POLIBOTÁNICA
Núm.16, pp.49-62, ISSN 1405-2768; México, 2003

ANÁLISIS BIOQUÍMICO Y FISIOLÓGICO DE Fouquieria splendens ssp. breviflora BAJO LA ACCIÓN DE AGENTES DE ESTRÉS HÍDRICO

Angélica Ma. Rodríguez Dorantes*
Ma. Teresa García Castañeda*

Lab. Fisiología Vegetal, Departamento de Botánica, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN, Prol. Carpio y Plan de Ayala s/n CP11340, México,DF
e-mail: anrodo2000@hotmail.com

José Luis Muñoz Sánchez*

Lab. Regulación Celular, Departamento de Bioquímica, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN, Prol. Carpio y Plan de Ayala s/n CP11340, México,DF
*: Becarios de la Comisión de Operaciones y Fomento de Actividades Académicas(COFAA)

RESUMEN

El estrés es considerado una desviación significativa de las condiciones óptimas de vida, que induce cambios que en primera instancia son reversibles, pero también pueden ser permanentes.

El estrés hídrico desencadena una serie de respuestas tales como la biosíntesis de metabolitos secundarios y la activación simultánea de la síntesis de proteínas específicas denominadas de estrés, hasta cambios en el desarrollo y/o reproducción de las plantas. En el presente trabajo se evaluó la respuesta al estrés hídrico de Fouquieria splendens ssp. breviflora, mediante el análisis bioquímico y fisiológico de los brotes foliares producidos bajo condiciones de estrés hídrico con la adición de polietilenglicol y ácido abscísico. Se evidenció la presencia de elementos traqueales almacenadores de agua en los brotes foliares además de que su contenido de proteína total y prolina libre se incrementó bajo la presencia de estos agentes, lo que mostró una respuesta fisiológica de Fouquieria splendens ssp. breviflora que bien pudiera evidenciar los primeros mecanismos que le permiten responder a las condiciones de estrés hídrico generadas por el ambiente árido en el que se desarrolla.

Palabras clave: Fouquieria; brotes foliares; estrés hídrico.

ABSTRACT

Stress, a significant alteration of the optimal conditions of life, induces changes that can be either reversible or permanent. Water stress promotes a series of responses, such as the biosynthesis of secondary metabolites and the simultaneous activation of the synthesis of specific proteins of stress at the molecular level, to changes in the development and/or reproduction of plants.

This work evaluated the water-stress response of Fouquieria splendens ssp. breviflora through biochemical and physiological analysis of the shoots produced under conditions of water stress generated by the presence of polyethylene glycol and abscisic acid. The results showed the development of tracheary elements in the shoots as a water reservoir and the production of higher amounts of protein and free proline under the stress conditions. In these processes, Fouquieria splendens ssp. breviflora has physiological responses that could be considered the first mechanisms that are involved in its ability to adapt to the natural water-stress conditions of the arid environment in which it lives.

Key words: Fouquieria; shoots; water stress.

INTRODUCCIÓN

Las plantas están sujetas constantemente a condiciones adversas tales como: sequía, inundación, temperaturas extremas, sales excesivas, metales pesados, irradiación de alta intensidad e infecciones por agentes patógenos. Dada su inmovilidad, deben ajustarse en forma necesaria, tanto estructural como metabólicamente, para poder responder a las condiciones de estrés.

El estrés de sequía ocurre cuando se reduce el agua disponible del suelo, y las condiciones atmosféricas ocasionan una pérdida continua de agua por transpiración y evaporación. Éste ejerce efectos profundos sobre el crecimiento, el rendimiento y la calidad de la planta. El primer efecto es la pérdida de turgencia, la que afecta la elongación del tallo, la expansión foliar, la apertura estomática y finalmente un decremento en la tasa de crecimiento (Hale et al., 1987).

Se presentan algunos cambios fisiológicos en la planta como respuesta a la sequía: un incremento en los niveles de ácido abscísico, el cierre de estomas y cambios en la osmolaridad celular.

También, como respuesta al estrés hídrico, se tiene la acumulación de solutos compatibles, como las betaínas, la prolina, los polioles (manitol, sorbitol y pinitol); actúan como osmolitos citoplásmicos en el ajuste osmótico, no obstante, pueden desempeñar otras funciones como el mantenimiento de la estabilidad de las macromoléculas y las membranas (Hale et al., 1987).

Bajo esta condición, la síntesis de proteínas en los tejidos vegetales también sufre efectos profundos; en algunos casos hay reducción en la síntesis de proteínas totales y una disociación de ribosomas, y en otros la síntesis de proteínas las que se acumulan como respuesta a estas condiciones de deshidratación celular considerándose como moléculas que proveen a la planta de mecanismos osmoprotectores.

