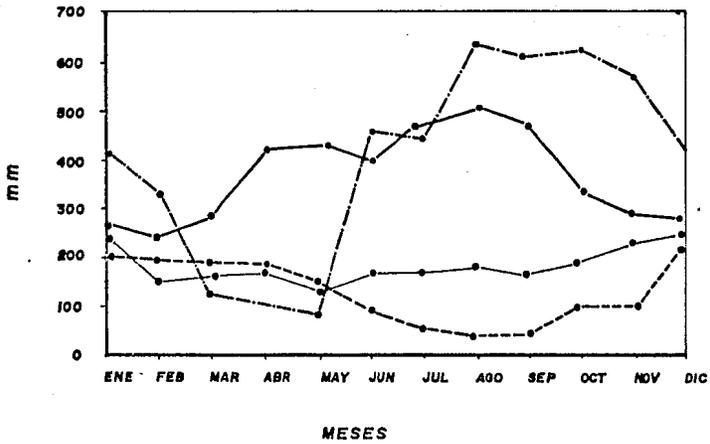
Estudios ecológicos sobre relaciones hídricas y mecanismos de resistencia a la sequía se han realizado principalmente en plantas de zonas áridas y templadas o tropicales que presentan clima estacional con una época de sequía definida. En el caso de las selvas altas perennifolias existen pocos estudios, ya que este tipo de vegetación está asociado con precipitaciones altas durante la mayor parte del año, la ausencia de periodos de sequía prolongados y poca variación anual de temperatura (Richards, 1952). Sin embargo se presentan variaciones estacionales en precipitación y temperatura en estas zonas (fig.5). La duración y distribución anual de épocas de sequía se da en función de la latitud (Richards, 1952).

El balance hidrológico en algunos lugares como en Malasia, Singapur (Whitmore, 1975b) y Manaus, Brasil (Alvim, 197 (fig.6), ha mostrado la existencia de déficit hídrico, ya que la evapotranspiración excede la precipitación en algunas épocas del año. Además de estos eventos periódicos se ha reportado la existencia de sequías extremas que pueden ocurrir en periodos largos de tiempo (Whitmore, 1975b).

La duración, severidad y frecuencia de estos periodos ejerce influencia sobre los patrones de crecimiento y la composición de especies de la región (Whitmore, 1975a). Además a nivel local, la disponibilidad y distribución del agua en el tiempo y espacio parece tener efectos en la sobrevivencia, habilidad competitiva y patrones de crecimiento (Landsberg, 1984). La disponibilidad estacional y espacial de agua produce déficit hídrico en las plantas sobre bases regulares; los efectos y la respuesta de éstas al mismo no es aún conocida (Robichaux et al, 1984). Sin embargo se sabe de la influencia de esta periodicidad en procesos vegetales (Whitmore, 1975a).

La existencia de fenómenos periódicos en plantas de selva tropical húmeda es ampliamente conocida, sobre todo a nivel de eventos fenológicos. Se ha establecido una correlación de estos eventos con la estacionalidad climática, en especial con cambios en el suministro de agua (Opler et al, 1976; Alvim & Alvim, 1978; Whitmore, 1985).

La fenología de las especies de estos habitats es compleja y no se presentan patrones generales definidos, como en el caso de habitats tropicales con estacionalidad climática más marcada y extrema. Sin embargo, se han reportado cambios climáticos en el crecimiento, la floración, la dinámica foliar y la fructificación. Aunque las evidencias son pocas, parece existir una correlación entre periodos de disponibilidad de agua y crecimiento vegetativo en plantas; la actividad cambial parece estar regulada por la actividad de yemas ter-

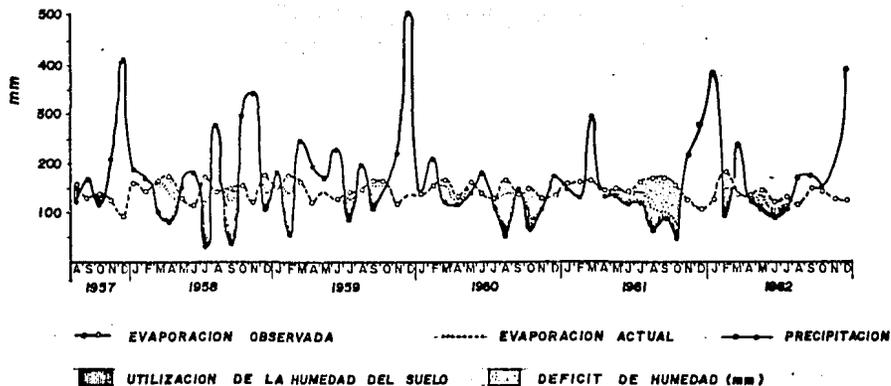
PRECIPITACION

—●— LOS TUXTLAS MEXICO Estrada et al, 1985.  
 —■— LAE NUEVA GUINEA Landsberg , 1984.  
 —▲— SINGAPUR MALASIA > Richards, 1952.  
 - - - ◆ - - - MANAOS BRASIL

Fig. 5 . Precipitación media mensual en diferentes localidades de selva alta perennifolia.

MALASIA, SINGAPUR

(a)

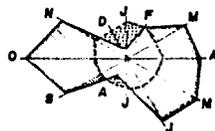
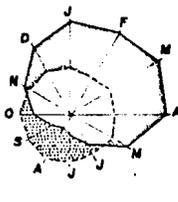
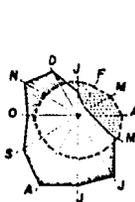


(b)

SAN AGUSTIN - TRINIDAD  
P=1627mm E=1454mm

MANAOS - BRASIL  
P=2101mm E=1672mm

NIKOENVONE - CAMERUN  
P=1903mm E=1118mm



■ EXCESO DE AGUA  
▨ DEFICIT DE AGUA

Fig. 6 . Balance hidrológico en diferentes localidades de selva alta perennifolia. a) Whitmore, 1975. b) Alvim, 1977 ).

minales y esta última se ve limitada por el déficit hídrico (Doley, 1981).

Para un buen número de especies de selva tropical húmeda que presentan periodicidad, la caída de hojas ocurre principalmente en época de sequía, época que marca también la floración. La formación de hojas nuevas se ha observado también durante esta época y/o al inicio de la época de lluvias. La fructificación se presenta generalmente en época de lluvias (Medway, 1972; Frankie et al, 1974; Fournier, 1976; Carabias & Guevara Sada, 1985). Se ha reportado también la acentuación de la caída de hojas en épocas de sequía severa (Frankie et al, 1974).

No se conoce aún el grado de causalidad en la correlación de los fenómenos antes mencionados. Son pocos los trabajos experimentales que han comprobado esta causalidad, así, Reich & Barchet (1982) demostraron que en Tabebuia neochrysantha el desarrollo estacional parece estar exclusivamente controlado por cambios estacionales en el estado hídrico de la planta. Las variaciones en el tiempo de los eventos fenológicos fueron explicadas por diferencias en las tasas de desarrollo y recuperación del déficit hídrico. La sequía induce la caída de hojas, disminuyendo así la superficie transpiratoria. Esto permite a los tejidos recobrar el potencial hídrico y la posibilidad para expansión celular, induciendo así la floración.

El mecanismo de control mediante el cual se establece esta relación parece ser muy complejo, ya que parece estar involucrado un control endógeno en la planta (Borchet, 1983) y otros factores ambientales como temperatura y fotoperiodo (Whitmore, 1975) y factores bióticos como la disponibilidad estacional de polinizadores (Heithaus, 1975).

Los estudios de Alvim et al (1972, 1974, citados por Alvim, 1977) en café y cacao han servido de base para el planteamiento de un posible mecanismo de control en la planta, mediado por un factor ambiental que dispare los fenómenos periódicos antes descritos. El mecanismo propuesto es el siguiente: las condiciones externas parecen ser detectadas por reguladores del crecimiento y los fenómenos son inducidos por un balance inhibitor/ promotor (ácido abscísico/ citocininas).

El ácido abscísico es sintetizado en las hojas, desde donde es trasladado a puntos de crecimiento induciendo la latencia. Las citocininas se producen en la raíz, desde donde son también trasladadas hacia las partes aéreas de la planta. Dependiendo del desarrollo foliar, los meristemas se mantienen en latencia por el incremento de la relación ácido abscísico/ citocininas. Para que el crecimiento sea reactivado el valor crítico del área foliar debe reducirse. En este estado una temporada de sequía renovería el crecimiento en algunas especies, reduciendo el área foliar. Al existir déficit hídrico se incrementa la concentración de ácido abscísico en las hojas, lo que produce la formación de capas de abscisión. Estas capas pueden actuar como barrera a la llegada de citocininas a las hojas y del ácido abscísico a las puntas del tallo, disminuyendo así la relación ácido abscísico/ citoci-

ninas en estos sitios e induciendo el crecimiento.

De lo anterior puede deducirse que la posible presencia mecanismos tan finos para detectar condiciones ambientales, y armonizar con éstas el crecimiento de la planta y su reproducción, solo pudo haberse desarrollado si ese factor ambiental ha jugado un papel importante como presión de selección en estos ecosistemas.

Existen pocos estudios detallados sobre relaciones hídricas en plantas de selva alta perennifolia. Ellos muestran una clara disminución del potencial hídrico en algunas especies, alcanzando valores de potencial hídrico mínimo de hasta 3.9 MPa (tabla ). Se ha mostrado además que la magnitud de estos potenciales varía vertical y horizontalmente en el espacio y tiempo. Por ejemplo, *Pentaclethra macroleoba* muestra potenciales menores en las hojas del dosel comparadas con las del sotobosque. Los potenciales osmóticos y módulos de elasticidad de estas últimas fueron menores. Los valores del potencial hídrico tomados al amanecer en diferentes épocas del año muestran déficit de disponibilidad de agua, y se observaron valores de turgencia cercanos a cero en época de sequía (Oberbauer, 1982).

En Barro Colorado, Panamá, se ha observado también déficit de disponibilidad de agua, ya que el potencial hídrico máximo observado al amanecer en varias especies disminuye de -0.4 a -2.2 MPa en época de sequía (Fetcher, 1979).

Un estudio comparativo entre especies de diferentes microambientes en Barro Colorado, Panamá, muestra que las plántulas de árboles del dosel o subdosel alcanzan valores de potencial de turgencia de cero a potenciales hídricos más bajos que las del sotobosque, además sus potenciales osmóticos son mayores. Esta adaptación para tolerar la sequía en hojas de especies de árboles del dosel, puede estar relacionada con las altas tasas de transpiración experimentadas en este lugar (Rundel, datos no publicados, citado por Robichaux et al, 1984).

Durante un periodo de sequía severa en esta localidad, se observó que muchas especies del sotobosque perdieron turgencia y cerraron sus estomas. Las plántulas de especies de árboles del dosel toleraron la sequía, pues no mostraron signos de marchitamiento y mantuvieron valores positivos de turgencia y tasas altas de conductancia estomática. Los potenciales hídricos de estas plántulas se mantuvieron a valores mayores que los de las especies del sotobosque, lo que posiblemente les permitió tolerar mejor la sequía. La mayor disponibilidad de agua en áreas abiertas parece deberse a la presencia de un índice de área foliar menor, lo que produce una menor pérdida de agua por transpiración, en comparación con las áreas donde el dosel está desarrollado (Rundel, datos no publicados; citado por Robichaux et al, 1984).

Los estudios antes mencionados, nos muestran que el déficit hídrico diurno y/o estacional puede ser un factor importante que determine en cierto grado la distribución de las especies en la selva alta perennifolia. El estudio de su naturaleza, sus efectos fisiológicos a nivel de crecimiento y los mecanismos por los cuales las plantas expuestas a éste lo

toleran, nos aportarían elementos importantes para el entendimiento de la distribución de especies en estas comunidades.

**OBJETIVO:**

El objetivo general de este estudio es: caracterizar a nivel de relaciones hídricas especies del género *Piper* típicas de microhabitats contrastantes, considerando la posible existencia de mecanismos de resistencia a la sequía en plantas de especies características de habitats recién perturbados.

Específicamente, se pretende caracterizar a las poblaciones de *Piper auritum* y *Piper lapathifolium* en su variación diurna y temporal de potencial hídrico y sus componentes osmótico y de turgencia.

## MATERIAL Y METODOS

## 1) DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO.

El trabajo fué realizado en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" del Instituto de Biología de la UNAM, ubicada en la vertiente del Golfo de México al sureste del estado de Veracruz. Su localización geográfica es entre los 95°09' de longitud oeste y 18°34' - 18°36' de latitud norte.

Descripciones detalladas de la zona han sido realizadas por Lot (1974) y Estrada et al (1985). A continuación se mencionan algunas características generales de acuerdo con estos autores.

**CLIMA:** El clima es cálido húmedo A(m) correspondiente al Af de Koepen, modificado por García (1973). Se caracteriza por ser el más húmedo de los cálidos húmedos, con lluvias todo el año. La precipitación anual es de aproximadamente 4500 mm. Aunque llueve todo el año, la zona presenta una marcada periodicidad en la distribución de lluvia en el año. Se puede distinguir una época de lluvias que abarca los meses de junio a febrero, con una precipitación media mensual de 486 mm; en esta época el porcentaje de lluvia invernal es menor que en los meses de verano, y es producida principalmente por masas de aire polar "nortes". La época de sequía se presenta durante los meses de marzo a mayo con una precipitación promedio mensual de 92.7 mm (fig.7).

De acuerdo con los datos de la estación meteorológica de Coyame (a 15 km de la estación de biología), la temperatura máxima anual es de 31.9° C, se presentan las temperaturas más altas en los meses de abril y mayo; una temperatura mínima anual de 17.1° C, registrándose las más bajas entre los meses de noviembre y marzo. La temperatura media anual es de 23.4°C.

**VEGETACION:** El tipo de vegetación de la estación es el de selva alta perennifolia, con variantes en su estructura y composición de acuerdo a características topográficas y de desarrollo en sitios perturbados. En el estrato arboreo superior dominan especies como *Nectandra ambigens* (Lauraceae), *Poulsenia armata* (Moraceae), *Omphalea glabrata* (Euphorbiaceae), *Dussia mexicana* (Leguminosae), *Erasium alicasticum* (Moraceae), *Dendropanax arboreus* (Araliaceae). En el intervalo de altura de 10 a 20 m se encuentran *Pseudolmedia oxifilaria* (Moraceae), *Quararibea funebris* (Bombacaceae), *Croton glabellus* (Euphorbiaceae), *Stemmadenia donnell-smithii* (Apocinaceae), *Cymbopetalum baillonii* (Annonaceae), *Dendropanax arboreus* (Araliaceae), *Nectandra salicifolia* (Lauraceae).

El estrato inferior (0 - 10 m) se caracteriza por la abundancia de las palmas *Attocaryum mexicanum* y *Chamedora tepalote*, se encuentran además diversas especies umbrofilas como: *Guzca glabra*, *Rouleria durlandii*, *Rhedia adula*, etc. (Ibarra, 1983).

En sitios perturbados se encuentran diversas especies pioneras. En el estrato herbáceo *Paspalum conjugatum*, *Eidens pilosa*, *Panicum trichoides*, *Euphorbia betarophylla* (Rico & Gomez Pompa, 1976). Entre los árboles y arbustos pio-

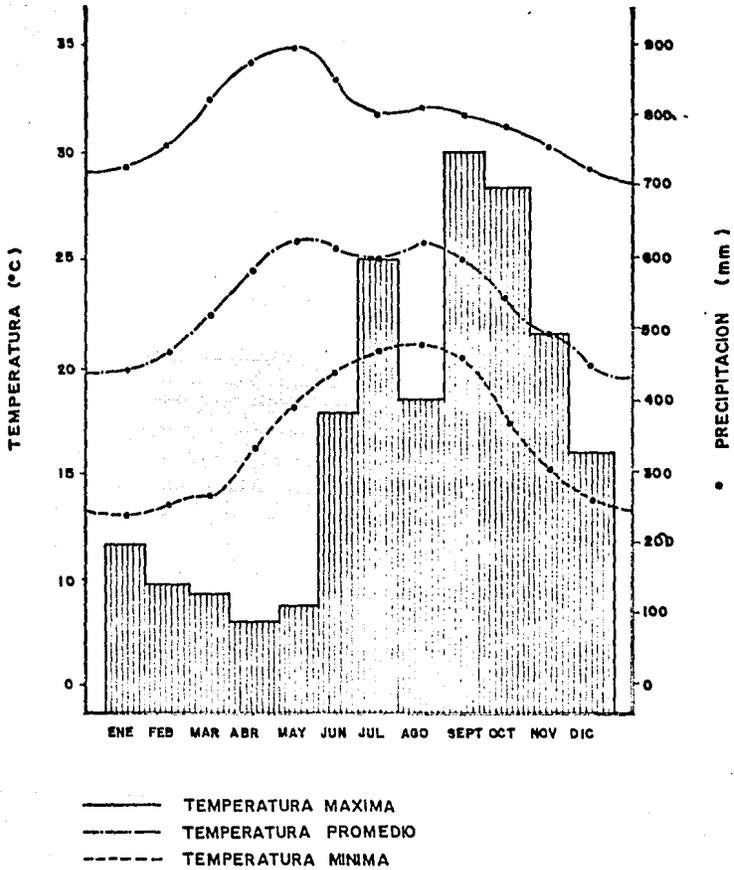


Fig. 7 .Climograma de la Estación Meteorológica de Coyame, Veracruz. Tomado de Soto (1976).

neros se encuentran: Cecropia obtusifolia, Croton schiedeanus, Heliconia appendiculata, Myriocarpus longipes, Piper spp., Trema micrantha, Trophis mexicana na, (Ibarra, 1985).

## 2) ESPECIES ESTUDIADAS.

En la selva alta perennifolia de "Los tuxtlas", Veracruz, las especies del género Piper se distribuyen en un gradiente microclimático (fig. 8). Este gradiente se produce por el desarrollo diferencial de la vegetación en espacio y tiempo. La distribución que presenta ha llevado a que se considere a Piper como una unidad para el estudio de las características fisiológicas y morfológicas presentes en diferentes fases del ciclo de vida de las plantas, que les permiten desarrollarse en microhabitats contrastantes.

Se conoce que las especies del género presentan requerimientos lumínicos variables para el disparo de la germinación (Vázquez Yanes, 1976a; Orozco Segovia, 1986), y que estos requerimientos están acordes con las características de luz en las que se establecen las especies dentro del gradiente de distribución. P. auritum y P. umbellatum germinan solo en claros grandes, P. sequalé y P. hispidum germinan en claros de diferente tamaño incluso muy pequeños. P. lapathifolium y P. amalago son indiferentes a la luz. El mecanismo de disparo de la germinación de las especies les permite detectar condiciones lumínicas adecuadas para su establecimiento y desarrollo posterior (ver: Vázquez Yanes & Orozco Segovia, 1982; Vázquez Yanes & Smith, 1982; Orozco Segovia, 1986).

El crecimiento y desarrollo de las plantas en los habitats en que germinan y se establecen, depende de su capacidad para obtener y hacer un uso eficiente de los recursos de que disponen, como son luz, agua y nutrientes. Dado que uno de los factores que varía más ampliamente en el gradiente de distribución de Piper es la calidad y cantidad de luz, se ha encontrado que las especies del género presentan una variación gradual en algunas características morfológicas, bioquímicas y fisiológicas acorde con el clima lumínico de su habitat específico. Las especies de áreas abiertas tienen hojas más grandes, con mayor contenido de materia seca por unidad de área y mayor contenido de nitrógeno. En las especies con amplia distribución estos caracteres varían dependiendo del microhabitat (fig. 9) (Mooney et al, 1984). Se ha encontrado también la capacidad de cambios morfológicos y fisiológicos en plantas de P. hispidum creciendo en habitats contrastantes de calidad e intensidad de luz. Esta plasticidad fenotípica y los requerimientos lumínicos para la germinación de la especie, le permiten a ésta colonizar claros pequeños y mantenerse en estado vegetativo bajo el dosel de vegetación, con posibilidad de crecer y reproducirse con la apertura de claros (Tinoco Ojanguen & Vázquez Yanes, 1985).