Las mesófitas poseen la capacidad de sintetizar rápidamente (en 30 minutos) gran cantidad de ácido abscísico (ABA), como respuesta a la desecación; esta rapidez de inducción sugiere que éste se encuentra involucrado en respuestas al estrés de tiempo corto y también en la transducción de sus señales, ya que cuando se aplica ABA, se dispara la síntesis de polipéptidos que también se inducen como una respuesta rápida al estrés hídrico.

Se han identificado cuatro vías principales de transducción de señales de déficit

hídrico; dos de ellas dependientes de ácido abscísico y dos independientes de éste.

De donde se resume que se tienen cuatro clases en la expresión de genes como respuesta al estrés hídrico, en términos de su función terminal: 1) en la acumulación de solutos compatibles osmóticamente activos, 2) en la modificación de la membrana celular, 3) en la expresión de antioxidantes y 4) en la expresión de chaperonas moleculares.

La expresión de ciertos genes es común tanto para el déficit hídrico como para otras condiciones de estrés tales como salinidad o frío (Blum, 2002).

La familia Fouquieriaceae es una familia pequeña restringida a las zonas áridas de México y el suroeste de Estados Unidos, está compuesta por pequeños árboles y arbustos leñosos así como por tres especies suculentas con reservorios de agua en el xilema esparcidos ampliamente. Fouquieria splendens ssp. breviflora se distribuye en zonas áridas, desde San Luis Potosí y Tamaulipas hasta la parte sur de Querétaro e Hidalgo, entre los 700 y 2100 m.s.n.m., se encuentra asociada con especies como Yucca, Agave, Hechtia, Mytillocactus, Opuntia, Echinocactus, Cephalocerus y arbustos decíduos (Henrickson, 1972).

Las ramas de Fouquieria permanecen sin hojas la mayor parte del tiempo, la producción de brotes largos requiere de una gran inversión de energía y su formación depende de una adecuada provisión de humedad durante el periodo de desarrollo; si la humedad es insuficiente, el desarrollo de brotes largos puede detenerse en forma temprana o morir completamente. Los brotes pequeños, por otro lado, pueden producir fascículos de hojas poco después de una lluvia sin invertir una gran cantidad de energía. Si la humedad está disponible sólo por periodos cortos, las hojas se caen y otra serie de hojas se produce pronto, después de la siguiente lluvia.

En hojas de Fouquieria se presentan muchas traqueidas almacenadoras de agua, poco comunes en la mayoría de las especies de dicotiledóneas las cuales se asocian con las venas menores y las venas terminales. Estos elementos traqueales podrían considerarse como adaptación a las condiciones de baja humedad por las que pasan estas especies en condiciones de sequía (Lernsten et al., 1974; Henrickson, 1969).

Este trabajo consistió en el análisis bioquímico, fisiológico y anatómico de la respuesta de Fouquieria splendens ssp. breviflora bajo la presencia de agentes de estrés hídrico.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se colectaron varas de Fouquieria splendens ssp. breviflora de 1m de longitud, en la localidad desértica situada a 23 km al N de Ixmiquilpan y 2 km al N del río Tula, en el estado de Hidalgo, en el mes de febrero, correspondiente a la temporada de sequía. Las varas fueron transportadas al invernadero y sometidas a hidratación durante seis horas antes de su exposición a los diferentes tratamientos.

Los experimentos consistieron en colocar dos varas de 20 cm de longitud, cuyo número promedio de yemas foliares fue de 40, en contenedores de 500 ml, en las siguientes soluciones: el primer tratamiento fue en 300 ml de una solución de ácido abscísico 100

µM/100ml (SIGMA,Co., ABA mezcla de isómeros sintéticos +/-), el segundo en 300 ml de una solución de polietilenglicol 8000 al 3% (SIGMA,Co., PEG 8000), el tercero como control con 300 ml de agua destilada y un cuarto experimento con 300 g de suelo de la zona, el cual se sometió a riego diario con 300 ml de agua destilada.

Los experimentos se realizaron por duplicado y se mantuvieron bajo condiciones controladas en invernadero (temperatura +/- 28°C/15°C y una hume-dad relativa de 35% en promedio, con fotoperiodo de 12:12) por 16 días, realizando dos cosechas de material foliar producido a los 8 y 16 días de desarrollo del mismo.

La respuesta al estrés hídrico en el material foliar de Fouquieria splendens ssp. breviflora se evaluó a través de la cuantificación de proteína total, prolina libre, el porcentaje del contenido relativo de agua foliar y la presencia de elementos traqueales como sigue:

A) Extracción de proteínas totales

Se extrajeron proteínas totales a partir de 50 mg de material foliar, homogenizadas en homogenizador de tejidos (potter) con 1 ml de regulador HEPES 0.1M, pH=7.35 + 0.1 ml de PVP al 20% + 0.1 ml de b-mercaptoetanol. Se centrifugó el homogeneizado a 3500 rpm, 4ºC, por 15 minutos, eliminando el precipitado y guardando el sobrenadante para cuantificación de proteínas totales por el método convencional de Lowry (1951).

B) Determinación de prolina libre

(Aplicación de la técnica de Bates, 1973.)
Se homogenizaron 150 mg de material foliar en homogeneizador de tejidos (potter), con 6 ml de ácido sulfosalicílico al 3%, filtrando este homogeneizado a través de papel filtro Whatman No. 1 y a una alícuota de 2 ml de éste, se le adicionaron 2 ml de ninhidrina ácida y 2 ml de ácido acético glacial, incubándose a 100ºC por una hora y enfriando en un baño con hielo.

Se adicionaron 4 ml de tolueno, homogeneizando nuevamente y extrayendo la fase orgánica para leerse a 520 nm. Los resultados fueron interpolados en una curva tipo de prolina para determinar la cantidad de prolina (mg/ml) y expresarla finalmente como (mMoles/g de peso fresco de material foliar) .

C) Determinación del porcentaje del contenido relativo de agua foliar (RWC)

Se obtuvo el peso fresco de 10 hojas de cada cosecha, sometiendo éstas a secado por dos horas a 70ºC para determinar peso seco y peso túrgido, sometiéndolas a hidratación a 4ºC en oscuridad, sustituyendo los valores obtenidos en la siguiente fórmula, para la determinación del contenido relativo de agua foliar:

$$WSD\ (\%) = \frac{Ws - WF}{Ws - WD} \times 100$$

Donde:

WSD = water saturation deficit (déficit de saturación hídrico)
Ws = peso de saturación de agua, rehidratación a 4ºC, en oscuridad.
WF = peso fresco de la biomasa.
WD = peso seco, después de secar a 70ºC.

De aquí los valores del contenido relativo de agua foliar son iguales a:

$$RWC = 100 - WSD$$

Donde:

RWC = relative water content (contenido relativo de agua)

A los resultados obtenidos de cuantificación de peso fresco, proteína total y prolina libre foliar, se les aplicó un análisis de varianza bifactorial (ANOVA) empleando el paquete estadístico de Diseños Experimentales FAUANL.ver1.4 (Olivares,1989).

D) Determinación de la presencia de elementos traqueales en material foliar

La determinación de los elementos traqueales foliares se realizó por la técnica de Carvajal (1997) como sigue: se colocó el material foliar en alcohol al 80% por 24 horas para eliminar pigmentos fotosínteticos, después de esto, el órgano fue hidratado con cambios sucesivos de alcohol al 50%, 30% y 20%, por 15 minutos cada uno, transfiriéndose el material a agua destilada por 60 minutos y transparentándose con hidróxido de potasio al 10% hirviendo por 15 minutos, se realizó un cambio con agua corriente por una hora y con agua destilada por 15 minutos. El material se montó en gelatina glicerinada colorida para su observación al microscopio óptico (Microscopio Nikon, Labophot-2).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis de la respuesta al estrés hídrico de Fouquieria splendens ssp. breviflora, sometida a agentes de estrés hídrico:

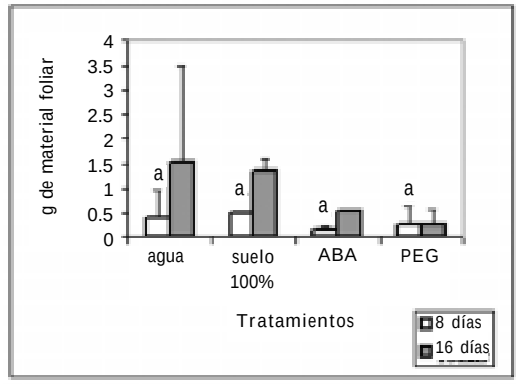
La cantidad de biomasa foliar de Fouquieria splendens ssp. breviflora, producida a los 16 días bajo tratamientos de estrés hídrico, fue mayor en agua y suelo que en los tratamientos con ABA y PEG (figura 1a), mostrando una diferencia significativa entre los tratamientos en la primer cosecha. La respuesta en el aumento de biomasa foliar en los tratamientos con el aporte directo de agua, muestra el efecto de la presencia de PEG 8000 con relación al agua disponible en los experimentos, disminuyendo en este caso la capacidad de desarrollo foliar, ya que éste es un compuesto que se utiliza comúnmente para crear condiciones muy similares a las de estrés hídrico, debido a que reduce la disponibilidad de agua al no penetrar en las células, además de representar un sistema experimental altamente controlado y homogéneo (Leone et al., 1994; Versules et al., 1998).

La aplicación exógena de ABA favoreció el decremento en el crecimiento meristemático del brote independientemente de que las condiciones de agua disponible hayan disminuido, lo que se ha reportado en plantas de zonas áridas donde la sequía es pronunciada (Sauter et al., 2001).