Estudios preliminares sobre la fotosíntesis de cuatro especies de Piper, muestran que éstas tienen una baja eficiencia fotosintética en relación al contenido de nitrógeno de sus hojas. El punto de compensación de luz es bajo en

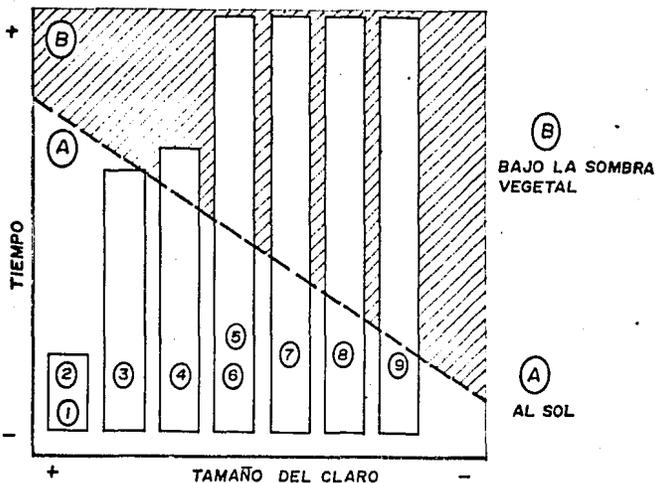


Fig. 8. Distribución de las especies del género Piper en un gradiente microambiental (tomado de Gómez Pompa & Vázquez Yanes, 1985). 1 y 2 Piper umbellatum y Piper peltata; herbáceas heliófilas; 3 Piper auritum, árbol heliófilo; 4 Piper aduncum, arbusto pionero heliófilo; 5 y 6 Piper hispidum y formas afines, arbustos de amplia distribución en el gradiente microambiental; 7 Piper amalago árbol o arbusto de amplia distribución; 8 y 9 Piper lapathifolium y Piper aequale, arbustos frecuentes bajo el dosel de vegetación.

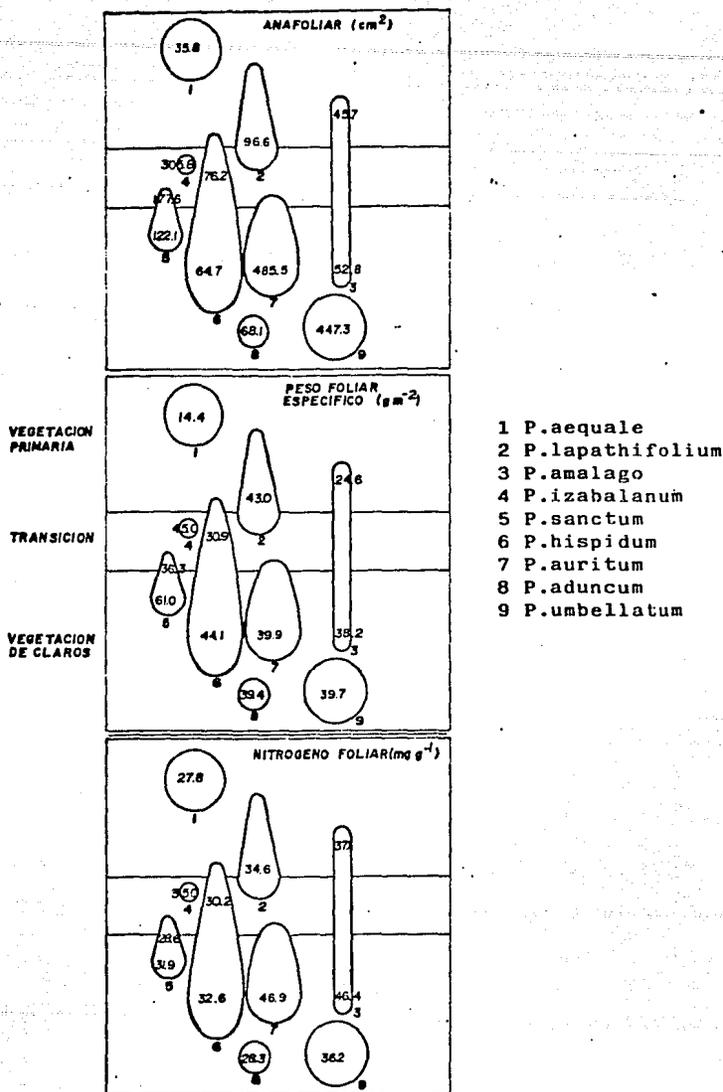


Fig. 9 .Area, peso específico y contenido de nitrógeno en hojas de *Piper* de los Tuxtlas, Veracruz. El tamaño y la posición de las figuras indica la abundancia relativa y distribución de las especies en relación a diferentes estadios de desarrollo de la vegetación (tomado de Mooney et al, 1984).

Fig. 10 . Puntos de compensación y saturación de luz ( en  $\mu\text{Mol m}^{-2}$  ) en especies de Piper (tomado de Mooney et al, 1984).

	<i>P. amalago</i>		<i>P. hispidum</i>	<i>P. auritum</i>	<i>P. umbellatum</i>
	Sombra	Sol	--	--	--
PUNTO DE COMPENSACION DE LUZ	< 5	12	20	12	15
PUNTO DE SATURACION DE LUZ	300	300	300	400	300

*P. amalago* en la sombra, comparado con el de los individuos de la especie que se desarrollan en el sol. En cuanto a los puntos de saturación de luz, no se muestra una diferenciación clara (fig.10) (Mooney et al, 1984).

Este estudio se realizó con dos especies de *Piper* características de habitats contrastantes. *P. auritum* árbol heliófilo de hasta 3 m de altura, que se desarrolla en claros grandes o en sitios con perturbación continua, como el margen de los caminos. *P. lapathifolium* arbusto umbrofilo que se establece en claros pequeños y se mantiene cuando el dosel se regenera, con la capacidad de crecer y reproducirse en la sombra.

Para el estudio se seleccionó una población de *P. auritum* que se desarrolla en una área perturbada, a la orilla de un camino, lo que le ha permitido mantenerse en el tiempo; ya que debido a la perturbación continua de estos sitios, los individuos no han sido desplazados por especies arbóreas de mayor talla y tasas más rápidas de crecimiento, como *Cecropia obtusifolia*. De tal manera que los individuos de esta población están expuestos constantemente a la luz directa.

Los individuos de *P. lapathifolium* estudiados se desarrollan en el sotobosque de un sitio sucesional de aproximadamente 25 años, donde existe un dosel completamente formado. Esta situación produce que el microclima en el cual se desarrollan los individuos de esta especie, sea contrastante al de *P. auritum*, debido a que el intercambio de energía se realiza en la parte superior del dosel, amortiguando los cambios bruscos en humedad relativa y temperatura.

### 3) CARACTERIZACION DE LAS ESPECIES NIVEL DE RELACIONES HIDRICAS.

Para caracterizar las especies en cuanto a relaciones hídricas, se realizaron mediciones diurnas y estacionales del potencial hídrico y sus componentes osmótico y de turgencia, así como las posibles respuestas a nivel de apertura y cierre de estomas, ajuste osmótico y módulo de elasticidad. Se registró también la variación diurna y temporal de parámetros microclimáticos en ambas zonas.

Las mediciones de potencial hídrico y sus componentes osmótico y de turgencia se realizaron con base en la técnica de la cámara de presión y el análisis de isotermas, sobre las que se consideran a continuación algunas bases teóricas y conceptuales.

a) LA TÉCNICA DE LA CÁMARA DE PRESIÓN Y EL ANÁLISIS DE ISOTERMAS: La mejor manera de especificar el estado hídrico de las plantas es por medio de la medida de su potencial hídrico o potencial químico del agua, el cual es un término energético que se define como la energía libre por mol de agua en un sistema, es decir, la energía disponible que poseen las moléculas de agua para realizar un trabajo. El potencial hídrico se simboliza por la siguiente ecuación:

$$\psi = \frac{M_a - M_o}{V_a}$$

Que expresa la diferencia entre el potencial químico del agua en cualquier punto de un sistema ( $M_a$ ), y el del agua pura bajo condiciones estándar ( $M_o$ ) en relación al volumen parcial molar de agua ( $V_a$ ).

La magnitud del potencial hídrico en una célula, tejido o planta, es el resultado de la variación de sus componentes principales:

$$\psi = P + \pi + M$$

donde  $P$ ,  $\pi$  y  $M$  son los potenciales de presión, osmótico y de matriz respectivamente. De acuerdo con Slavick (1974) se definen como:

El potencial de presión es el incremento en potencial hídrico total debido a la presión hidrostática (presión ejercida por las moléculas de agua al interior de la célula sobre la pared celular).

El potencial osmótico es la disminución en el potencial hídrico total, debido a la presión osmótica de soluciones acuosas (presión que bajo condiciones isotérmicas previene la difusión de agua a través de una membrana semipermeable a una solución acuosa).

El potencial de matriz, es el componente de energía libre específica del agua asociado con el estado hídrico de interfaces de las estructuras coloidales del citoplasma.

Los valores de  $\psi$ ,  $\pi$  y  $P$  varían de célula a célula en una planta, aún en el equilibrio. La obtención de valores promedio que los caractericen a nivel de tejidos y órganos, se realiza actualmente por medio de la técnica de la cámara de presión y el análisis de isotermas de potencial hídrico.

Las bases teóricas de la técnica de la cámara de presión y el análisis de isotermas (curvas presión/volumen) se explican de acuerdo a Tyree & Hamel (1972), Tyree & Jarvis (1982) y Robichaux et al (1984).

El potencial hídrico promedio del simplasma un tejido vegetal en el equilibrio es:  $\bar{\psi} = \bar{P} + \bar{\pi}$  donde  $\bar{P}$  y  $\bar{\pi}$  son los valores promedio de los potenciales osmótico y de turgencia de todas las células del tejido, así:

$$\bar{\pi} = \sum_{i=1}^n \frac{W_i}{W} \pi_i \quad \text{y} \quad \bar{P} = \sum_{i=1}^n \frac{W_i}{W} P_i$$

donde:  $W$  es el peso total de agua simpástica en el tejido,  $W_i$  el peso del agua en la célula  $i$  de potencial osmótico  $\pi_i$  y potencial de presión  $P_i$ .  $W_i/W$  son los valores de peso promedio de las  $n$  células en el tejido.

Conforme el tejido pierde agua, la magnitud de  $P$  va disminuyendo hasta que se alcanza el punto de pérdida de turgencia ( $\bar{P} = 0$ ). A partir de este punto  $\bar{\psi} = \bar{\pi}$  a contenidos de agua menores. Si el potencial osmótico de la solución real es:

$$\pi = - \frac{\sigma PRTN_s}{W}$$

donde:  $\sigma$  es el coeficiente osmótico, que estima la no idealidad de la solución en el simplasto, P es la densidad del agua en el simplasma, R es la constante universal de los gases, T la temperatura (°K) y  $N_s$  el número de osmoles de soluto en el simplasma.

Entonces si  $\psi = \pi$  a partir de  $P = 0$  tenemos:

$$1/\psi = 1/\pi = - \frac{W}{\sigma PRTN_s} = \frac{W_a}{\sigma PRTN_s} - \frac{R^*(W_o = W_a)}{\sigma PRTN_s}$$

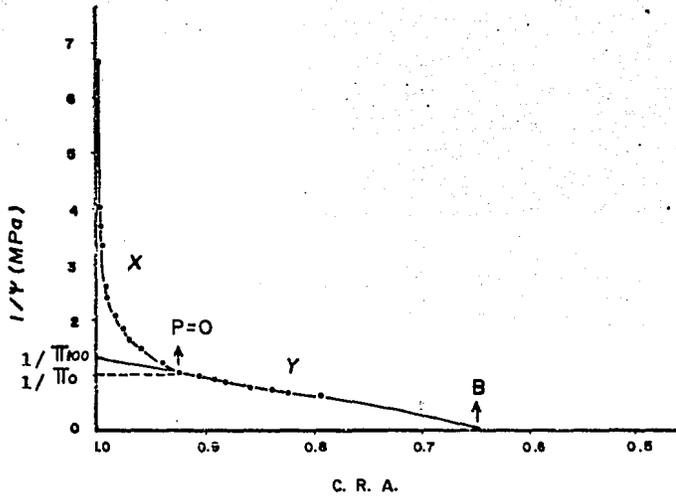
donde:  $W_a$  es el peso del agua apoplástica,  $W_o$  y  $W_a$  son los pesos del agua en el simplasto y en el apoplasto en el tejido totalmente hidratado, y  $R^*$  es el contenido relativo de agua del tejido definido como:

$$R^* = (W + W_a) / (W_o + W_a)$$

Suponiendo que: i)  $W_a$  permanece constante, y toda el agua que se pierde proviene del simplasto; ii) que no existen valores de presión de turgencia negativos y iii) la idealidad de la solución de la savia celular (la concentración de solutos incrementa de manera ideal cuando se pierde agua del tejido,  $\sigma = \text{cte.}$ ) (Tyree & Jarvis, 1982; Tyree & Richter, 1982); Una gráfica de  $1/\psi$  vs  $R^*$  tendrá una relación lineal a partir de el valor de  $\psi$  y  $R^*$  de pérdida de turgencia. Estas gráficas son llamadas curvas presión/volumen (curvas P/V).

El análisis de las curvas P/V nos permite una descripción de las relaciones hidricas en tejidos, con base en las relaciones entre  $\psi$  y  $R^*$  y  $\pi$  y  $R^*$  a partir de las cuales pueden calcularse los valores de  $\bar{P}$  como función de  $R^*$  y así obtener los diagramas de Hoesfler (Tyree & Jarvis, 1982). El análisis de estas curvas nos permite también el cálculo del contenido de agua en el apoplasto, y de los valores del módulo de elasticidad.

Una curva P/V consta de dos partes principales (fig.11), en la primera parte (X) la relación  $1/\psi$  con respecto a  $R^*$  está determinada por  $\bar{P}$  y por  $\bar{\pi}$ , y es descrita generalmente por una exponencial. Cuando  $\bar{P} = 0$  y se alcanza el punto de pérdida de turgencia, la relación depende solamente de los valores de  $\bar{\pi}$  y se observa una relación lineal, que constituye la segunda parte de la curva (Y). Dada la relación directa entre  $1/\psi = 1/\bar{\pi}$  se pueden conocer los valores de  $\bar{\pi}$  a cualquier  $R^*$ , por la extrapolación con la línea recta. La intersección con la ordenada nos da el potencial osmótico a turgencia total ( $\bar{\pi}100$ ), y la intersección con la abscisa nos da una estimación del volumen de agua en el apoplasto (B) (Ritchie & Hinckley, 1975; Turner, 1981). A partir de los valores de  $\psi$  y  $\bar{\pi}$  se pueden conocer los valores de  $\bar{P}$ . La intersección entre las curvas X y Y nos permite calcular el  $\psi$  y  $R^*$  al cual  $\bar{P} = 0$ .



B = Contenido de agua en el apoplasto = 0.648

$\pi_{100}$  = Potencial osmótico a turgencia total = 0.745 MPa

$\pi_0$  = Potencial osmótico a turgencia -cero = 0.869 MPa

Fig. 11 . Curva presión / volumen.

El módulo de elasticidad (E) es un parámetro que nos describe las características elásticas (a nivel estructural) de la pared celular. Nos especifica la capacidad de la célula para reducir su volumen, y así conservar valores positivos de potencial de presión, a potenciales hídricos bajos. Diferencias en E son responsables del grado al cual los cambios en  $R^*$  resultan en cambios en  $\bar{P}$ . Los valores del módulo de elasticidad se obtienen de los parámetros obtenidos de la parte no lineal de la curva P/V, ya que E define la pendiente de la relación P vs  $R^*$ , así:

$$E = \frac{d\bar{P}}{dR^*} R^*$$

En tejidos formados por células con paredes celulares elásticas, las células y tejidos se contraen cuando pierden agua, así, el cambio en  $R^*$  es mayor que el cambio en P por lo que los valores de E son bajos. Esta capacidad de contracción de la pared, permite una disminución pequeña de turgencia debido a pérdida de agua, en comparación con tejidos más rígidos (Tyree & Jarvis, 1982).

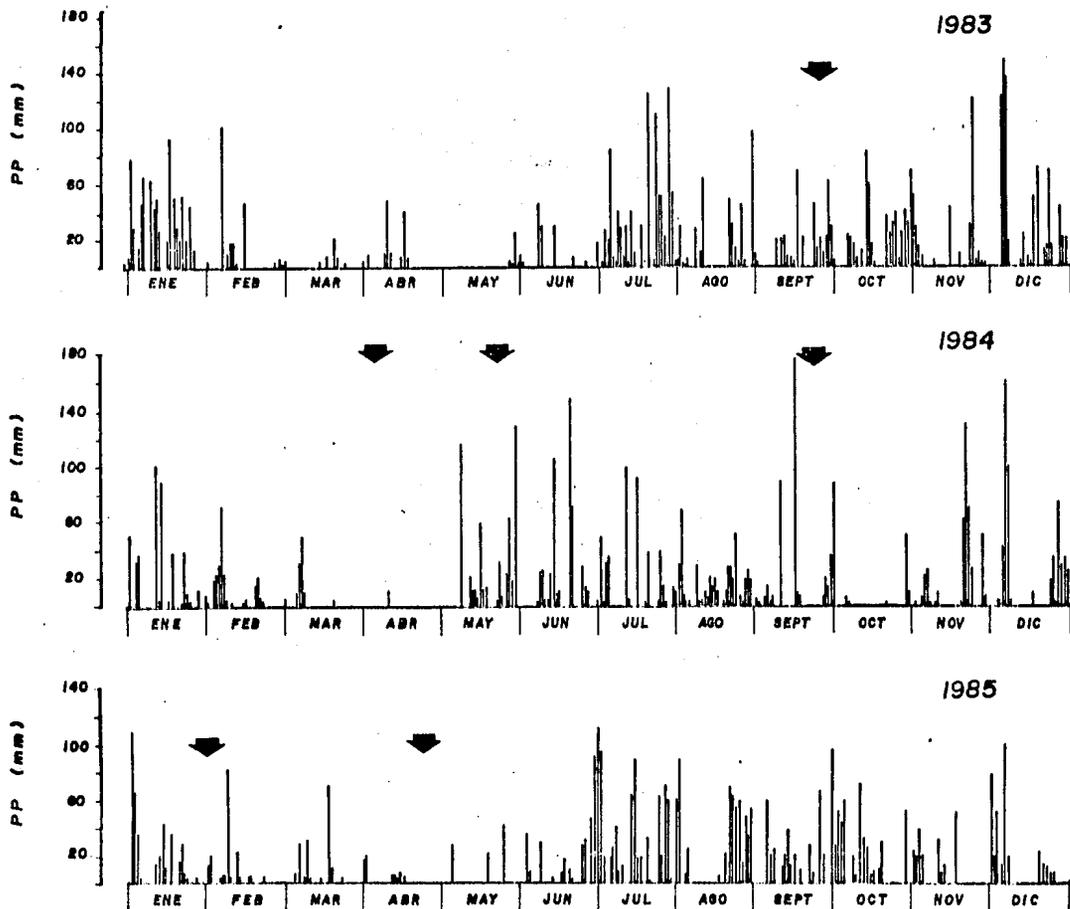
b) PERIODOS DE MUESTREO: Las mediciones se realizaron durante las tres épocas características del año: la época de lluvias, la época de secas y la época de "nortes". Se realizó un muestreo en cada época a partir de septiembre de 1983, hasta abril de 1985 (fig.12).

c) DETERMINACION DE LA VARIACION DIURNA Y ESTACIONAL DEL POTENCIAL HIDRICO Y SUS COMPONENTES OSMOTICO Y DE TURGENCIA:

i) POTENCIAL HIDRICO. - Se realizaron marchas diurnas de potencial hídrico utilizando la técnica de la cámara de presión (Scholander et al, 1964). Las mediciones se realizaron a intervalos de dos horas con una cámara de presión PMS (Corvallis, Oregon USA). Para cada medición se consideraron por lo menos tres hojas de individuos diferentes. En la selección de las hojas y la medición de potenciales se siguieron las recomendaciones de Ritchie (1975). La variación diurna se determinó durante dos días consecutivos en los diferentes periodos de muestreo.

ii) POTENCIALES OSMOTICO Y DE TURGENCIA. El cálculo de los componentes del potencial hídrico y su variación estacional se realizó por medio del análisis de las curvas presión/volumen (P/V) ( ver pags. 29 - 33). Para el desarrollo de estas curvas, se cortaron las muestras antes del amanecer (hojas en el caso de *E. auritum* y ramas con 2 o 3 hojas en *E. leucanthifolium*). Se pusieron a rehidratar hasta saturación en condiciones de oscuridad; después de este periodo se calculó el peso a saturación, se determinó su potencial hídrico en la cámara de presión y a intervalos cortos de tiempo se realizaron mediciones consecutivas de pérdida de agua por diferencia en peso, y su potencial hídrico correspondiente.