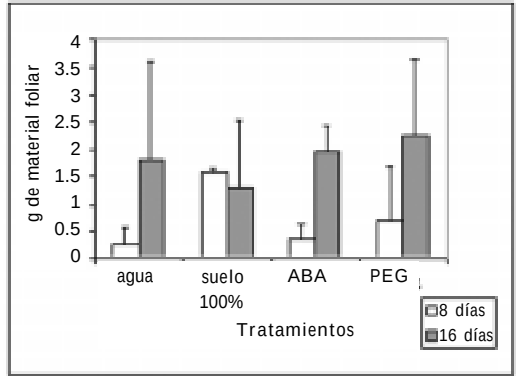
El ácido abscísico se acumula durante la sequía e influye en muchas de las respuestas en plantas, que incluyen el cierre de estomas y el ajuste osmótico. No obstante que generalmente inhibe la síntesis de proteínas, puede incrementar la síntesis de algunas proteínas específicas durante condiciones de alta salinidad y de estrés hídrico (Sharp et al., 1989).

El contenido de proteína total foliar resultó mayor en los brotes desarrollados a los 16 días; donde la cantidad de proteína cuantificada en los tratamientos con polietilenglicol y ácido abcísico resultó más elevada que en

a)



b)



c)

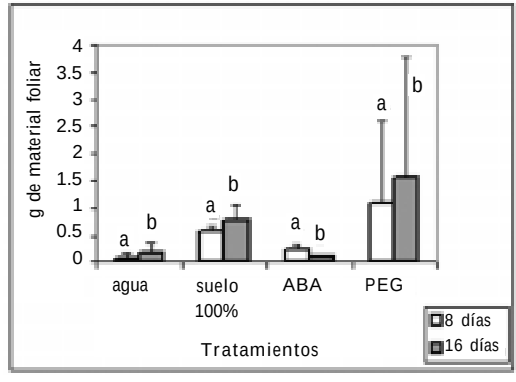


Figura 1. Valores promedio de a) peso fresco (g); b) proteína total (mg/ml) y de c) prolina (mMoles) de material foliar de Fouquieria splendens ssp. breviflora. (las letras señalan los tratamientos y/o cosechas donde se encontraron diferencias significativas, $p < 0.05$).

los experimentos con agua y suelo (figura 1b). En particular el contenido de prolina libre foliar fue mucho mayor en poletilenglicol que en el resto de los tratamientos (figura 1c), con una diferencia significativa tanto a los ocho como a los 16 días.

La relación entre la biomasa obtenida y el porcentaje de respuesta en términos de la cantidad de proteína y prolina libre / g foliar (figura 2) resalta que solamente en el caso de polietilenglicol la biomasa foliar obtenida fue equitativa en los ocho y 16 días; mientras que para el resto de los tratamientos, su contenido varió no obstante que los porcentajes de biomasa fueron muy similares entre ellos para ambas cosechas; en promedio en un 20% y 80% (para ocho y 16 días, respectivamente).

El contenido de proteína/g foliar (98%) fue mayor en los tratamientos con polietilenglicol y en agua a los 16 días, siguiendo en porcentaje el tratamiento con ácido abscísico con un 55%. El contenido de prolina libre /g foliar se incrementó también en la segunda cosecha (16 días) en los experimentos con agua, suelo y polietilenglicol, mientras que en ácido abscísico el incremento fue notorio a los ocho días con un 70%.

Determinación de la presencia de elementos traqueales en el material foliar de Fouquieria splendens ssp. breviflora

Los análisis histológicos de los brotes foliares a los ocho y 16 días con diferentes agentes de estrés hídrico, para analizar el

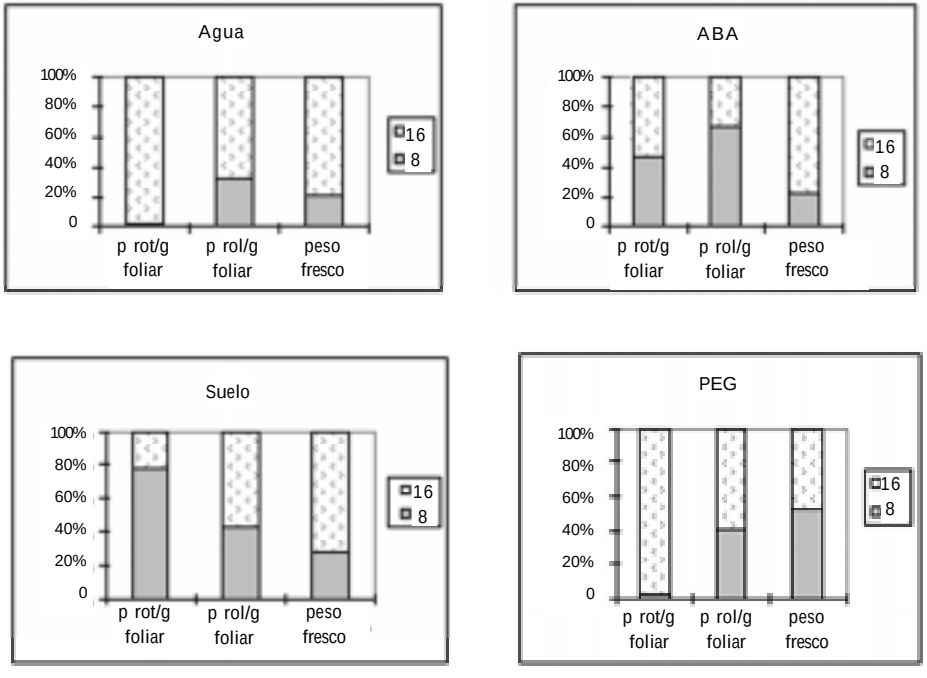


Figura 2. Porcentajes de respuesta de proteína total /g foliar, prolina libre/g foliar y biomasa (g) de las varas de Fouquieria splendens ssp. breviflora, en los diferentes tratamientos.

proceso de diferenciación traqueal, mostraron la presencia de elementos traqueales según su abundancia (+ → +++) por tratamiento, en la tabla 1. Se anota también el contenido relativo de agua foliar (%) determinado para cada experimento y en cada cosecha.

de las varas de Fouquieria splendens ssp. breviflora: agua, ácido abscísico y polietilenglicol.

El contenido relativo de agua medido en el material foliar en la primer cosecha, mostró que solamente en los tratamientos con

Tabla 1. Resultados del contenido relativo de agua foliar (%) y el análisis de la presencia/ ausencia y abundancia de las traqueidas almacenadoras de agua.

Experimento	Contenido relativo de agua foliar (%)	Elementos traqueales (+/-)
Primer cosecha (8 días):		
Agua	46.9	0
Suelo	89.17	0
Acido abscísico	41.1	+
Polietilenglicol	87.9	+
Segunda cosecha (16 días):		
Agua	65.2	++
Suelo	95.6	+++
Acido abscísico	21.75	+++
Polietilenglicol	71.1	++++++

El análisis anatómico realizado permitió evidenciar la aparición de elementos traqueales en aquellos tratamientos de las varas de Fouquieria en los cuales se presentó alguna condición de estrés hídrico; principalmente en aquellos donde la presencia de agentes retenedores de agua como el polietilenglicol favorece el desarrollo de los mismos como se muestra en las siguientes figuras. Cabe mencionar que la abundancia de los mismos, no permitió la cuantificación por campo, de aquí que la determinación fuera solamente cualitativa.

Las figuras 3, 4 y 5 muestran la presencia de elementos traqueales ensanchados y su abundancia, dependiendo del tratamiento

agua y ABA éste fue menor al 50% del contenido total, lo que sugiere una condición de estrés severo, con una disminución de más de -1.5 MPa en el potencial de agua de los tejidos, según lo reportado por Hsiao (1973) en su definición de condiciones de estrés. El contenido hídrico de los tratamientos con suelo y PEG evidenció una condición de estrés suave a moderado, lo que ocurre con una disminución entre el 10 y 20% del contenido total de agua, con potenciales de agua entre -1.2 y -1.5MPa.

En la segunda cosecha, el contenido relativo de agua más bajo se presentó en el material foliar del tratamiento con ABA con un

21.75%, condición de un estrés hídrico severo; mientras que en el resto de los tratamientos, con excepción del tratamiento en suelo, el material foliar se sometió a una condición de estrés moderado.

Cabe mencionar que no se dio una relación directa entre la abundancia de elementos traqueales y el porcentaje de contenido relativo de agua foliar; esto es considerando solamente como referencia el dato cualitativo de los primeros. Aún así, se manifestó una diferenciación anatómica evidente en el tratamiento con un agente de estrés hídrico como lo fue el PEG.

Respuesta integral de Fouquieria splendens ssp. breviflora ante la presencia de agentes de estrés hídrico

Normalmente en los representantes de la familia Fouquieriaceae, durante los periodos de sequía, se caen las hojas pequeñas y debajo de ellas se forma una serie de hojas