Fig. 12. Precipitación diaria durante los 3 años de estudio en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz. Las flechas representan los periodos de muestreo.



Cuando la tasa de disminución del potencial hídrico con respecto a la pérdida de agua, comenzó a decrecer, las mediciones se hicieron a intervalos de tiempo mayores. Las diferencias en peso se obtuvieron con una balanza Ohaus B 300D.

A partir de los pares de datos obtenidos se construyeron las curvas presión/volumen (inversa del potencial hídrico 1/U vs contenido relativo de agua (CRA)). Para el análisis de estas curvas se realizaron ajustes, uno lineal y uno exponencial. En la parte lineal se seleccionó el mejor ajuste por mínimos cuadrados ( $r_{\max}$ ). Para la parte curva se seleccionó el mejor ajuste del modelo exponencial.

Del análisis de la porción lineal se obtuvieron: el potencial osmótico a turgencia total ( $\bar{\pi}_{100}$ ), a turgencia cero ( $\bar{\pi}_0$ ), y el potencial osmótico a diferentes contenidos relativos de agua ( $\bar{\pi}$ ) y los volúmenes de agua simplástica y apoplástica. De la parte exponencial de la curva se obtuvieron los valores de presión de turgencia ( $\bar{P}$ ) a diferentes contenidos relativos de agua y de potencial hídrico.

El ajuste se realizó con un programa de computadora, según lo describen Nielsen et al (1984). Los parámetros fueron obtenidos de una curva promedio de una muestra mínima de cinco hojas. La curva promedio fue obtenida promediando los coeficientes de regresión derivados del ajuste de la curva P/V de cada hoja individual (fig. 13). De estas ecuaciones promedio se obtuvo un conjunto de pares de datos de volumen exudado y potencial hídrico, para generar la curva P/V promedio.

**d) RESPUESTA ESTOMÁTICA:** Conjuntamente con la variación diurna de potencial hídrico, se realizaron marchas diurnas de apertura y cierre de estomas, utilizando un porómetro de difusión LI-COR tipo LI-1600.

**e) AJUSTE OSMÓTICO DIURNO:** La variación diurna de potencial osmótico en las diferentes épocas del año se cuantificó por medio del análisis de la porción lineal de las curvas P/V. Se colectaron muestras de dos hojas o ramas a intervalos de dos horas durante el día, desde el amanecer; sin hidratarlas se tomaron las mediciones para la construcción de las curvas. La curva P/V se graficó a partir de un CRA = 1. Para conocer el peso de las hojas a turgencia total se realizó una extrapolación con el eje de las abscisas, en graficas de potencial hídrico vs peso de la muestra. El peso cuando el potencial hídrico es igual a cero se consideró el peso a turgencia total.

El potencial osmótico a diferentes horas del día se obtuvo por la intersección en Y de la parte lineal de las curvas P/V.

**f) CARACTERIZACIÓN DEL MICROCLIMA:** Se realizaron marchas diurnas de humedad relativa, temperatura ambiente, cantidad de luz fotosintéticamente activa, con un dataloger LICOR tipo

Se realizaron también cálculos del contenido relativo de agua (CRA) en el suelo, en muestras de 10 y 20 cm de profundidad. Para cada profundidad se tomaron tres muestras en

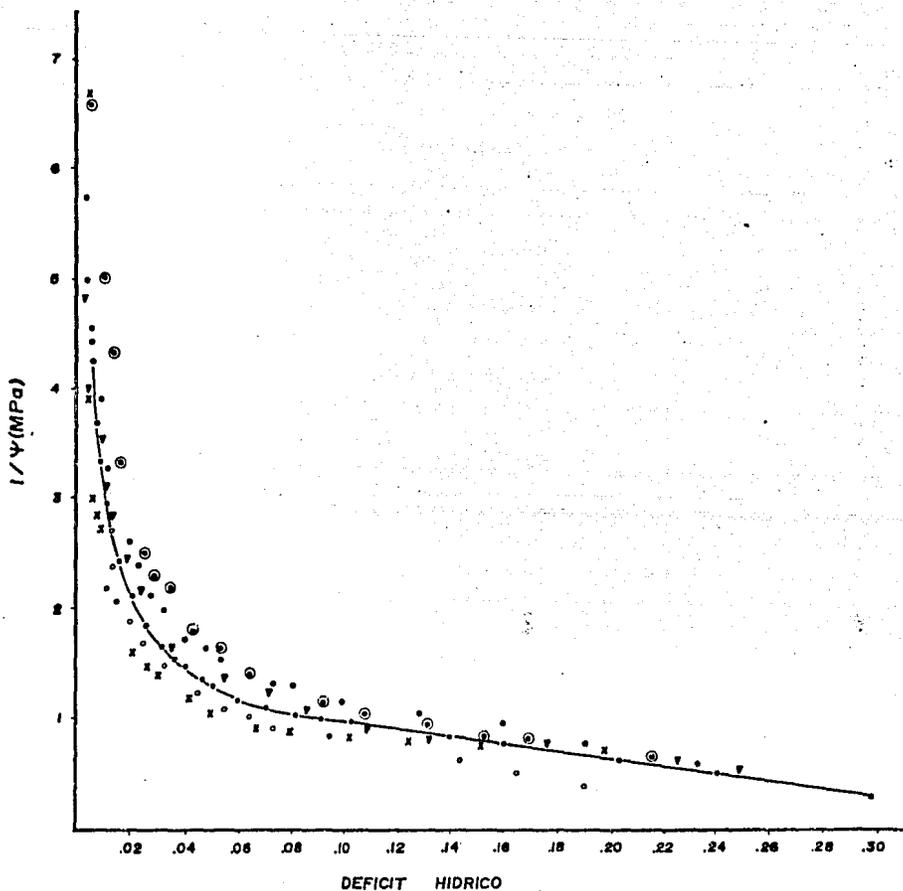


Fig. 13 . Curva presión/volumen promedio para Piper auritum (—) realizada en enero de 1985. Cada serie de puntos iguales representa la curva presión/volumen de una hoja.

cada sitio de estudio, se colectaron lo más cercanamente posible a los individuos estudiados. Al momento de la colecta se determinó su peso (Pa), en el laboratorio se determinó su peso a saturación (Psat) y su peso seco (Pseco); El CRA se obtuvo de la siguiente relación:

$$\text{CRA} = \frac{\text{Pa} - \text{Pseco}}{\text{Psat} - \text{Pseco}} \times 100$$

## RESULTADOS

### CARACTERISTICAS MICROCLIMATICAS.

Las zonas donde se desarrolla *Piper auritum* se caracterizan porque no presentan un dosel desarrollado (zonas abiertas). En estos lugares se observa una mayor variación diurna del déficit de presión de vapor (fig. 14), comparado con la variación de este parámetro bajo el dosel de vegetación, donde se desarrolla *Piper lapathifolium* (zona cerrada) (fig. 15). La magnitud de variación diurna se incrementa en época de sequía en ambas zonas; sin embargo el déficit de presión de vapor es mayor en la zona abierta tanto en época de sequía como en época de lluvia.

La cantidad de luz fotosintéticamente activa es uno de los factores que varía más ampliamente entre ambas zonas. Observándose valores del 1% o menores en la zona cerrada, en comparación con la que llega a la zona abierta (tabla 2). Bajo el dosel de vegetación se presenta un incremento en la cantidad de luz fotosintéticamente activa en la época de sequía (fig. 16).

No se observaron diferencias significativas en el contenido relativo de agua en los primeros 10 y 20 cm de suelo, por lo que las muestras tomadas a estas profundidades se consideraron como replicas para fines de comparación entre ambas zonas.

El contenido relativo de agua no presenta diferencias significativas entre las zonas, para una misma época del año. Se encontraron diferencias a nivel estacional, observando una disminución del contenido relativo de agua en el suelo de hasta un 20% en época de sequía, en comparación con la época de lluvia (fig. 17).

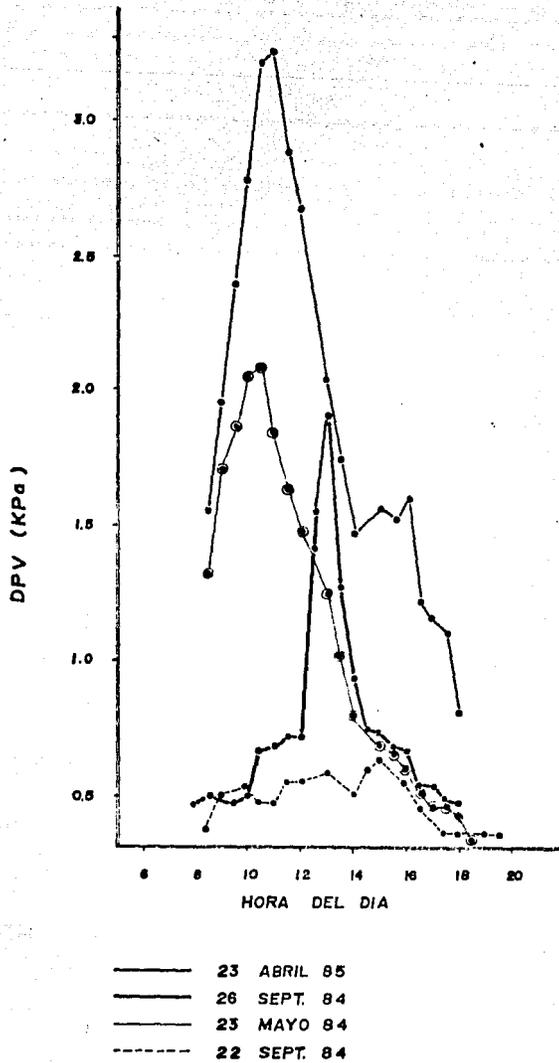


Fig. 14 . Variación diurna del deficit de presión de vapor (DPV) en la zona abierta. En la época de lluvia (sept. 84) y la época de sequía (abril 85).

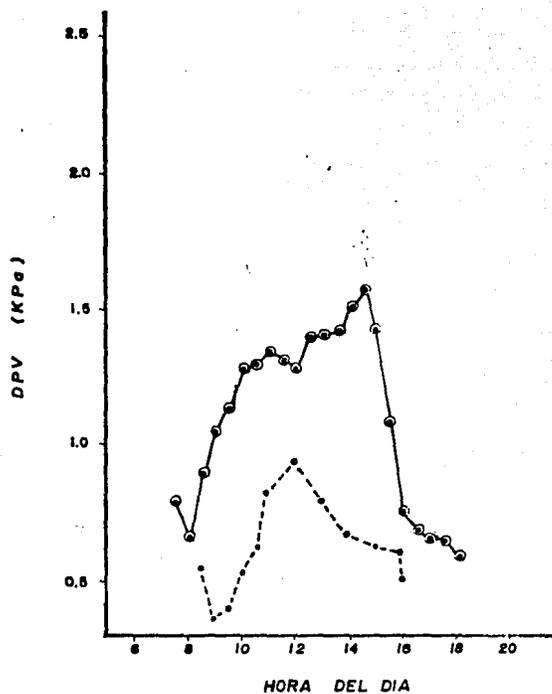


Fig. 15. Variación diurna del déficit de presión de vapor (DPV) en la zona cerrada. En la época de lluvia (---) y en la época de sequía (—).

Tabla 2.- Valores de intensidad de luz fotosintéticamente activa ( $\text{ME m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ ) en la zona abierta (ZA) y bajo el dosel de vegetación (ZC), en época de lluvia (Enero 85) y época de sequía (Mayo 84). Se reportan la media  $\pm$  la desviación estándar -- (n=5).

EPOCA	LUZ FOTOSINTETICAMENTE ACTIVA	
	ZONA ABIERTA	ZONA CERRADA
21 MAYO 1984	1154.5 $\pm$ 285	69.25 $\pm$ 35.32
29 ENERO 1985	1204 $\pm$ 380	13 $\pm$ 4.58

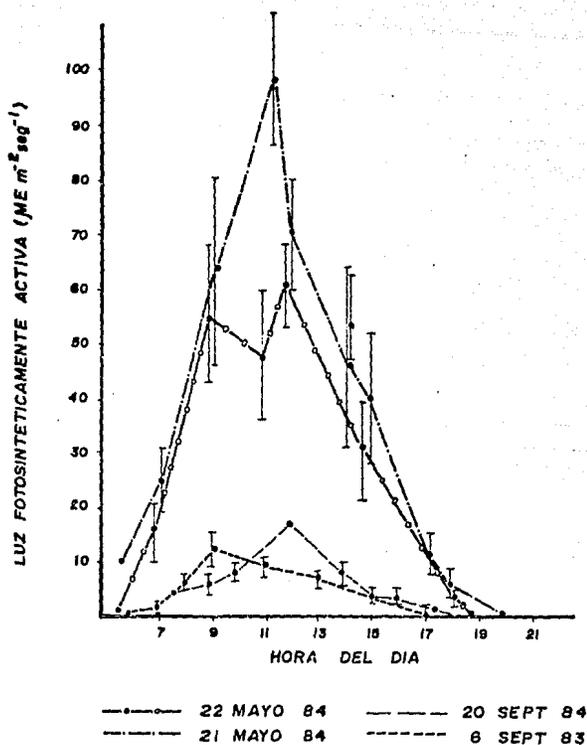


Fig.16 . Variación diurna de la cantidad de luz fotosintéticamente activa que llega a las hojas de Piper lapathifolium en diferentes épocas del año. Cada punto representa la media  $\pm$  la desviación estandar (n=5).

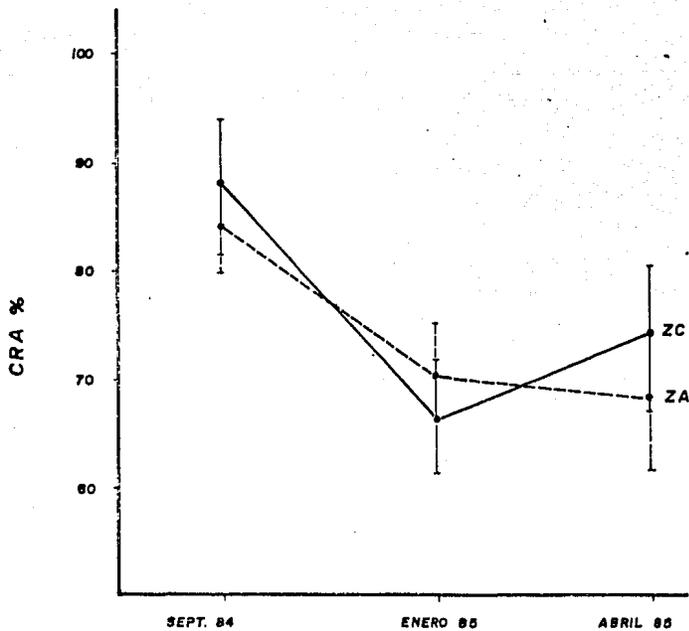


Fig. 17. Variación estacional del contenido relativo de agua (CRA) en los primeros 20 cm de suelo, en la zona abierta (ZA) y bajo el dosel de vegetación (ZC). Cada punto representa la media  $\pm$  el error estándar (n=6).

## VARIACION DIURNA Y ESTACIONAL DEL POTENCIAL HIDRICO.

Ambas especies mostraron variación diurna en potencial hídrico durante las diferentes épocas del año. La magnitud de esta variación fué distinta en cada una de estas épocas. Tanto *P. auritum* como *P. lapathifolium* presentaron una variación máxima en época de sequía y mínima en época de lluvia. En *P. lapathifolium* la variación en época de sequía fué de -0.3 a -0.92 MPa; en época de lluvia fué de -0.25 a -0.50 MPa. En *P. auritum* la variación en época de sequía fué de -0.1 a 0.88 MPa en mayo de 1984 y de -0.1 a -1.05 en abril de 1985; en la época de lluvia fué de -0.11 a -0.3 MPa en sept de 1983 (fig. 18 ).

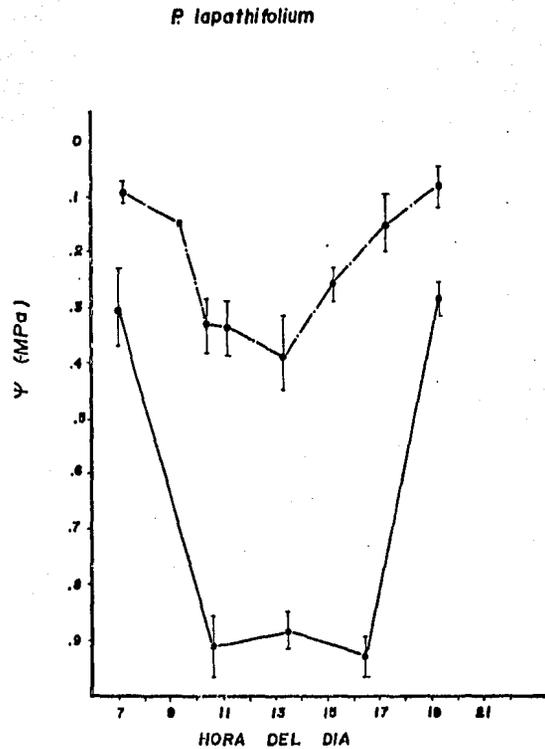
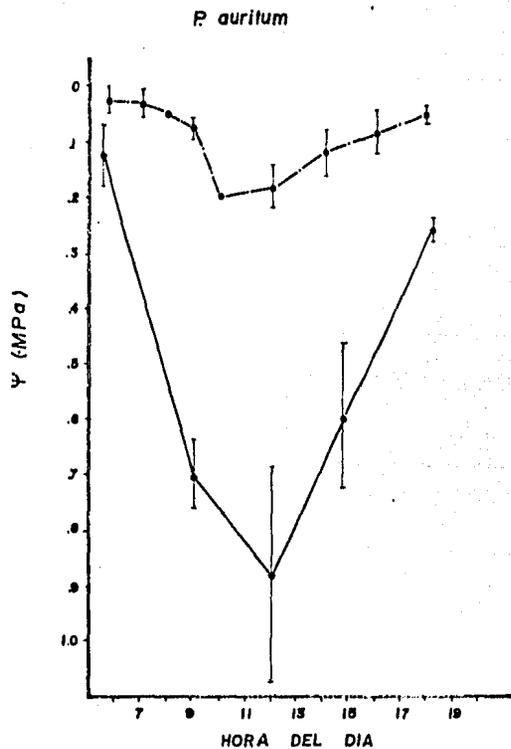
La magnitud de variación estacional para las dos especies depende de los valores de potencial hídrico mínimos alcanzados durante el día, ya que los valores de potencial hídrico máximos obtenidos al amanecer, presentaron una variación estacional menor (tabla 3 ).