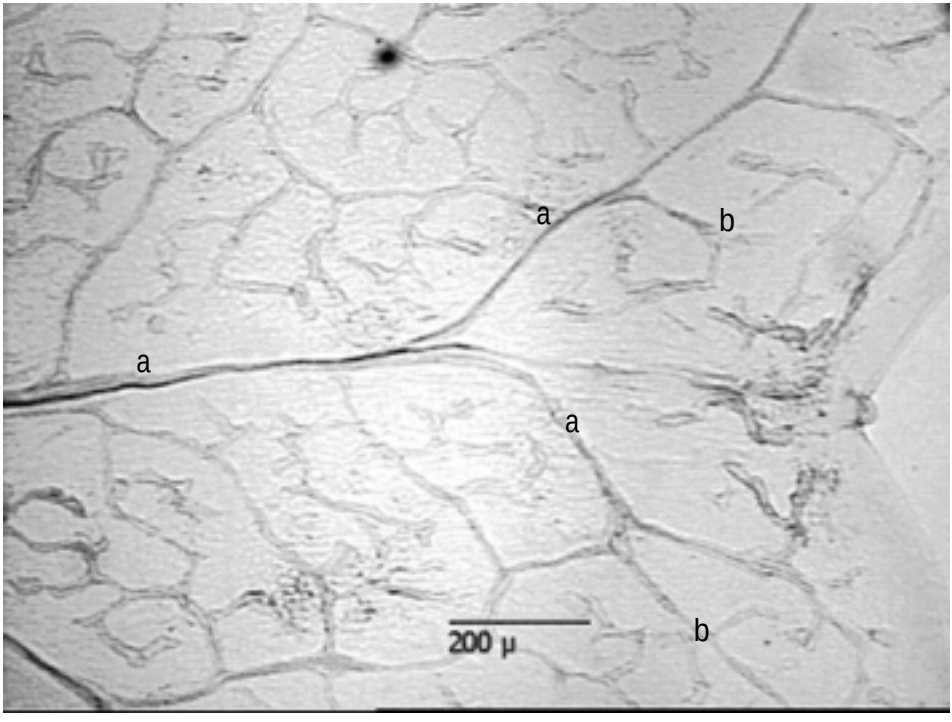


Figura 3. Material foliar transparentado de Fouquieria splendens ssp. breviflora, 2a. cosecha, tratamiento de las varas con agua. (a) venas principales, (b) venasterminales (100x).

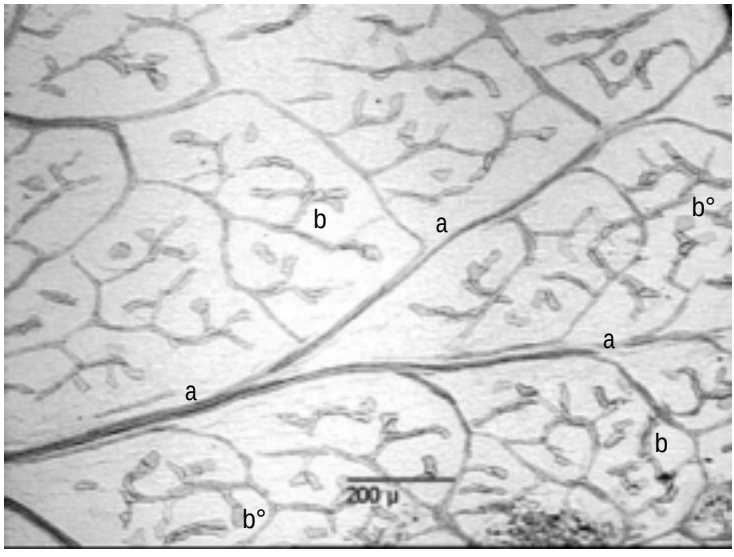


Figura 4. Material foliar transparentado de Fouquieria splendens ssp. breviflora, 2a. cosecha, tratamiento de las varas con ABA. (a) venas principales, (b) venas terminales,(bº) elementos traqueales ensanchados (100x).

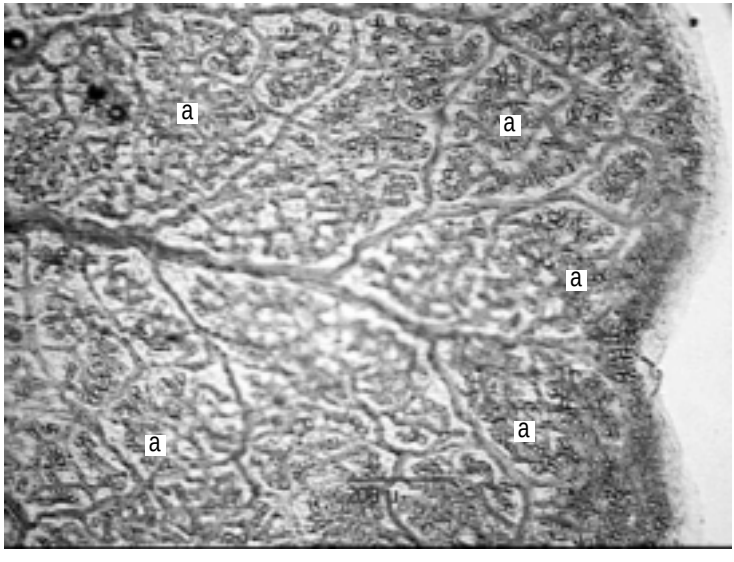


Figura 5. Material foliar transparentado de Fouquieria splendens ssp. breviflora, 2a. cosecha, tratamiento de las varas con polietilenglicol. (a) abundancia de elementostraqueales ensanchados (100x).

inmaduras de más de 1.5 mm de longitud, conformando un brote cónico sobre el meristemo lateral.

Las hojas situadas en la posición más externa, y que se encuentran sobrepuestas, se secan y funcionan como escamas de la yema o del brote, que protegen a las hojas interiores y al meristemo lateral. Después de una lluvia, las hojas internas reducidas, rápidamente se elongan y forman un fascículo de hojas maduras, frecuentemente dentro de las primeras 48 horas.

Esta organización de los brotes no se ha estudiado fuertemente desde una perspectiva ecológica y evolutiva, es en el desierto y las zonas semiáridas donde las especies de esta familia presentan este tipo de adaptación (Gibson, 2002).

Es por ello que el estudio de la respuesta al estrés hídrico en esta especie y en general en la familia, representa un evento importante para el conocimiento de los elementos bioquímicos y fisiológicos que se dan en estos representantes de ambientes xéricos.

Dentro de los eventos o características sensibles al estrés, se tienen las siguientes: La primera respuesta y la más sensible al déficit hídrico es un decremento en la turgencia y disminución en el crecimiento (particularmente en la elongación).

Una condición de estrés moderado es suficiente para disparar la síntesis de ácido abscísico a partir de los carotenoides de las raíces el cual se transporta posteriormente como una señal radical hacia diferentes partes de la planta donde se disparan numerosos efectos que pueden comenzar en las hojas con el cierre estomático (Wilkinson et al., 2002).

Bajo la influencia de las hormonas sintetizadas en las hojas y en las raíces, como respuesta a la desecación, pueden ocurrir cambios en la distribución de asimilados, donde el índice brote-raíz (índice de crecimiento) se altera; se desarrollan características morfogenéticas especiales, y como regla los procesos reproductivos comienzan prematuramente.

La respuesta de los brotes foliares obtenidos en los diferentes tratamientos con agentes de estrés hídrico, tales como el polietilenglicol y el ácido abscísico, después de someter las varas a ocho y 16 días de exposición, mostró que la acción de la aplicación exógena de estos compuestos, comparados con las condiciones normales de aporte de agua, desencadenó cambios en el contenido de proteína total y prolina libre en los brotes.

En las condiciones control o en ausencia de agentes de estrés hídrico, las cuales correspondieron al suelo con riego diario (100%) y aporte directo de agua, las evidencias bioquímicas resultaron congruentes con la disponibilidad de agua en la zona meristemática, ya que los conductos xilemáticos en esta especie, localizados en las varas o tallos seccionados, al estar en contacto con el agua, permitieron su ascenso a través de ellos por capilaridad.

La adición del agente retenedor de agua: el polietilenglicol, a la solución en donde se expusieron las varas, contribuyó a que la disponibilidad de agua para éstas disminuyera, y con ello se evidenciaran los cam-

bios en el contenido de proteínas totales y prolina que se manifestaron; el incremento en los niveles de prolina libre bajo condiciones de PEG pudo también relacionarse con las respuestas comunes ante déficit hídrico, cuya síntesis y/o acumulación conlleva un significado adaptativo (Carlson, 1990). Estos resultados, al igual que con la adición de ácido abscísico, sugieren la inducción de síntesis de proteínas al mostrar un incremento en la cantidad de proteínas totales, tratándose quizá de polipéptidos particulares, protectores moleculares de estructuras bajo condiciones de estrés hídrico (Leone et al., 1994; Skriver et al., 1990).

La producción de elementos traqueales en las varas sometidas a polietilenglicol fue similar a lo reportado para Fouquieria splendens (Lernsten et al., 1974), en material foliar proveniente de zonas áridas; con la presencia de elementos traqueales ensanchados y asociados entre ellos, distribuidos abundantemente en la parte distal foliar, esto es cercano al ápice y hacia los bordes de la lámina foliar.

A estos elementos se les ha denominado "traqueidas almacenadoras de agua", término que se ha utilizado por otros investigadores (Tucker, 1964).

Se menciona la posibilidad de que estos elementos traqueales tengan una gran importancia en la actividad fisiológica normal de la hoja. En este caso la presencia de éstos en los brotes foliares de Fouquieria splendens ssp. breviflora resulta de importancia, ya que se asociaron con las respuestas al estrés obtenidas en este ensayo.

Las condiciones de estrés hídrico a las que se sometieron las varas de Fouquieria, en particular con PEG (-0.78 MPa), comparadas con lo reportado con las plantas del desierto (en general entre los -1.5 a -4 MPa (Larcher, 1995), refleja que éstas bien pudieron tolerar esta condición de mayor potencial de agua con respecto a la condición natural; sin embargo, mostraron respuestas bioquímicas particulares, como fue el incremento en los niveles de prolina y proteína total.