En general *P. auritum* presenta potenciales hídricos menores que los de *P. lapathifolium* en cualquier época del año, la diferencia de potenciales hídricos entre las especies se va haciendo menor conforme la época de sequía avanza (figs. 19 a,b,c,d,e).

*Piper auritum* no muestra un comportamiento estacional tan claro como *P. lapathifolium*, ya que en días soleados, en época de lluvia o de nortes la magnitud de variación es parecida a la que se presenta en época de sequía (-0.17 - -0.9 MPa, en sept. de 1984; -0.11 - -1.12 MPa, en enero de 1985) (fig. 19 c).

Aunque existe un cierto patrón estacional en la variación de potenciales hídricos mínimos en *P. auritum*, su variación parece depender de condiciones microclimáticas momentáneas que le permiten alcanzar potenciales hídricos bajos en cualquier época del año. Esta influencia de condiciones microclimáticas momentáneas, lleva a la existencia de una mayor variación de potencial hídrico en las hojas de un mismo individuo y entre individuos en un mismo día y/o a una misma hora. Así, se observa que las hojas más sombreadas en un individuo mantienen potenciales hídricos de hasta -0.3 - -0.5 MPa mayores que los de las que están expuestas directamente al sol.

Los potenciales hídricos tomados al amanecer presentaron poca variación estacional en ambas especies (tabla 3). Esto muestra que las plantas recobran su potencial hídrico máximo durante la noche.



— 21 DE MAYO 84  
 - - - 3 DE SEPT. 83

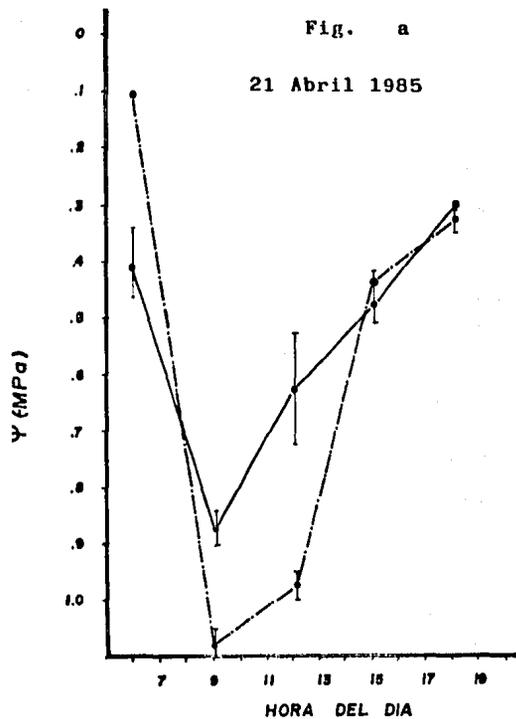
— 21 DE MAYO 84  
 - - - 7 DE SEPT. 83

Fig. 18 .Variación del potencial hídrico en *Piper auritum* y *Piper lapathifolium* en época de lluvia (sept.83) y época de sequía (mayo 84). Cada punto representa la media  $\pm$  el error estandar (n=3).

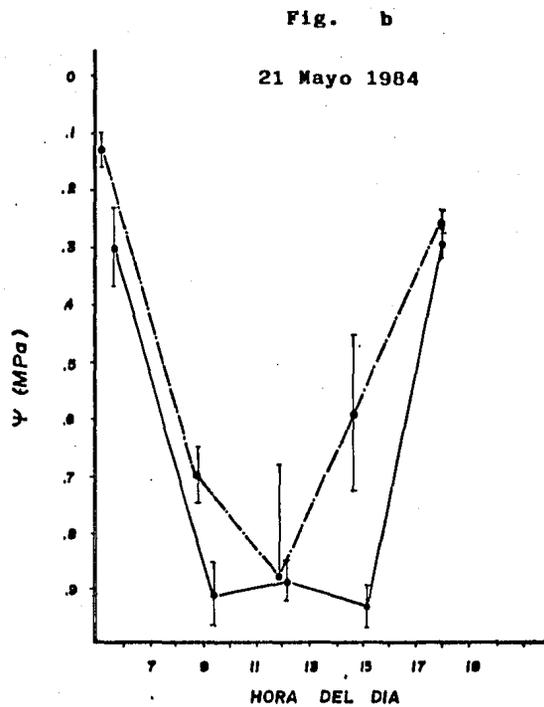
Tabla 3 . Potencial hidrico mínimo y máximo (MPa) alcanzados en el día(durante dos días consecutivos) en diferentes épocas del año. Los valores representan la media de tres hojas tomadas de tres plantas  $\pm$  la desviación estandar.

Epoca	<i>P. auritum</i>		<i>P. lapathifolium</i>	
	$\Psi$ Maximo	$\Psi$ Minimo	$\Psi$ Maximo	$\Psi$ Minimo
SEPT. 83	$0.113 \pm 0.060$	$0.3 \pm 0.05$	$0.066 \pm 0.028$	$0.538 \pm 0.236$
	$0.026 \pm 0.020$	$0.2 \pm 0$	$0.093 \pm 0.010$	$0.383 \pm 0.076$
ABRIL 84	—	$0.550 \pm 0.212$	—	—
MAYO 84	$0.010 \pm 0.070$	$0.600 \pm 0.018$	$0.300 \pm 0.070$	$0.925 \pm 0.038$
	$0.125 \pm 0.035$	$0.885 \pm 0.233$	$0.170 \pm 0.070$	$0.925 \pm 0.247$
SEPT. 84	$0.170 \pm 0$	$0.915 \pm 0.021$	$0.350 \pm 0.071$	$0.575 \pm 0.106$
	$0.170 \pm 0$	$0.900 \pm 0$	$0.325 \pm 0.035$	$0.560 \pm 0.027$
ENERO 85	$0.100 \pm 0$	$0.875 \pm 0.106$	$0.200 \pm 0$	$0.60 \pm 0.071$
	$0.110 \pm 0.014$	$1.125 \pm 0.177$	$0.275 \pm 0.035$	$0.615 \pm 0.092$
ABRIL 85	$0.130 \pm 0$	$1.075 \pm 0.035$	$0.310 \pm 0.057$	$0.780 \pm 0.028$
	$0.100 \pm 0$	$1.050 \pm 0$	$0.250 \pm 0$	$0.735 \pm 0.021$

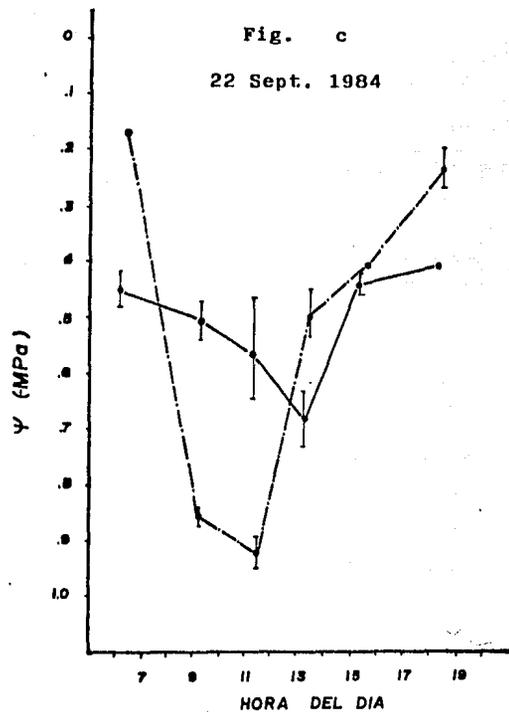
Figs. 19 a,b,c,d,e. Variación diurna del potencial hídrico ( $\psi$ ) en Piper auritum y Piper lapathifolium, en época de lluvia (16 c,d,e) y época de sequía (16 a,b). Excepto para septiembre del 83 las mediciones se realizaron el mismo día. Cada punto representa la media  $\pm$  la desviación estandar (n=3).



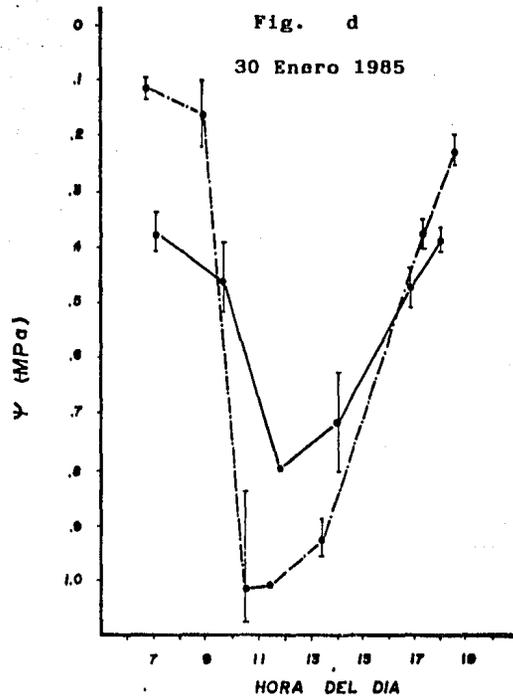
— P. LAPATHIFOLIUM  
- - - P. AURITUM



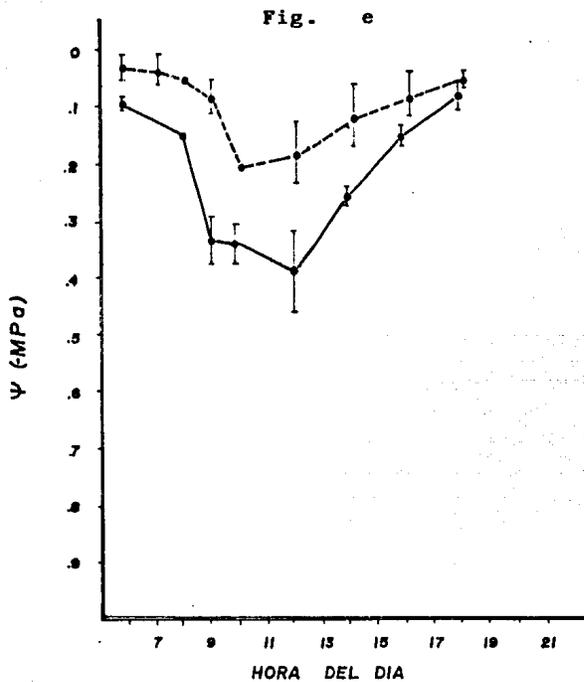
— P. LAPATHIFOLIUM  
- - - P. AURITUM



— *P. LAPATHIFOLIUM*  
- - - *P. AURITUM*



— *P. LAPATHIFOLIUM*  
- - - *P. AURITUM*



----- 31 SEPT. 83 *P. auritum*  
 \_\_\_\_\_ 7 SEPT. 83 *P. lapathifolium*

## VARIACION DIURNA Y ESTACIONAL DE POTENCIALES OSMOTICOS

El método utilizado en este estudio para la obtención de los valores de potencial osmótico a diferentes horas del día, requiere del trabajo de más de dos personas, y la disponibilidad de tres cámaras de presión, para tener un mínimo de tres replicas para cada muestreo, en un estudio comparativo de dos especies. En este estudio, debido a limitantes en los requerimientos antes mencionados, se obtuvieron solamente dos replicas por muestreo. De tal forma, se presentan los resultados de variación diurna en potencial osmótico, considerando la existencia de posibles restricciones debidas al tamaño de muestra obtenido.

Como se observa en la fig. 20 *P. auritum* presenta variación diurna del potencial osmótico en época de sequía (abril, mayo 1984), alcanzando una variación máxima a fines de esta época (0.57 MPa). En época de lluvia no existe variación diurna y los valores de potencial osmótico que se mantienen durante el día son mayores que los de la época de sequía. El ANOVA muestra que no existen diferencias significativas en los valores diurnos del potencial osmótico en la época de lluvia (sept. 84:  $F = 0.365$ ;  $P = 0.655$ ). Para el muestreo de abril del 85 no se observan diferencias significativas ( $F = 0.796$ ;  $P = 0.575$ ). Aunque los valores diurnos de potencial osmótico muestran una clara variación en la época de sequía del 84, el ANOVA muestra diferencias significativas solo en el muestreo realizado en el mes de abril ( $F = 5.467$ ;  $P = 0.030$ ), para mayo el análisis no muestra diferencias significativas ( $F = 3.905$ ;  $P = 0.083$ ).

*Piper lapathifolium* mantiene constantes sus valores de potencial osmótico durante el día, en las diferentes épocas del año (fig. 21). Los resultados del ANOVA fueron los siguientes: mayo 84 ( $F = 2.196$ ;  $P = 0.205$ ), sept. 84 ( $F = 1.009$ ;  $P = 0.485$ ), abril 85 ( $F = 2.398$ ;  $P = 0.181$ ).

Las figs. 22 y 23 muestran las marchas diurnas de potencial osmótico para ambas especies en diferentes épocas del año. Se observa que tanto en época de lluvia como en época de sequía *P. lapathifolium* mantiene potenciales osmóticos más bajos que *P. auritum*. En esta última especie se observaron potenciales osmóticos tan bajos como en *P. lapathifolium* en la época de sequía, debido a la magnitud de variación diurna que presenta en esta época.

En la tabla 4 se muestra la variación estacional en los valores de potencial osmótico a turgencia total y a turgencia cero que presentan las dos especies. Para ambos parámetros se observan los valores más bajos en la época de sequía. Tanto en *P. auritum* como en *P. lapathifolium* la máxima variación temporal del potencial osmótico a turgencia total fué de 0.36 MPa (fig. 24). El ANOVA muestra diferencias significativas entre los valores de potencial osmótico en las diferentes épocas del año. En *P. lapathifolium*  $F = 2.960$  y  $P = 0.030$ , en *P. auritum*  $F = 4.403$  y  $P = 0.006$ .

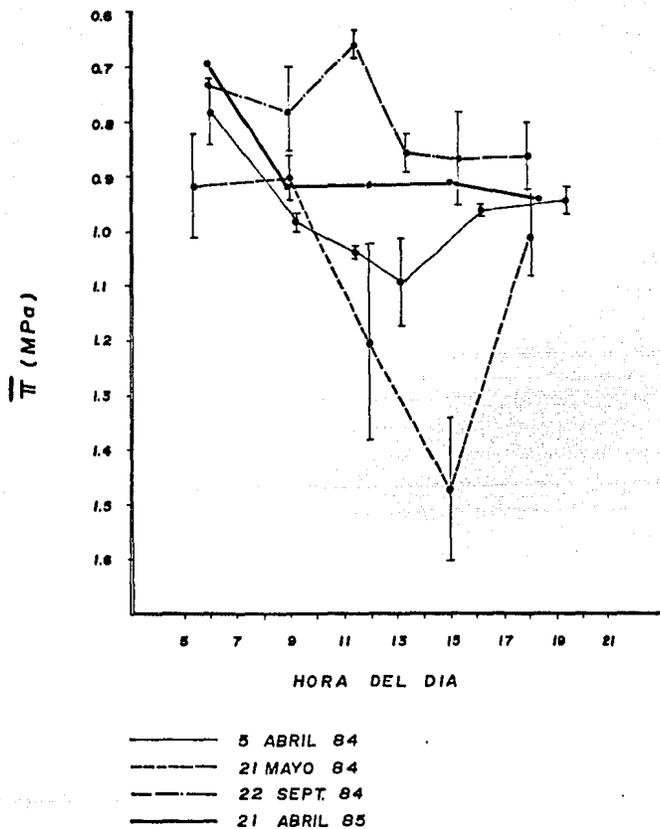


Fig. 20 . Variación diurna del potencial osmótico en Piper auritum ( $\bar{\pi}$ ) . Cada punto representa la media  $\pm$  la desviación estandar ( $n=2$ ). En la época de lluvia (sept 84), inicio de la época de sequía (abril 84 y 85) y época de sequía (mayo 84).

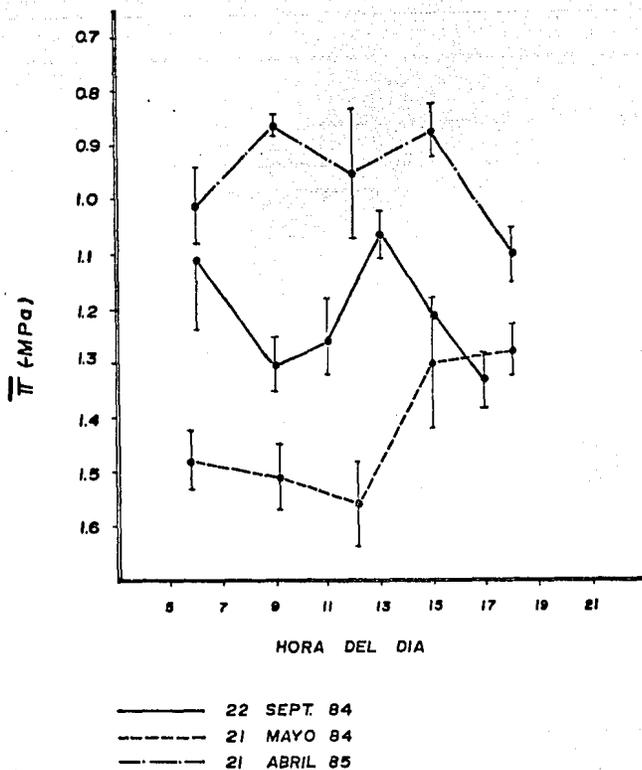


Fig. 21 .Variación diurna del potencial osmótico ( $\bar{\pi}$ ) en Piper lapathifolium. Cada punto representa la media + la desviación estandar (n=2). En época de lluvia (sept.84), inicio de la época de sequía (abril 85) y finales de la época de sequía (mayo 84).

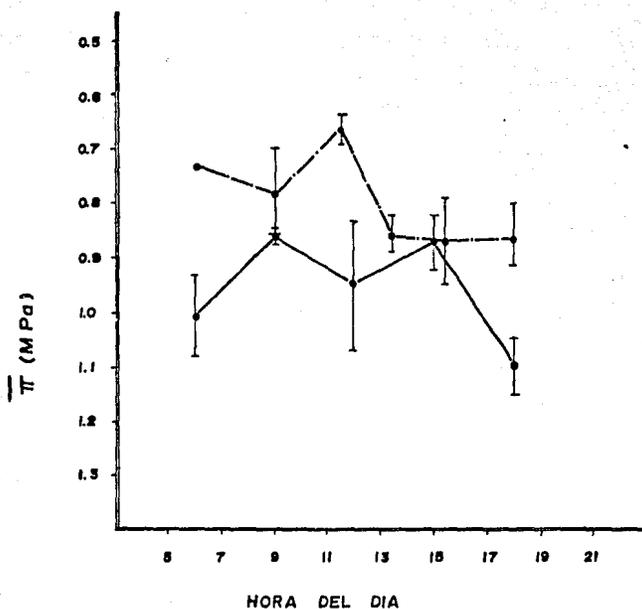


Fig. 22 . Variación diurna del potencial osmótico ( $\pi$ ) en *Piper auritum* (---) y *Piper lapathifolium* en época de lluvia (22 sept.1984). Cada punto representa la media  $\pm$  la desviación estandar (n=2).

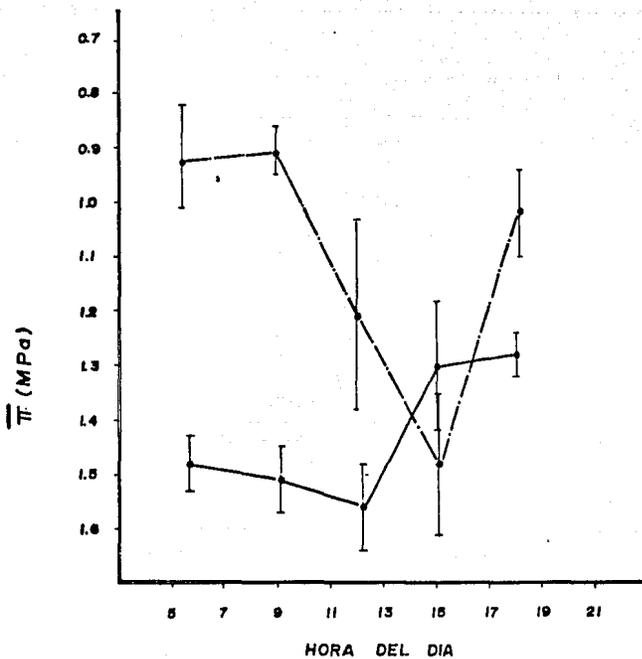


Fig. 23 . Variación diurna del potencial osmótico ( $\bar{\pi}$ ) en *Piper auritum* (---) y *Piper lapathifolium* (—). En época de sequía (21 de mayo 1984). Cada punto representa la media  $\pm$  la desviación estandar (n=2).

Tabla 4.- Variación estacional del potencial osmótico a turgencia total ( $\bar{\pi}$  100) y turgencia cero ( $\bar{\pi}$  0) en MPa. Se reporta la media  $\pm$  la desviación estándar (n=5).

EPOCA	Piper auritum		Piper lapathifolium	
	$\bar{\pi}$ 100	$\bar{\pi}$ 0	$\bar{\pi}$ 100	$\bar{\pi}$ 0
SEPT. 83	0.65 $\pm$ 0.14	0.72 $\pm$ 0.18	0.96 $\pm$ 0.19	1.22 $\pm$ 0.46
ABR. 84	0.93 $\pm$ 0.16	1.03 $\pm$ 0.30	1.08 $\pm$ 0.21	1.19 $\pm$ 0.21
MAYO 84	0.79 $\pm$ 0.12	1.04 $\pm$ 0.21	1.35 $\pm$ 0.15	1.47 $\pm$ 0.35
SEPT. 84	0.86 $\pm$ 0.24	1.05 $\pm$ 0.30	0.91 $\pm$ 0.20	1.12 $\pm$ 0.27
ENE. 85	0.74 $\pm$ 0.14	1.06 $\pm$ 0.29	0.97 $\pm$ 0.22	1.21 $\pm$ 0.27
ABR. 85	0.84 $\pm$ 0.08	0.93 $\pm$ 0.11	1.17 $\pm$ 0.17	1.26 $\pm$ 0.22

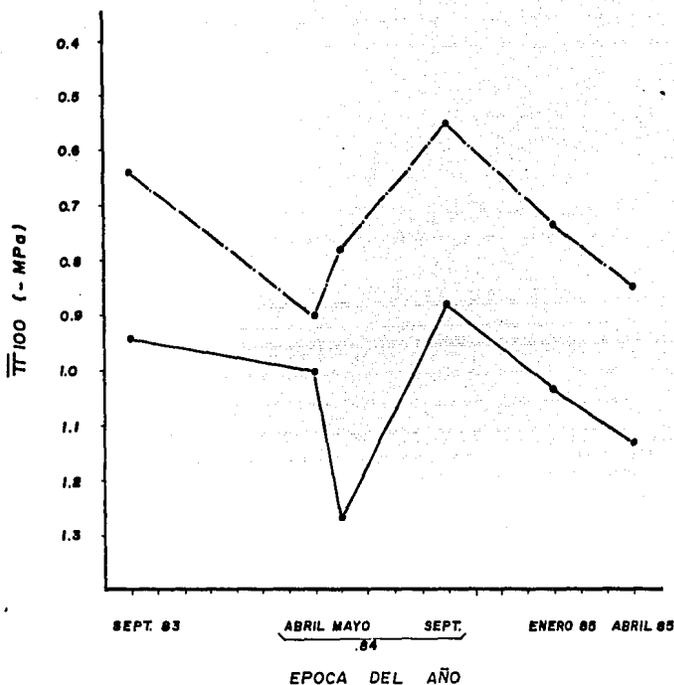


Fig. 24 . Variación estacional del potencial osmótico a turgencia total ( $\pi_{100}$ ) en *Piper auritum* (---) y *Piper lapathifolium*. En época de lluvia (sept. 83, 84 y enero 85) y época de sequía (abril 84, 85 y mayo 84).

## VARIACION DIURNA Y ESTACIONAL DE POTENCIALES DE TURGENCIA.

La variación diurna de potenciales de turgencia ( $\bar{P}$ ) se calculó a partir de las marchas diurnas de potencial hídrico y osmótico ( $\bar{P} = W - \bar{\pi}$ ). En las figs. 25 y 26 se observa la variación diurna para ambas especies en diferentes épocas del año. *E. lauratum* alcanzó valores de turgencia de cero en época de lluvia y al inicio de la época de sequía en abril del 85. Al inicio y a fines de la época de sequía del 84 (abril y mayo) mantiene valores positivos de turgencia a lo largo del día.

En el campo, es de notarse que las hojas de *E. lauratum* se tornan flácidas en días soleados (independientemente de la época). Las hojas expuestas directamente al sol comienzan a observarse flácidas a las 9 am aproximadamente, mostrando una flacidez total entre las 9 y 11 am. De las 12 horas en adelante las hojas comienzan a recobrar su turgencia. Este fenómeno se observa diferencialmente entre las hojas de un individuo y entre los individuos, dependiendo del grado de exposición de las hojas a la luz directa.

*Piper lapathifolium* mantiene potenciales de turgencia positivos en el día durante diferentes épocas del año, manteniendo valores mayores a los de *E. lauratum* en cualquier época del año (figs. 27 y 28 ).

En la fig. 29 se muestra la variación que presenta el potencial de turgencia de las hojas ( $\bar{P}$ ) en relación con el contenido relativo de agua (CRA), para ambas especies en diferentes épocas del año. Como puede observarse, *E. lapathifolium* alcanza valores de turgencia mayores que *E. lauratum* a CRA altos, en cualquier época del año, lo que es de explicarse, si consideramos que los valores de potencial osmótico en esta especie son siempre más bajos. Sin embargo, a CRA bajos, *E. lauratum* mantiene valores de turgencia mayores que *E. lapathifolium*, alcanzando la pérdida de turgencia (cuando  $\bar{P}=0$ ) a CRA más bajos.

En el caso de *E. lauratum* la relación del potencial de turgencia con respecto al CRA muestra un cambio en las diferentes épocas del año (fig. 30 ), manteniendo valores mayores de turgencia a cualquier CRA en época de sequía. En *E. lapathifolium* esta relación muestra una variación mínima, con la misma tendencia a que los valores de turgencia sean un poco mayores en época de sequía (fig. 31 ).

El valor del CRA al cual  $\bar{P} = 0$  generalmente es menor en *E. lauratum* (fig. 30, tabla 5 ), mostrando variación estacional, ya que en época de lluvia  $\bar{P}$  alcanza un valor de cero a un CRA de  $0.9 + 0.014$  (sept. 83 y 84). En época de sequía este valor es de  $0.82 + 0.028$  (mayo 84, abril 85). En *E. lapathifolium* el valor de CRA al cual  $\bar{P} = 0$  se mantiene se mantiene con una variación menor en las diferentes épocas del año (fig. 31, tabla 5 ).

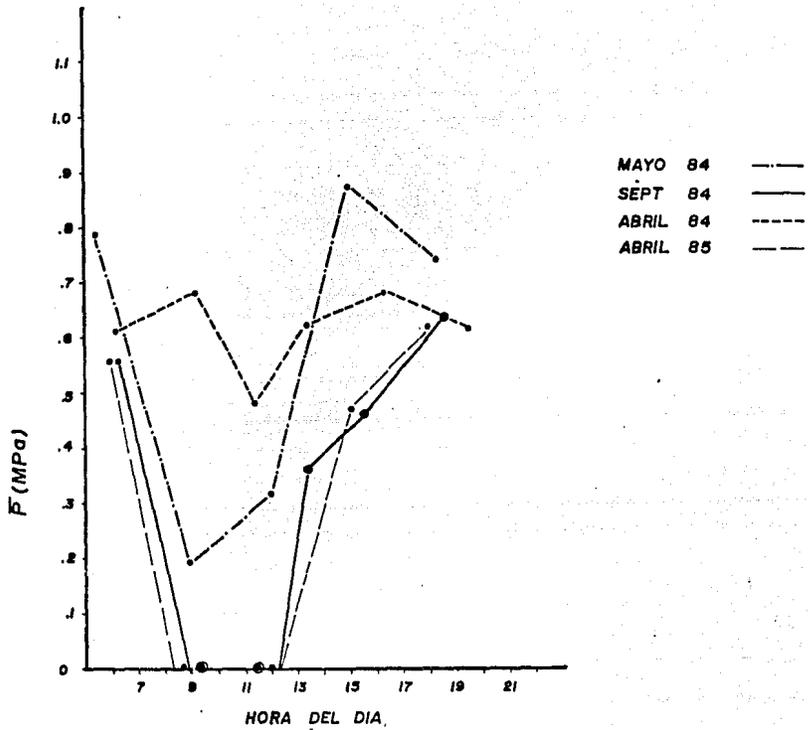


Fig. 25. Marchas diurnas de potencial de turgencia (F) en *Piper auritum*. En época de lluvia (sept.84), inicio de la época de sequía (abril 84,85) y época de sequía (mayo 84).

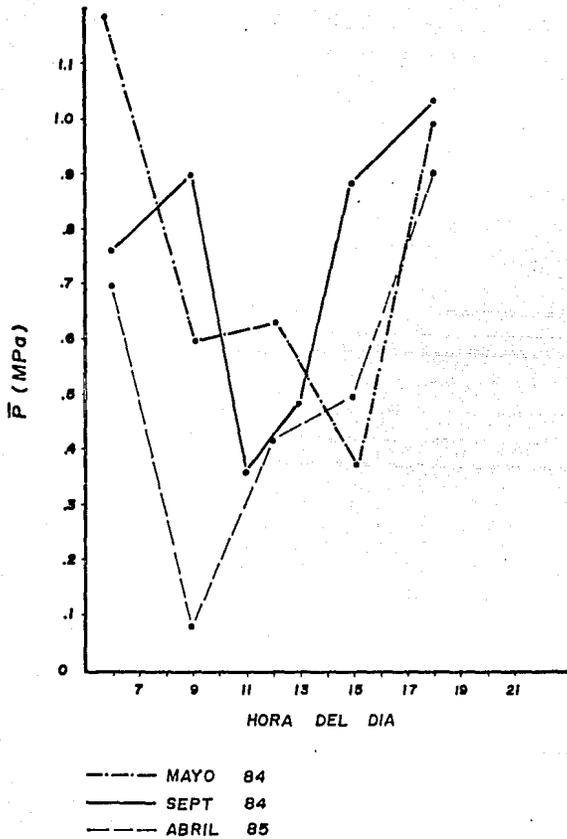


Fig. 26 . Marchas diurnas de potencial de turgencia ( $\bar{P}$ ) en Piper lapathifolium. En época de lluvia (sept.84), inicio de la época de sequía (abril 85) y finales de la época de sequía (mayo 84).

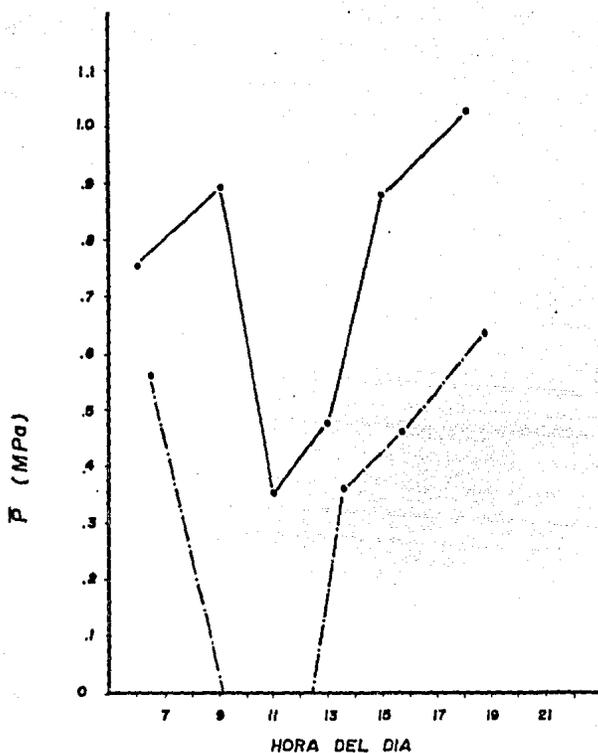


Fig. 27. Marchas diurnas de potencial de turgencia ( $\bar{P}$ ) en *Piper auritum* (---) y *Piper lapathi folium* (—) en la época de lluvia (sept. 84).

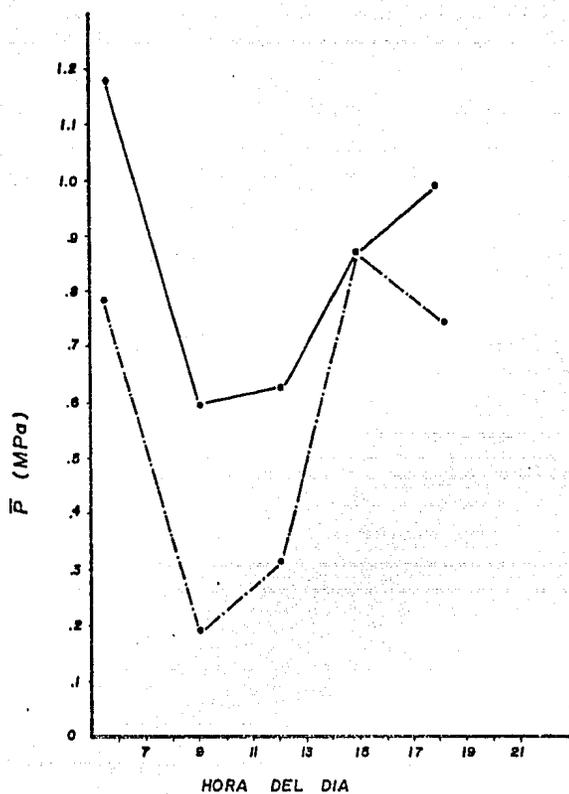


Fig. 28 .Marchas diurnas de potencial de turgencia ( $\bar{P}$ ) en *Piper auritum* (---) y *Piper lapathi folium* (—) en época de sequía (mayo 84).

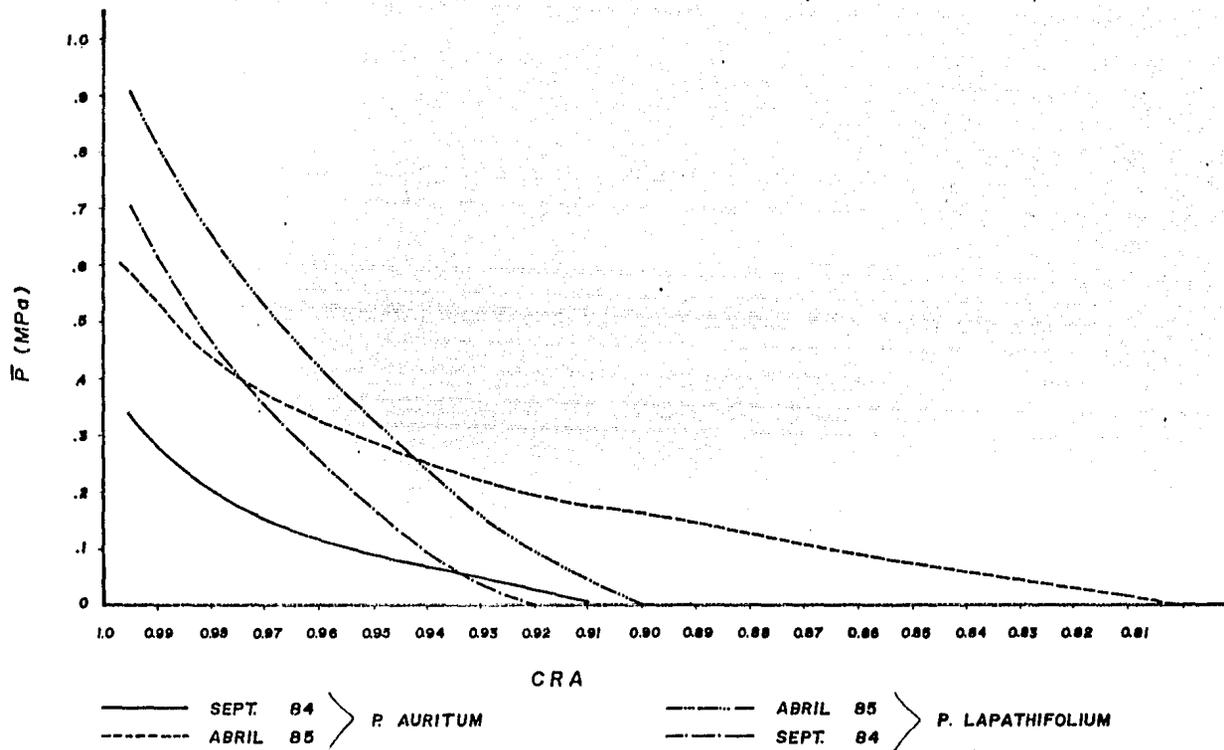


Fig. 29 .Variación del potencial de turgencia ( $\bar{P}$ ) con respecto al contenido relativo de agua (CRA) en *Piper auritum* y *Piper lapathifolium*. En época de lluvia (sept.84) y época de sequía (abril 85).

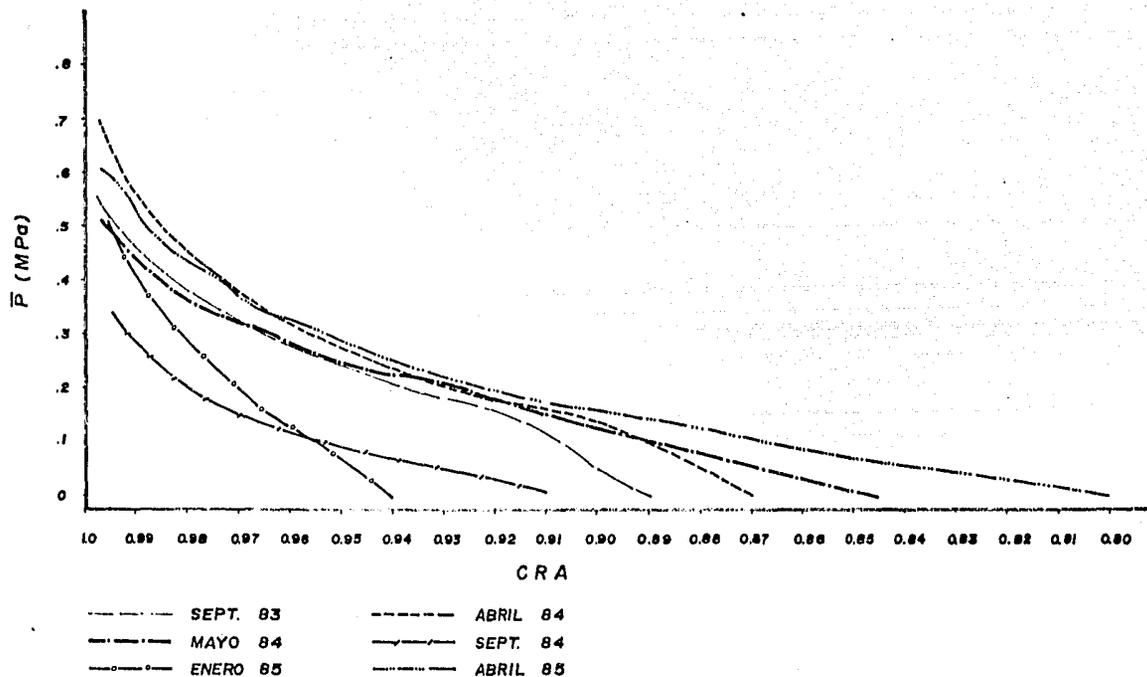


Fig.30 . Variación estacional en la relación del potencial de turgencia ( $\bar{P}$ ) y el contenido relativo de agua (CRA) en Piper auritum. En época de lluvia (sept.83,84 y enero 85) y época de sequía (abril 84,85 y mayo 84).