CONCLUSIONES

De los experimentos realizados con varas de Fouquieria splendens ssp. breviflora provenientes de una zona árida, sometidas a la presencia de algunos agentes de estrés hídrico tales como polietilenglicol y ácido abscísico, para alterar el aporte directo de agua y bajo condiciones de disponibilidad de la misma, se evidenció la respuesta al estrés hídrico que presentó esta especie a través de los cambios en el contenido de proteína total y prolina libre, así como por la presencia de elementos traqueales almacenadores de agua que se produjeron bajo estas condiciones de estrés en los brotes foliares.

Es posible entonces que el crecimiento y desarrollo de las plantas sometidas a sequía o estrés hídrico pueda ser regulado por la influencia de señales químicas que proporcionen a los brotes información sobre el status hídrico, de tal manera que el desarrollo pueda regularse en función de la disponibilidad de agua en el suelo o, en este caso, de las condiciones hídricas en las que se encontraban las varas en los diferentes experimentos.

El contenido de prolina libre podría ser un marcador de condiciones de estrés hídrico, ya que se manifestó un incremento de

su cantidad en el tratamiento con polietilenglicol.

Los tratamientos de las varas con ácido abscísico y polietilenglicol, incrementaron el número de elementos traqueales almacenadores de agua en las hojas, los cuales pueden ser considerados estructuras de respuesta adaptativa a las condiciones de sequía del habitat natural.

Las respuestas de Fouquieria splendens ssp. breviflora son respuestas fisiológicas adaptativas, simultáneas en tiempo, que bien pudieran tratarse de los primeros mecanismos que le permiten responder bajo condiciones de estrés hídrico.

AGRADECIMIENTOS

El primer autor agradece a la Dirección de Posgrado e Investigación del IPN, el apoyo financiero otorgado al Proyecto DEPI: 963925 para la realización de este trabajo.

LITERATURA CITADA

Bates, L. S., 1973. "Rapid determination of free proline for water stress studies". Plant and Soil, 39:205-207.

Blum, A., 2002. The mitigation of drought stress. http://www.plantstress.com

Carlson, P., 1990. Biología de la productividad de cultivos. AGT Editor, México, DF.

Carvajal, S. A., 1997. Comunicación personal.

Gibson, C.A., 2002. Ocotillo and the bojum tree. vol.3(1) MEMBG: http://www.membg.org

Hale, M.G. y D. M. Orcutt, 1987. The Physiology of Plants Under Stress. John Willey & Sons.

Henrickson, J., 1969. "Anatomy of periderm and cortex of Fouquieriaceae". Aliso, 7:97-126.

_____ ,1972. "A taxonomic revision of the Fouquieriaceae". Aliso, 7:439-537.

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

Larcher, W., 1995. Physiological Plant Ecology. Third edition. Springer-Verlag, Berlín.

Leone,A., A. Costa, M. Tucci y S. Grillo, 1994. "Comparative analysis of short- and long term changes in gene expression causes by low water potential in potato (Solanum tuberosum) cell-suspension cultures". Plant Physiol, 106: 703-712.

Lernsten, N. R. y K. A. Carrey, 1974. "Leaf anatomy of ocotillo (Fouquieria splendens: Fouquieriaceae) specially vein endings and associated veinlet elements". Can. J. Bot., 52: 2017-2021.

Lowry, O. H., N. J. Rosenbrough, A.L. Farr y R.J. Randall, 1951. "Protein measurement with the Folin phenol reagent". J. Biol. Chem, 193: 265-275.

Olivares, S. E., 1989. Paquete de diseños experimentales FAUNL. Versión 1.4.Facultad de Agronomía UANL. Marín, N.L. México.

Sauter, A., W. J. Davies y W. Hartung. 2001. "The long-distance abscisic acid signal in the drought plant: the fate of hormone on its way from root to shoot". J. Exp. Bot., 52: 1991-1997.

Sharp, R.E. y W.J. Davies, 1989. Regulation of growth and development of plant growing with a restricted supply of water. En: Jones y Flowers (eds.) "Plant Under Stress. Society for Experimental Botany", Seminar Series 39. Cambridge University Press.

Skriver, K. y J. Mundy, 1990. "Gene expresión in response to abscisic acid and osmotic stress". Plant Cell, 2: 503-512.

Tucker,S.C., 1964. "The terminal idioblasts in magnoliaceous leaves". Am. Jour. Bot., 51: 1051-1062.

Versules,P.E., E.S. Ober y R.E. Sharp, 1998. "Root growth and oxygen relations at low water potentials. Impact of oxygen availability in polyethylene glycol solutions". Plant Physiol., 116: 1403-1412.

Wilkinson, S. y W. J. Davies, 2002. "ABA–based chemical signaling: the coordination of responses to stress in plants". Plant, Cell and Environ., 25: 195-210.