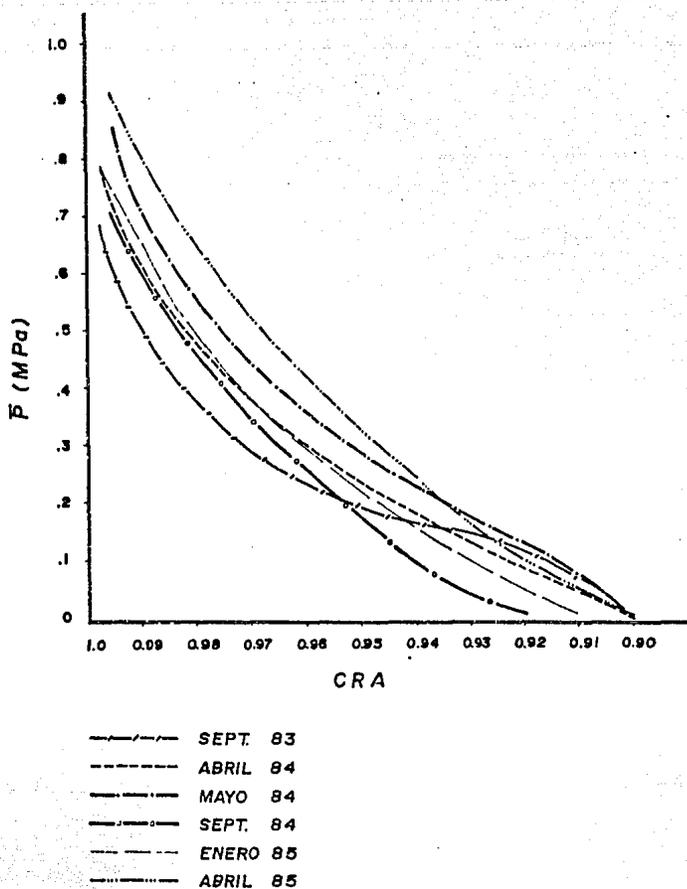


Fig. 3) .Variación estacional en la relación del potencial de turgencia ( $\bar{p}$ ) y el contenido relativo de agua (CRA) en Piper lapathifolium. En época de lluvia (sept.83,84 y enero 85) y época de sequía (abril 84,85 y mayo 84).

**Tabla 5.** Contenido relativo de agua al cual el potencial de turgencia alcanza un valor de cero ( $CRA(\bar{p}=0)$ ) en Piper auritum y Piper lapathifolium. En época de lluvia (sept. 83, 84 y enero 85) y época de sequía (abril 84, 85 y mayo 84).

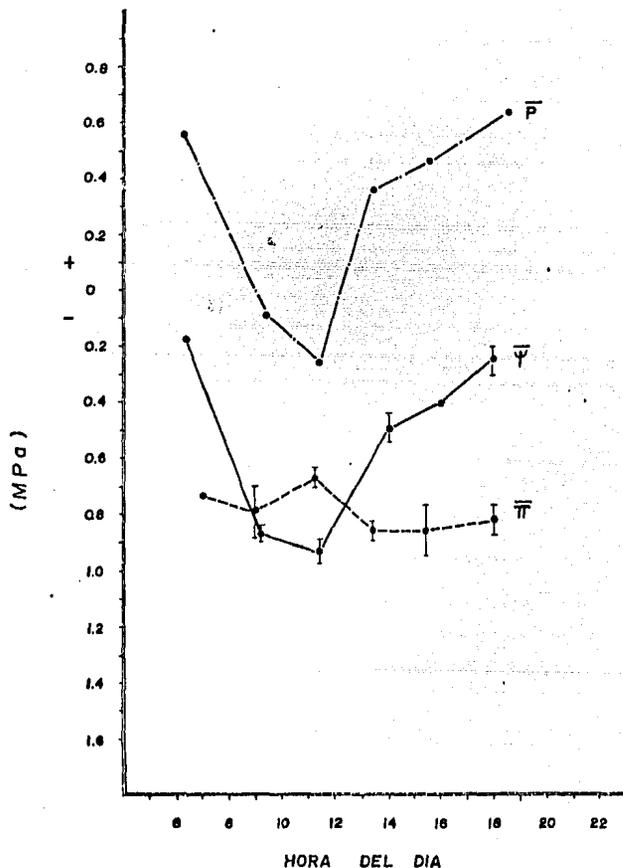
<b>Epoca</b>	<b><i>P.auritum</i> CRA (<math>\bar{p}=0</math>)</b>	<b><i>P.lapathifolium</i> CRA (<math>\bar{p}=0</math>)</b>
<b>SEPT. 83</b>	<b>0.89</b>	<b>0.90</b>
<b>ABRIL 84</b>	<b>0.87</b>	<b>0.90</b>
<b>MAYO 84</b>	<b>0.84</b>	<b>0.90</b>
<b>SEPT. 84</b>	<b>0.91</b>	<b>0.92</b>
<b>ENERO 85</b>	<b>0.94</b>	<b>0.91</b>
<b>ABRIL 85</b>	<b>0.80</b>	<b>0.90</b>

## VARIACIONES DE LOS POTENCIALES HIDRICO Y OSMOTICO Y SU EFECTO EN EL POTENCIAL DE TURGENCIA.

En la fig. 32 se muestra la variación diurna del potencial hídrico y sus componentes osmótico y de turgencia para *P. auritum* en la época de lluvia y la época de sequía en 1984. Los valores de potencial hídrico mínimo alcanzados en el día en las dos épocas son muy parecidos, posiblemente debido a que el déficit de presión de vapor alcanza valores altos en época de lluvia, cuando el día es soleado y sin nubosidad. El potencial de turgencia alcanza valores de cero en época de lluvia, y se mantuvieron positivos en época de sequía, debido a la disminución diurna del potencial osmótico que se presenta en esta época.

En el caso de *P. lapathifolium* el potencial hídrico mínimo se alcanza en la época de sequía, sin embargo, el potencial de turgencia se mantiene a un valor casi igual que en época de lluvia, en la cual el potencial hídrico mínimo alcanzado fué mayor. El mantenimiento de la turgencia en época de sequía está relacionado con la disminución estacional del potencial osmótico de las hojas que presenta esta especie (fig. 33 ).

22 SEPT 84



21 MAYO 84

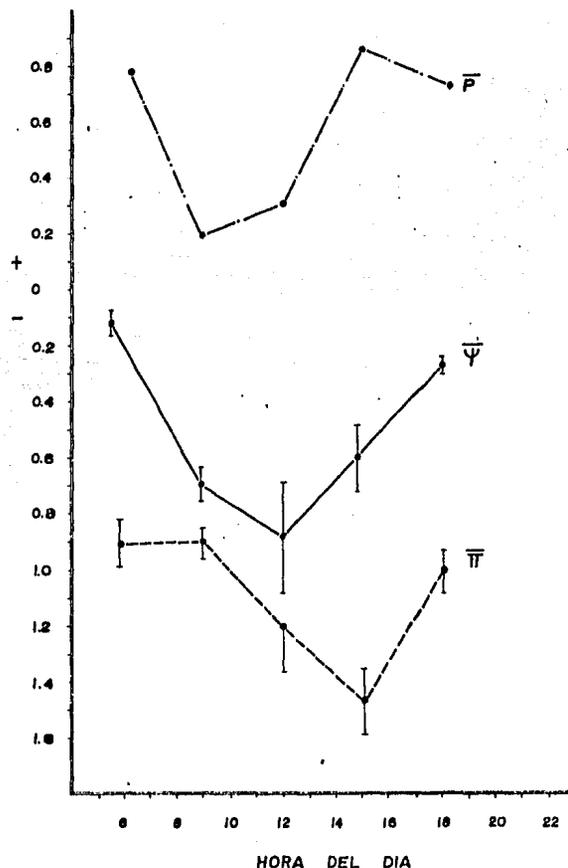


Fig. 32 . Variación diurna de los potenciales hídrico ( $\Psi$ ) (media + la desviación estandar;  $n=3$ ), osmótico ( $\pi$ ) (media + la desviación estandar;  $n=2$ ) y de turgencia ( $P$ ) en Piper auritum. En época de lluvia (sept84) y época de sequia (mayo 84).

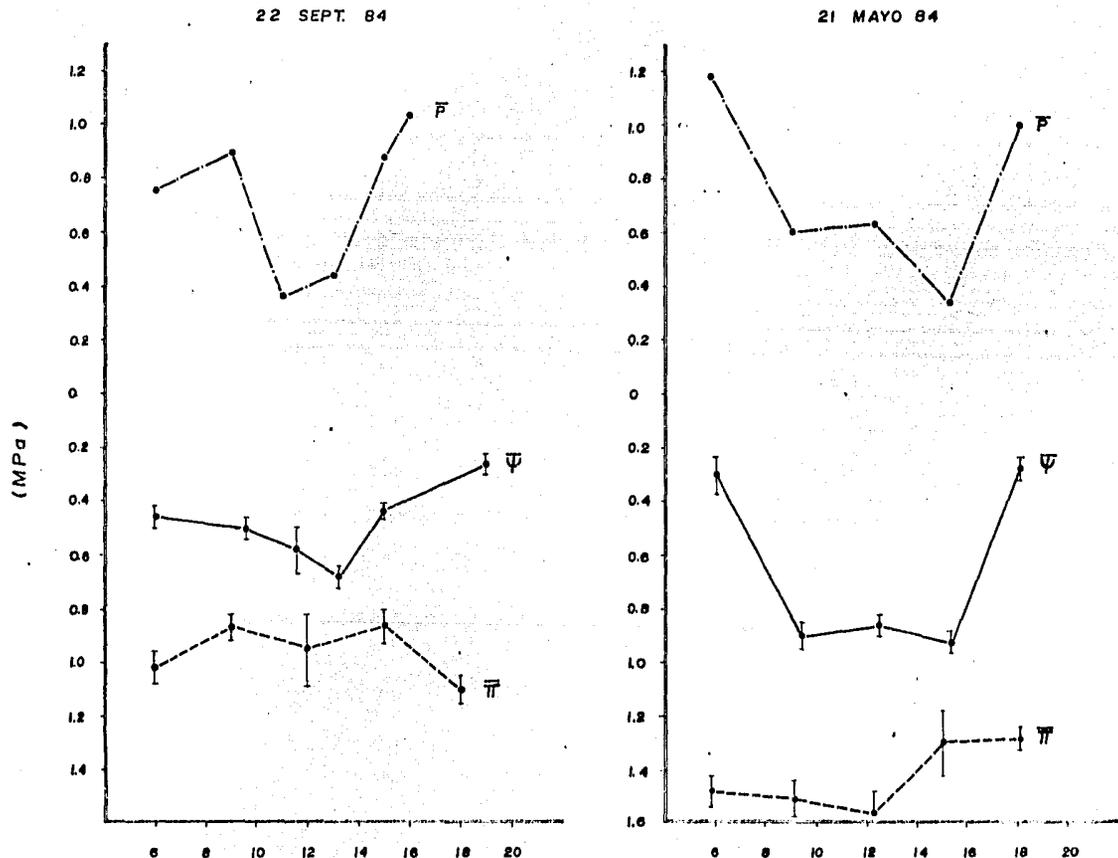


Fig. 33. Variación diurna de los potenciales hídrico ( $\bar{\Psi}$ ) (media + la desviación estándar;  $n=3$ ), osmótico ( $\bar{\pi}$ ) (media + la desviación estándar;  $n=2$ ) y de turgencia ( $\bar{P}$ ) en *Piper lapathi-folium*. En época de lluvia (sept. 84) y época de sequía (mayo 84).

#### VARIACION ESTACIONAL DE MODULOS DE ELASTICIDAD.

Los valores máximos del módulo de elasticidad cambian estacionalmente en ambas especies (tabla 6 ). Los valores más bajos se alcanzan en época de lluvia, y los más altos en época de sequía; esta tendencia se observa en las dos especies (figs.34 y 35 ). *P.lapathifolium* presenta los valores más altos del módulo de elasticidad máximo en cualquier época del año, en comparación con los valores observados en *P.auritum*. La diferencia entre los valores máximos del módulo de elasticidad en *P.lapathifolium* y *P.auritum* va creciendo en magnitud de la época de lluvias a la época de sequía (figs.34 y 35 ).

Tabla 6 . Valores máximos del modulo de elasticidad. En época de lluvia (sept.83,84 y enero 85) y época de sequía (abril 84,85 y mayo 84).

Epoca	<i>P. auritum</i>	<i>P. lapathifolium</i>
SEPT. 83	5724	9368
ABRIL 84	11.350	16.205
MAYO 84	9988	17600
SEPT. 84	6724	7645
ENERO 85	8204	10.780
ABRIL 85	14.004	24.614

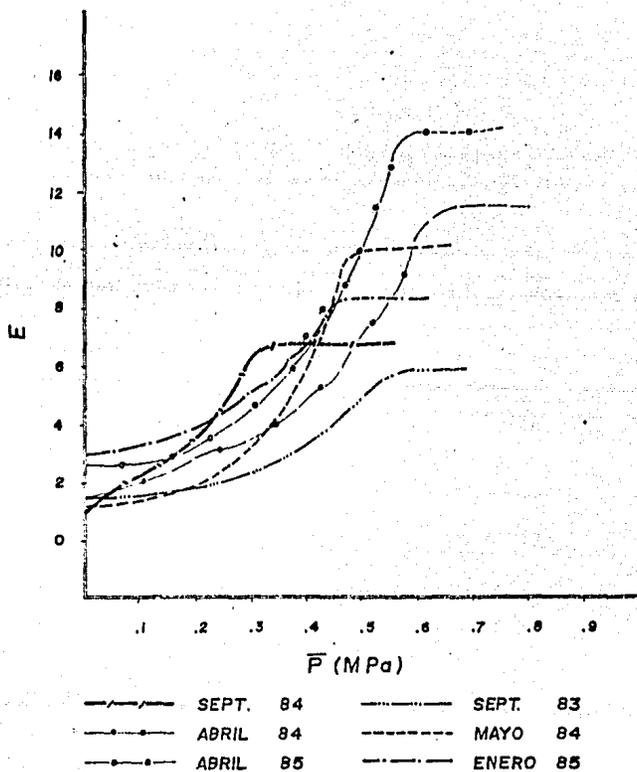


Fig.34 . Relación entre el módulo de elasticidad (E) y la presión de turgencia ( $\bar{P}$ ) en Piper auritum. En época de lluvia (sept.83,84 y enero 85) y época de sequía (abril 84,85 y mayo 84).

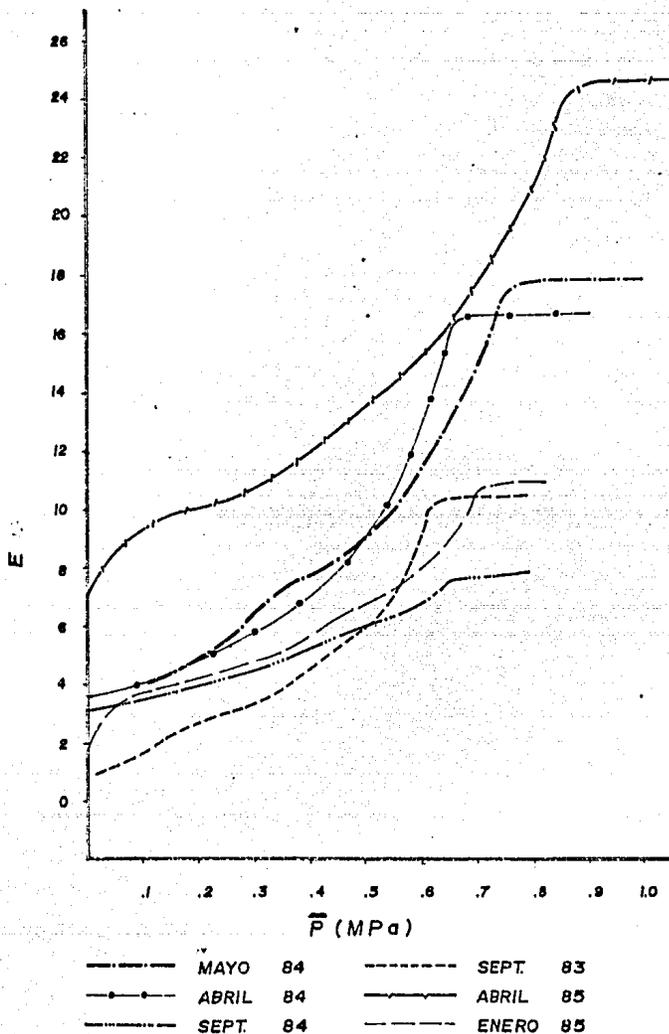


Fig.35 . Relación entre el módulo de elasticidad (E) y la presión de turgencia ( $\bar{P}$ ) en Piper lapa thifolium. En época de lluvia (sept.83,84 y enero 85) y en época de sequía (abril 84,85 y mayo 84).

## CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA.

Se presenta poca variación diurna y estacional en la conductancia estomática de *P.lapathifolium* (fig.36a), observándose valores ligeramente mayores durante la época de sequía.

En *P.auratum* se presenta variación diurna de la conductancia estomática. La magnitud de variación es menor en la época de lluvia, comparada con la época de sequía (fig. 36b). En general, *P.auratum* presenta una pequeña disminución en la conductancia estomática entre las 10 y 12 horas del día, en cualquier época del año; no se observó el cierre total de los estomas en ninguna época del año.

Los valores de conductancia estomática son mucho mayores en *P.auratum* comparados con los de *P.lapathifolium* en la época de lluvia. La diferencia disminuye en la época de sequía, ya que en esta época la conductancia disminuye en *P.auratum* y se incrementa ligeramente en *P.lapathifolium* (figs. 36 a y b).

Resultados preliminares, muestran una relación directamente proporcional entre conductancia estomática y la cantidad de luz fotosintéticamente activa que llega a las hojas de *P.auratum*. Sin embargo, esta respuesta parece estar influenciada por el potencial hídrico de las hojas, ya que a una misma cantidad de luz fotosintéticamente activa se presentan valores de conductancia menores en época de sequía, en comparación con los obtenidos en la época de lluvia (fig.37).

En *P.lapathifolium* la conductancia estomática muestra también una relación directamente proporcional a la cantidad de luz fotosintéticamente activa que llega a las hojas (fig. 38). Así, la incidencia de un rayo de luz directa incrementa la conductancia .

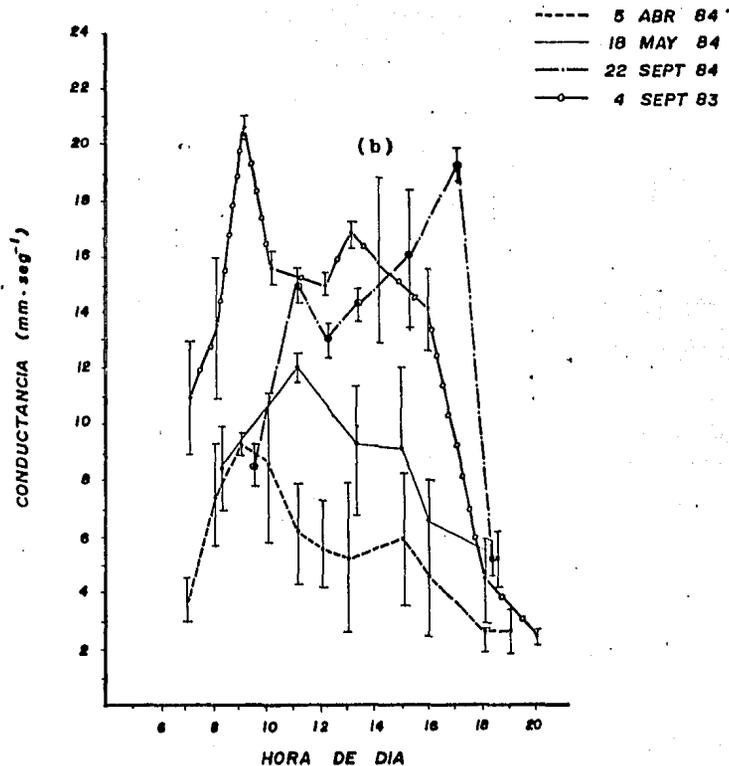
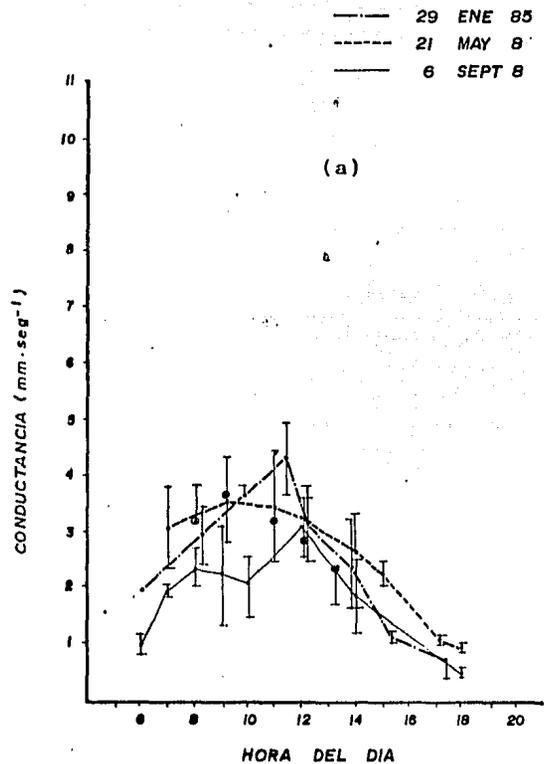


Fig. 36 . Variación diurna de la conductancia estomática en *Piper lappathifolium* (a) y en *Piper auritum* (b). En época de lluvia (sept.84,83 y enero 85) y en época de sequía (abril y mayo 84). Cada punto representa la media  $\pm$  la desviación estandar (n=5).

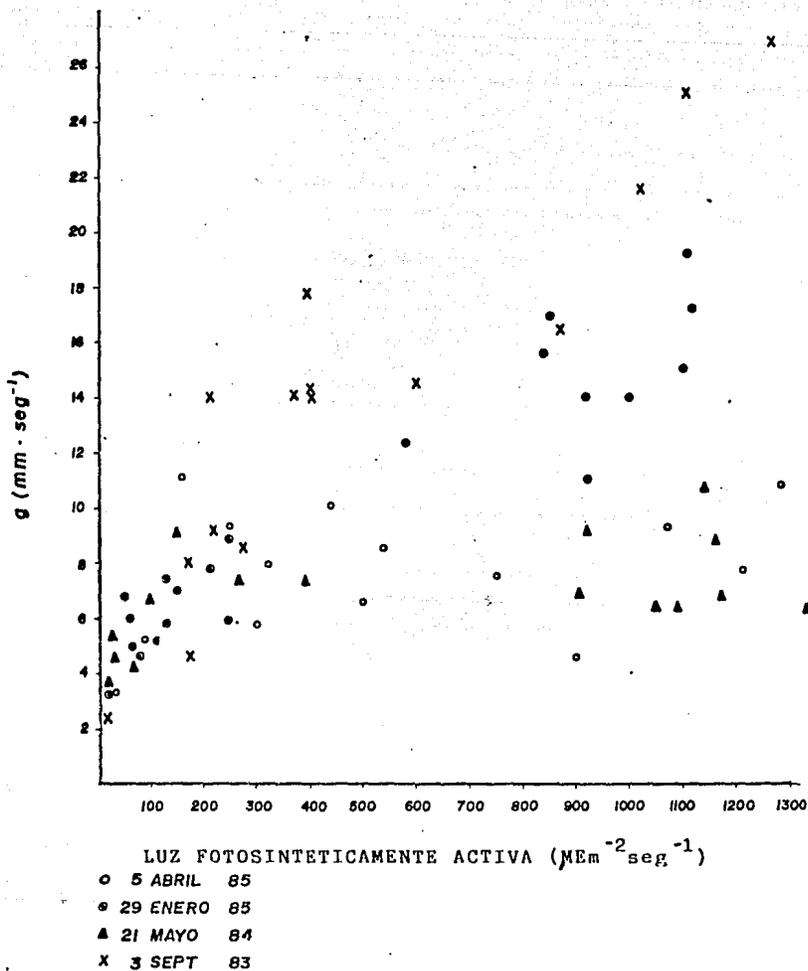
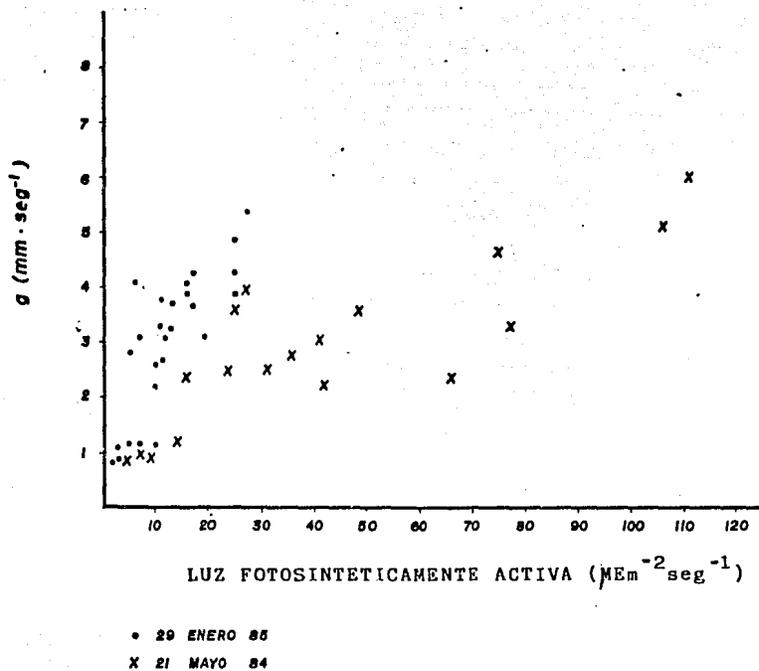


Fig. 37. Relación de la conductancia estomática y la cantidad de luz fotosintéticamente activa en Piper auritum. En época de lluvia (sept.83, enero 85) y época de sequía (abril 85, mayo 84).



## DISCUSION Y CONCLUSIONES

Los resultados muestran diferencias claras en los parámetros microclimáticos de las zonas en las que se desarrollan las especies estudiadas. Estas diferencias determinan el grado de demanda evaporativa del ambiente y de disponibilidad de agua para la planta.

Bajo el dosel de vegetación, donde se desarrolla *Piper auritum*, la variación diurna de temperatura y humedad relativa es menor, debido a que el intercambio de energía se da en la parte superior del dosel. Consecuentemente el déficit de presión de vapor al cual *P. lapathifolium* está expuesto, es menor.

En las áreas donde no se ha formado aún el dosel, la llegada de luz directa produce una mayor variación diurna en temperatura y humedad relativa, y por lo tanto del déficit de presión de vapor. Las heliófilas como *Piper auritum* están así, expuestas a una mayor demanda evaporativa del ambiente.

En la época de sequía el déficit de presión de vapor muestra un incremento en ambas zonas. Esto está relacionado directamente con la disminución en la humedad relativa y el aumento en la temperatura, que se presenta en esta época. Conjuntamente disminuye el contenido relativo de agua del suelo.

La variación diurna y estacional en la demanda evaporativa del ambiente y la disponibilidad de agua para *P. auritum* y *P. lapathifolium*, parece determinar las diferencias en los parámetros que definen las relaciones hídricas de las dos especies.

Considerando los valores mínimos de potencial hídrico que alcanzan las especies en el día, podríamos decir de acuerdo con Hsiao (1973), que tanto *P. auritum* como *P. lapathifolium* están expuestas a déficit hídrico. Este déficit hídrico es producido por el incremento diurno en el déficit de presión de vapor, el cual es mayor en áreas abiertas y se acentúa en época de sequía.

El aumento en el déficit de presión de vapor produce una mayor demanda evaporativa del ambiente, al incrementar el gradiente de potencial hídrico en el continuo suelo-planta-atmósfera. Así, incrementa la pérdida de agua de la planta a la atmósfera. Si la tasa de toma de agua no iguala a la de pérdida, se produce la disminución del potencial hídrico de la planta.

*Piper lapathifolium* está expuesta a déficit hídrico estacional, debido a que en época de sequía aumenta el déficit de presión de vapor bajo el dosel de vegetación, y es cuando su potencial hídrico disminuye más en el día. *P. auritum* está expuesta a déficit hídrico en cualquier época del año, ya que en época de lluvia, si los días son soleados y sin nubosidad, el déficit de presión de vapor aumenta y su potencial hídrico disminuye tanto como en la época de sequía.

La disponibilidad de agua en el suelo parece no contribuir directamente en la disminución diurna del potencial hídrico.

drico. Esto se infiere a partir de que ambas especies alcanzan al amanecer valores de potencial hídrico altos, en cualquier época del año, lo que significa que disponen del agua suficiente en el suelo para recobrar la que pierden durante el día. Además, en *E. auritum* en época de lluvia, el potencial hídrico puede disminuir tanto como en época de sequía aunque el suelo este saturado.

No se descarta la posibilidad de un efecto de la disminución del contenido relativo de agua del suelo en el decremento de la tasa de toma de agua. Esto no permitiría a la planta recobrar rápidamente el agua perdida por transpiración; lo anterior, no fué evaluado.

Los resultados indican que ambas especies tienen la capacidad de mantener potenciales de turgencia positivos, aunque el potencial hídrico disminuya durante la época de sequía. Esto es importante, si consideramos que los posibles efectos adversos que la planta puede sufrir por la disminución del potencial hídrico, se producen como resultado de la disminución de turgencia en la célula. Así, la sobrevivencia de las plantas en lugares o épocas en que están expuestas a déficit hídrico, depende de su capacidad para mantener valores de turgencia positivos.

El mantenimiento de valores de turgencia positivos a potenciales hídricos bajos, puede deberse a una disminución en el potencial osmótico de la célula, y/o a un incremento en la elasticidad de las paredes celulares. La disminución de los valores de potencial osmótico se puede producir por un incremento en la concentración de solutos debido a una disminución en el volumen de agua celular (ajuste osmótico pasivo). La disminución en el volumen de agua celular se puede producir por una pérdida de agua por transpiración o por una redistribución de agua entre el simplosto y el apoplasto. La disminución del potencial osmótico puede resultar también de la acumulación neta de solutos en la célula. A esto último se le considera ajuste osmótico activo o verdadero.

En el caso de las especies estudiadas, el mecanismo que permite mantener la turgencia en época de sequía es el ajuste osmótico verdadero. Lo anterior se infiere de las características de variación en el potencial osmótico y en el módulo de elasticidad presentes en las especies. Tanto *E. auritum* como *E. lappathifolium* presentan potenciales osmóticos a turgencia total menores en la época de sequía. *E. auritum* presenta también en esta época una disminución diurna de potencial osmótico. Los valores del módulo de elasticidad incrementan en época de sequía en ambas especies. Esto nos indica que la elasticidad de las paredes celulares disminuye en esta época y por lo tanto, este factor no está contribuyendo al mantenimiento de valores positivos de turgencia.

Podemos concluir también que el ajuste osmótico es verdadero, pues cuando el incremento en potencial osmótico se debe a la pérdida de agua de la célula, solo que la pared celular sea elástica (valores de Emax pequeños), se podrían mantener valores de turgencia positivos. En este caso se obtuvieron valores de turgencia positivos, a pesar de que los valores de Em<sub>ax</sub> incrementan en época de sequía. Esta tenden-

cia en el patrón de variación de los valores de potencial osmótico y módulos de elasticidad se ha observado en otras especies como sorgo (Jones & Turner, 1978).

El efecto del ajuste osmótico en el mantenimiento de la turgencia, se refleja también en los cambios estacionales que muestra la relación de potencial de turgencia con respecto al contenido relativo de agua. El efecto es más marcado en P. auritum y le permite mantener valores positivos de turgencia a contenidos relativos de agua más bajos en época de sequía, en comparación con la época de lluvia. En P. lapathi folium se presenta también este efecto, aunque los cambios estacionales son de menor magnitud, y la especie puede alcanzar valores de turgencia de 0 a contenidos relativos de agua más altos que P. auritum.

El ajuste osmótico diurno que presenta P. auritum en época de sequía, contribuye también al mantenimiento del potencial de turgencia durante el día. Este tipo de ajuste ha sido reportado como respuesta al déficit hídrico producido en periodos diurnos (Morgan, 1984).

La magnitud de los valores de potencial osmótico que presentan las especies y el grado de ajuste estacional, caen dentro de los valores reportados para mesófitas (Morgan, 1984).

La disminución estacional del potencial osmótico, puede conducir al incremento en los valores de Emax observado en ambas especies en la época de sequía, debido a que incrementa la turgencia a valores altos de contenido relativo de agua y/o por su influencia en el volumen celular a turgencia total (Jones & Turner, 1978). El hecho de que Emax sea siempre mayor en P. lapathifolium podría ser el resultado de que sus valores de potencial osmótico a turgencia total siempre son más bajos que en P. auritum.

La importancia del mecanismo de tolerancia al déficit hídrico que presenta P. lapathifolium en época de sequía, puede relacionarse con la disponibilidad del recurso luz en esta época. Es en época de sequía cuando P. lapathifolium dispone de una mayor cantidad de luz fotosintéticamente activa, debido a una disminución en la densidad de hojas del dosel. También en esta época debido a la disminución en el déficit de presión de vapor la planta está expuesta a déficits hídricos mayores. El cierre total o parcial de los estomas que evitara la pérdida de agua, le permitiría a la planta mantener valores altos de potencial hídrico y de turgencia, pero limitaría el aprovechamiento del incremento de luz bajo el dosel.

Los resultados muestran que P. lapathifolium aumenta ligeramente su conductancia estomática en época de sequía, aunque el potencial hídrico disminuya, manteniendo valores positivos de turgencia por ajuste osmótico.

En P. auritum la presencia de ajuste osmótico como mecanismo para tolerar la sequía puede determinar en parte, su capacidad para desarrollarse en hábitats donde la perturbación de la vegetación ha llevado a la pérdida del dosel, donde están expuestas a déficit hídrico en cualquier época del año. En estas condiciones la capacidad para tolerar la se-

quila, le permitiría a la planta mantener abiertos sus estomas para alcanzar las altas tasas fotosintéticas que requieren para mantenerse en estas condiciones. Además, la influencia que ejerce el potencial hídrico en la respuesta de los estomas a la luz, le permitiría a la planta el control de la pérdida de agua cuando se presentan déficits hídricos extremos.

No podemos concluir que la ausencia de *Piper lapathifolium* en áreas abiertas esta determinada por su incapacidad para soportar el grado de déficit hídrico que se presenta en estas condiciones. Para esto sería necesario realizar estudios experimentales de trasplante de *P. lapathifolium* en áreas abiertas y evaluar su desarrollo y capacidad de respuesta al déficit hídrico en las mismas.

Tampoco podemos descartar la posibilidad de que las características que determinamos en las especies no sean una respuesta directa al déficit hídrico. Así, en *P. lapathifolium* la disminución en potencial osmótico en la época de sequía pueda estar relacionada directamente con un aumento en la concentración de azúcares, debida a un incremento de la fotosíntesis por la mayor entrada de luz fotosintéticamente activa bajo el dosel en esta época.

Además la presencia de potenciales osmóticos mayores durante todo el año en esta especie, en comparación con *P. auritum*, podría estar determinada por tasas menores de crecimiento y de formación de estructuras nuevas y por lo tanto de la utilización de solutos. *P. auritum* presenta tasas altas de crecimiento y recambio de hojas (observaciones personales), por lo que la utilización de recursos debe ser muy rápida. La vida media de las hojas en *P. lapathifolium* es de un año mínimo y en *P. auritum* de un mes aproximadamente (Obs. Pers.).

En *P. auritum* las tasas de crecimiento y renovación de hojas son mayores en época de lluvia, en comparación con la época de sequía. En esta última la densidad de hojas es mucho menor y estas son de menor tamaño. Debido a esto, podríamos pensar que en esta época la utilización de asimilados es muy grande para la formación de estructuras y limita la capacidad de ajuste osmótico de la especie.

Otro punto a considerar es el hecho de que algunas de las características que los organismos presentan tienen un origen histórico y en un ambiente determinado pueden no tener un valor adaptativo (Robichaux et al, 1985; Robichaux, 1985).

A manera de conclusión general, quisiera considerar los siguientes puntos:

Los resultados obtenidos nos indican la posible influencia del déficit hídrico en la distribución de las plantas en la selva alta perennifolia. Los estudios realizados en Costa Rica y Panamá (Fetcher, 1979; Oberbauer, 1982; Rundel, citado por Robichaux, 1984), muestran también que el déficit hídrico diurno y/o temporal es un factor que determina las características de las especies en habitats específicos.

Considerando lo anterior, en la actualidad los estudios sobre relaciones hídricas en plantas de selva tropical húmeda deben orientarse a la evaluación de los efectos del déficit hídrico en el crecimiento, productividad y capacidad

reproductiva de las especies. Es necesario también realizar estudios que nos permitan determinar si las características de las plantas, que hemos interpretado como respuesta a la sequía, son más que una respuesta, una consecuencia de la misma o de otros factores.

Estudios experimentales en condiciones controladas nos permitirán definir también el grado de influencia que tienen otros factores como la luz y la temperatura en la capacidad de respuesta de las plantas a la sequía.

## BIBLIOGRAFIA.

ACKERSON, R.C. & R.R. HEBERT. 1981. Osmoregulation in cotton in response to water stress. 1) Alterations in photosynthesis, leaf conductance, translocation and ultrastructure Plant Physiol. 67: 484-488.

ADAMS, J.A. & F.T. BINHAM. 1978. Responses of stomata and water osmotic and turgor potentials of jojoba to water and salt stress. Agronomy Journal 70: 331-337.

ALVIN, P.T. 1977. Cacao. En: ALVIN, P.T. & T.T. KOZLOWSKI (eds.) Ecophysiology of tropical crops. Academic Press Inc. New York. 279-313.

ALVIN, P. T. & R. ALVIN. 1978. Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. En: TOMLINSON, P.B. & M.H. ZIMMERMANN (eds.). Tropical trees as living systems. 445-465.

BARCKOWSKY, W. & P.S. NOBEL. 1984. Water relations of cauli during desiccation: Distribution of water in tissues. Bot. Gaz. 145: 110-115.

BAZZAZ, F.A. 1984. Dynamics of wet tropical forest and their species strategies. En: MEDINA, E.; H.A. MOONEY & C.V. YANES (eds.). Physiological ecology of plants of the wet tropics. Dr. W. Junk Publishers, 233-244.

BAZZAZ, F.A. 1974. Ecophysiology of *Ambrosia artemisiifolia*: A successional dominant. Ecology 55: 112-119.

BAZZAZ, F.A. 1979. The physiological ecology of plant succession. Ann. Rev. Ecol. Syst. 10: 351-371.

BENEKE, P. 1974. Soil water relations and water exchange of forest ecosystems. En: LANGE, O.L.; L. KAPEN & E.D. SHULZE (eds.). Water and plant life. Springer Verlag, Berlin. 101-129.

BEGG, J.E. 1980. Morphological adaptations of leaves to water stress. En: TURNER, N.C. & P.J. KRAMER (eds.). Adaptation of plants to water and high temperature stress. Wiley Interscience 33-41.

BORCHET, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. Biotropica 15(2): 81-89.

BEWLEY, J.D. 1979. Physiological aspects of desiccation tolerance. Ann. Rev. Plant Physiol. 30: 195-338.

CALKIN, H.W. & R.W. PEARCY. 1984. Seasonal progressions of tissue and cell water relations parameters in evergreen and deciduous perennials. Plant Cell and Environment, 7: 347-352.

CAMPBELL, G.S. & G.A. HARRIS. 1977. Water relations and water use patterns for *Artemisia tridentata* Nutt in wet and dry years. *Ecology*, 58:652-659.

CARABIAS, J. & S. GUEVARA SADA. 1965. Fenología de una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada. Los Tuxtlas, Veracruz. En: GOMEZ POMPA, A. & S. DEL AMO (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II, 27-66.

CHABOT, B.F. & J.A. BUNCE. 1979. Drought and leaf carbon balance. En: SOLBRIG, O.T.; G.B. JOHNSON & P.H. RAVEN (eds.). Plant population biology. Columbia University Press, New York. 338-355.

CLAYTON-GREENE, K.A. 1983. The tissue water relationships of *Callitris columellaris*, *Eucalyptus melliodora* and *Eucalyptus microcarpa* investigating using the pressure-volume technique. *Oecologia* (Berl.) 57:368-373.

CLELAND, R. 1971. Cell wall extension. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 22:197-221.

CLINE, R.G. & G.S. CAMPBELL. 1976. Seasonal and diurnal water relations of selected forest species. *Ecology*, 57:367-373.

DAY, W. 1981. Water stress and crop growth. En: JOHNSON, C.B. (ed.). Physiological processes limiting plant productivity. Butterworths, London. 199-216.

DOLEY, D. 1981. Tropical and subtropical forest and woodlands. En: Water deficits and plant growth. Vol. 16. Academic Press Inc. 210-323.

EHLERINGER, J. & I. FORSETH. 1980. Solar tracking by plants. *Science* 210:1094-1098.

EHLERINGER, J. 1983 a. Ecophysiology of *Amaranthus palmieri* a Sonoran desert summer annual. *Oecologia* (Berl.) 57:107-112.

EHLERINGER, J. 1981. Leaf absorptances of Mohave and Sonoran desert plants. *Oecologia* (Berl.) 49:366-370.

EHLERINGER, J. 1983 b. Characterization of a glabrate *Eucelia farinosa* mutant: morphology, ecophysiology; and field observations. *Oecologia* (Berl.) 57:303-310.

ESTRADA, A.; R. COATES & M. MARTINEZ. 1975. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: Un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo. En: GOMEZ POMPA, A. & S. DEL AMO (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. Ed. Alhambra Mexicana, S.A. de C.V. México 379-394.

FANJUL, L. & P.H. ROSHER. 1984. Effects of water stress on internal water relations of apple leaves. *Physiol. Plant.*, 62:321--328.

FELGER, R.S. & C.H. LOWE. 1967. Clinal variation in the surface-volume relationships of the columnar cactus *Lophocereus schottii* in northwestern México. *Ecology*, 48(4): .

FETCHER, N. 1979. Water relations of five tropical tree species on Barro Colorado Island Panama. *Oecologia* 40:227-233.

FORD, C.W.; J.R. WILSON. 1981. Changes in levels of solutes during osmotic adjustment to water stress in leaves of four tropical pasture species. *Aust. J. Plant. Physiol.*, 8:77-91.

FORSETH, I. & J. EHLERINGER. 1980. Solar tracking response to drought in a desert annual. *Oecologia (Berl.)* 54:41-49.

FORSETH, I & J. EHLERINGER .1982. Ecophysiology of two solar tracking desert winter annuals. II. -Leaf movements, water relations and microclimate. *Oecologia (Berl.)* 57:107-112.

FORSETH, I. J. EHLERINGER ; K.S. WERK & C.S. COOK. 1984. Field water relations of Sonoran desert annuals. *Ecology*, 65 :

FOURNIER, L.A. 1976. Observaciones fenológicas en el bosque húmedo premontano de San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica *Iurrialba*, 26:54-59.

FRANKIE, W.G.; H.G. BAKER & P.A. OPLER. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Leaf Ecology*, 62: 881-913.

GARCIA, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen. Para adaptarlo a las condiciones de la república mexicana. Instituto de Geografía UNAM, México, 243pp.

GOMEZ POMPA, A. 1966. Estudios botánicos en la región de Misantla, Veracruz. Instituto Mexicano de Recursos Mexicanos Renovables.

GOMEZ POMPA, A. 1971. Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. *Biotrópica*, 3(2):125-135.

GOMEZ POMPA, A. & VAZQUEZ YANES C. 1985. Estudios sobre la regeneración de las selvas en regiones cálido-húmedas de México. En : GOMEZ POMPA A. & S. DEL AMO (eds.) Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II, 1-24.

GOODE, J.E. & K.H. HIGGS. 1973. Water, osmotic and pressure poten-

tial relationships in apple leaves. *J. Hort. Sci.* ,48:203-215.

HANSON, A.D. & W.D. HITZ. 1982. Metabolic responses of mesophytes to plant water deficits. *Ann. Rev. Plant Physiol.* ,33:163-203.

HEITHAUS, E.R.; T.H. FLEMING & P.A. OPLER. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56: 841-854.

HSIAO, T.C. 1973. Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.* ,24:519-570.

IBARRA, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles" Veracruz, México. Tesis profesional, Facultad de Ciencias UNAH.

JARVIS, P.G. 1980. Stomatal response to water stress in conifers. Ed :TURNER, N.C. & P.J. KRAMER (eds.) Adaptation of plants to water and high temperature stress. Wiley Interscience

JONES, M. & N.C. TURNER. 1978 .Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. *Plant Physiol.* 61: 122- 126.

JONES, M. ; N.C. TURNER. & C.B. OSMOND. 1981. Mechanism of drought resistance in plants. Ed :PALEG, L.G. & D. ASPINALL (eds.). Academic Press Australia. 15-37.

LANDSBERG, J.J. 1984. Physical aspects of the water regime of wet tropical vegetation. Ed :MEDINA, E.; H. MOONEY, & C. VAZQUEZ YANES (eds.). Physiological ecology of plants of the wet tropics. Task for Vegetation Science 12. Dr. Wunk Publisher. The Hague Netherlands. 13-26.

LEVITT, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. Vol. II. Water, radiation, salt and other stresses. Academic Press, London, New York. 606 pp.

LOT, H.A. 1976. La estación de biología tropical "Los Tuxtles" pasado, presente y futuro. Ed :Regeneración de selvas. GOMEZ PONPA, A.; C. VAZQUEZ YANES; S. DEL AMO & A. BUTANDA (eds.) CECSA México, 31-67.

LUDLOW, M.M. & G.L. WILSON. 1971. Photosynthesis of tropical pasture plants. I. Illuminance, carbon dioxide concentration, leaf temperature, and leaf air vapour pressure difference. *Aust. J. our. Biol. Sci.* , 24: 440-470.

LUDLOW, M.M. .1980. Adaptative significance of stomatal responses to water stress. Ed : TURNER, N. C. & P.J. KRAMER (eds.). Adaptation of plants to water and high temperature stress. Wiley Interscience. 123-138.

MARTINEZ, M. 1980. Aspectos sinecológicos del proceso de renovación natural en una selva alta perennifolia. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias UNAM.

MEDWAY, L. 1972. Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biol. J. Linn. Soc.*, 4:117-146.

MOONEY, H.A.; C.FIELD & C.VAZQUEZ YANES. 1984. Photosynthetic characteristics of wet tropical forest plants. Ed: MEDINA, E.; H. MOONEY & C. VAZQUEZ YANES (eds.). Physiological ecology of plants of the wet tropics. Dr. W. Junk Publisher, The Hague, Netherlands, 113-128.

MOONEY, H.A.; J.H.TROUGHTON & J.A.BERRY. 1974. Arid climates and photosynthetic systems. *Carnegy Inst. Wash. Yearbook* 73: 793-805.

MORGAN, J.M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 35:299-319.

MULROY, T.W. & P.W.RUNDEL. 1977. Annual plants. adaptations to desert environments. *BioScience*. Vol.27:109-114.

MUNNS, R. & R. WEIR. 1981. Contributions of sugars to osmotic adjustment in elongating and expanded zones of wheat leaves during moderate water deficits at two light levels. *Aust. J. Plant Physiol.*, 8:93-105.

NIELSEN, E.T.; M.R.SHARAFI & P.W.RUNDEL. 1984. Comparative water relations of phreatophytes in the Sonoran desert of California. *Ecology*, 65(3):767-773.

NIELSEN, E.T.; P.W.RUNDEL M.R.SHARAFI. 1981. Summer water relations of the desert phreatophyte *Eurotia glandulosa* in the Sonoran desert of southern California. *Oecologia*, 50:271-276.

NOBEL, P.S. 1977. Water relations and photosynthesis of a barrel cactus *Eurocactus acanthodes* in the Colorado desert. *Oecologia*, 27: 117-133.

OVERBAUER, S.F. 1982. Water relations of *Pentaclethra macroloba*, a wet tropical forest tree. *Ecol. Soc. Amer* 63:178.

OERTLI, J.J. 1976. The status of water in the plant. Theoretical considerations. Ed: LANGE, O.; L.KAPPEN & E.D. SCHULZE (eds). Water and plant life. Springer Verlag, Berlin, 19-31.

OPLER, P.A.; G.W.FRANKIE & H.G.BAKER. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *J. Biogeog.*, 3:231-236.

OROZCO SEGOVIA, A. 1984. Fisiología ecológica del fotoblastismo en semillas de cuatro especies del género *Piper* L. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias UNAM. 112 pp.

OSMOND, C.B.; O. BJORKMAN & D.J. ANDERSON. 1980. Photosynthesis in relation to water stress. En: *Physiological processes in plant ecology. Toward a synthesis with Atriplex*. Springer Verlag, Berlin, 355-367.

OSMOND, C.V. 1978. Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 29: 379-414.

OSONUBI, O. & W.J. DAVIES. 1980. The influence of water stress on the photosynthetic performance and stomatal behaviour of tree seedlings subjected to variation temperature and irradiance. *Oecologia* (Berl.), 45: 3-10.

PARSONS, L.R. 1982. Plant responses to water stress. En: CHRISTIANSEN, M. N. & C. F. LEWIS (eds.). *Breeding plants for less favorable environments*. J. Wiley & Sons, 175-192.

PAVLIK, B.M. 1984. Seasonal changes of osmotic pressure, symplasmic water content and tissue elasticity in the blades of dune grasses growing in situ along the coast of Oregon. *Plant Cell and Environment*, 7: 531-539.

QUIZENBERRY, J.E. 1982. Breeding for drought resistance and plant water use efficiency. En: CHRISTIANSEN, M.N. & C.F. LEWIS. *Breeding plants for less favorable environments*. J. Wiley & Sons. 193-212.

RATHCKE, P. & E.P. LACEY. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 16: 179-214.

REICH, P.B. & R. BORCHET. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree *Tibehuis neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology*, 63(2): 294-299.

RICO, M. & A. GOMEZ POMPA. 1975. Estudio de las primeras etapas sucesionales de una selva alta perennifolia en Veracruz, México. En: GOMEZ POMPA, A.; C. VAZQUEZ YANES; S. DEL AÑO & A. BUTANDA (eds.) *Regeneración de selvas*. CECSA, México.

RICHARDS, P.W. 1952. *The tropical rain forest*. Cambridge University Press. 450 pp.

RITCHIE, G.A. & T.M. HINCKLEY. 1975. The pressure chamber as an Advances in ecological research. Vol. 9. Academic Press London, New York. 165-243.

RICHTER, H. 1976. The water status in the plant. Experimental evidence. En: LANGE, O.L.; L. KAPEN & E.D. SHULZE (eds.). *Water and plant life*. Springer Verlag Berlin: 42-55.

ROBERTS, S.W.; D.R. STRAIN & K.R. KNOERR. 1980. Seasonal patterns of leaf water relations in four co-occurring forest tree species: Parameters from pressure-volume curves. *Oecologia*, 46: 33

O-337.

ROBERTS, S.W. ; K.R. KNOERR & B.R. STRAIN. 1979. Comparative field water relations of four cooccurring forest species. Can. J. Bot., 57: 1876-1882.

ROBICHAUX, R.H. 1984. Variation in the tissue water relations of two sympatric Hawaiian Dubautia species and their natural hybrid. Oecologia (Berl.), 65: 75-81.

ROBICHAUX, R.H. . 1985. Tissue elastic properties of a mesic forest hawaiian Dubautia species with 13 pairs of chromosomes. Pacific Science (39) 2:

ROBICHAUX, R.H. & J.E. CANFIELD. 1985. Tissue elastic properties of eight hawaiian Dubautia species that differ in habitat and diploid chromosome number Oecologia (Berl) 66: 77-80.

ROBICHAUX, R.H. P.W. RUNDEL; L. STEMMERMANN; J.E. CANFIELD; S.R. MORSE & W.E. FRIEDMAN. 1984. Tissue water deficits and plant growth in wet tropical environments. Ed : MEDINA, E; H. MOONEY; C. VAZQUEZ YANES, (eds.). Physiological ecology of plants of the wet tropics. Task for Vegetation Science 12. Dr. W. Junk Publishers. The Hague Netherlands. 99-112.

SCHOLANDER, A.F.; H.T. HAMMEL; E.A. HENNINGSEN & E. D. BRADSTREET. 1964. Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some others plants. Botany, 52: 119-125.

SCHULZE, E.D. & A.E. HALL. 1981. Short-term and long-term effects of drought on steady-state and time-integrated plant processes. Ed : JOHNSON, C.B. (ed.). Physiological processes limiting plant productivity. Butterworths London, 217-237.

SCHULZE, E.D. ; A.E. HALL ; O.L. LANGE; M. EVENARI; L. KAPPEN & U. SCHBOM. 1980. Long-term effects of drought on wild and cultivated plants in Negev desert.

SLAVIK, B. 1974. Water in cells and tissues. Introduction and terminology. Ed : SLAVIK, B. (ed.). Methods of studying plant water relations. Springer Verlag, New York. 1-11.

SOTO, M. 1976. Algunos aspectos climatológicos de la región de Los Tuxtlas". Ed : GOMEZ POMPA, A. ET AL (eds.) Regeneración de selvas. CECSA, México. 70-111.

SZAREK, S.R. & I.P. TING. 1974. Seasonal patterns of acid metabolism and gas exchange in Opuntia basilaris. Plant Physiol. 54: 76-81.

TAKAMI, S.; N.C. TURNER & H.M. RAWSON. 1981. Leaf expansion of four sunflower (Helianthus annuus L.) cultivars in relation to water deficits. I. Patterns during plant development. Plant Cell and Environment 4: 399-407.

TING, I. 1985. Crassulacean acid metabolism. Ann. Rev. Plant Physiol. 54:76-81.

TINOCO OJANGUREN, C. & C. VAZQUEZ YANES. 1985. Diferencias en poblaciones de Piper hispidum bajo condiciones de luz con - traste en una selva alta perennifolia. En : GOMEZ POMPA, A. & S. DEL AMO (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en México. Vol. II. 267-282.

TURNER, N. C. 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. Plant soil 58:339 - 366.

TURNER, N. C. ; & M. M. JONES. 1980. Turgor maintenance by osmotic adjustment: A review and evaluation. En : TURNER, N. C. & P. J. KRAMER (eds.). Adaptation of plants to water and high temperature stress. J. W. & Sons, New York. 87-103 .

TYREE, M. T . & P. J. JARVIS. 1982. Water in tissues and cells. En : LANG, O. L; P. S. NOBEL; C. B. OSMOND & H. ZIEGLER (eds.). Encyclopedia of plant physiology . Physiological plant ecology . II. -Water relations and carbon asimilation. Vol. 12b. Springer Verlag Berlin. 37-77.

TYREE, M. T. 1976. Negative turgor pressure in plant cells : fact or fallacy Can. J. Bot. 54:2738-2746.

TYREE, M. T. & H. T. HAMMEL. 1972. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure bomb technique. J. Exp. Bot. 23:267-282.

TYREE, M. T. & H. RICHTER. 1982. Alternative methods of analyzing water potential isotherms: Some cautions and clarifications. II. -Curvilinearity in water potential isotherms. Can. J. Bot. 60:911-916.

TYREE, M. T. ; N. S. CHEUNG; M. E. MACGREGOR & A. J. B. TALBOT. 1978. The characteristics of seasonal and ontogenetic changes in the tissue water relations of Acer, Populus, Isuga and Picea . Can. J. Bot. , 56:635-647.

VAZQUEZ YANES, C. 1976a. Estudios sobre la ecofisiología de la germinación en una zona cálido-húmeda de México. En : GOMEZ POMPA, A. C. VAZQUEZ YANES; S. DEL AMO; A. BUTANDA (eds.). Regeneración de selvas. CECSA, México. 279 - 387.

VAZQUEZ YANES, C. 1976b. Seed dormancy and germination in secondary vegetation tropical plants: The role of light. Comp. Physiol. Ecol. 18:30-34.

VAZQUEZ YANES, C. 1980. Light quality and seed germination in Cecropia obtusifolia and Piper auritum from tropical

rain forest shrub in Mexico. Phyton 38:33-35.

VAZQUEZ YANES, C. & A. DROZCO SEGOVIA. 1982a. Germination of the seeds of a tropical rain forest shrub Piper hispidum Sw. (Piperaceae) under different light qualities. Phyton 42:143-149.

VAZQUEZ YANES, C. & H. SMITH. 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees (Cecropia obtusifolia y Piper suritum) and its ecological significance. New Phytol. 92:477-485.

WILSON, J.R. & M.M. LUDLOW. 1980. Adaptation to water stress of the leaf water relations of four tropical forage species Aust. J. Plant Physiol. , 7:207-220.

WHITMORE, T.C. 1975 a. Tropical rain forest of the far east. Clarendon Press Oxford 282 pp.

WHITMORE, T.C. 1975 b. The forest environment : Climate. Ed : WHITMORE, T.C. Tropical rain forest of the far east. Clarendon Press Oxford. 43-59.

ZIMMERMAN, U. 1978. Physics of turgor and osmoregulation. Ann. Rev. Plant Physiol. , 29:121-148.