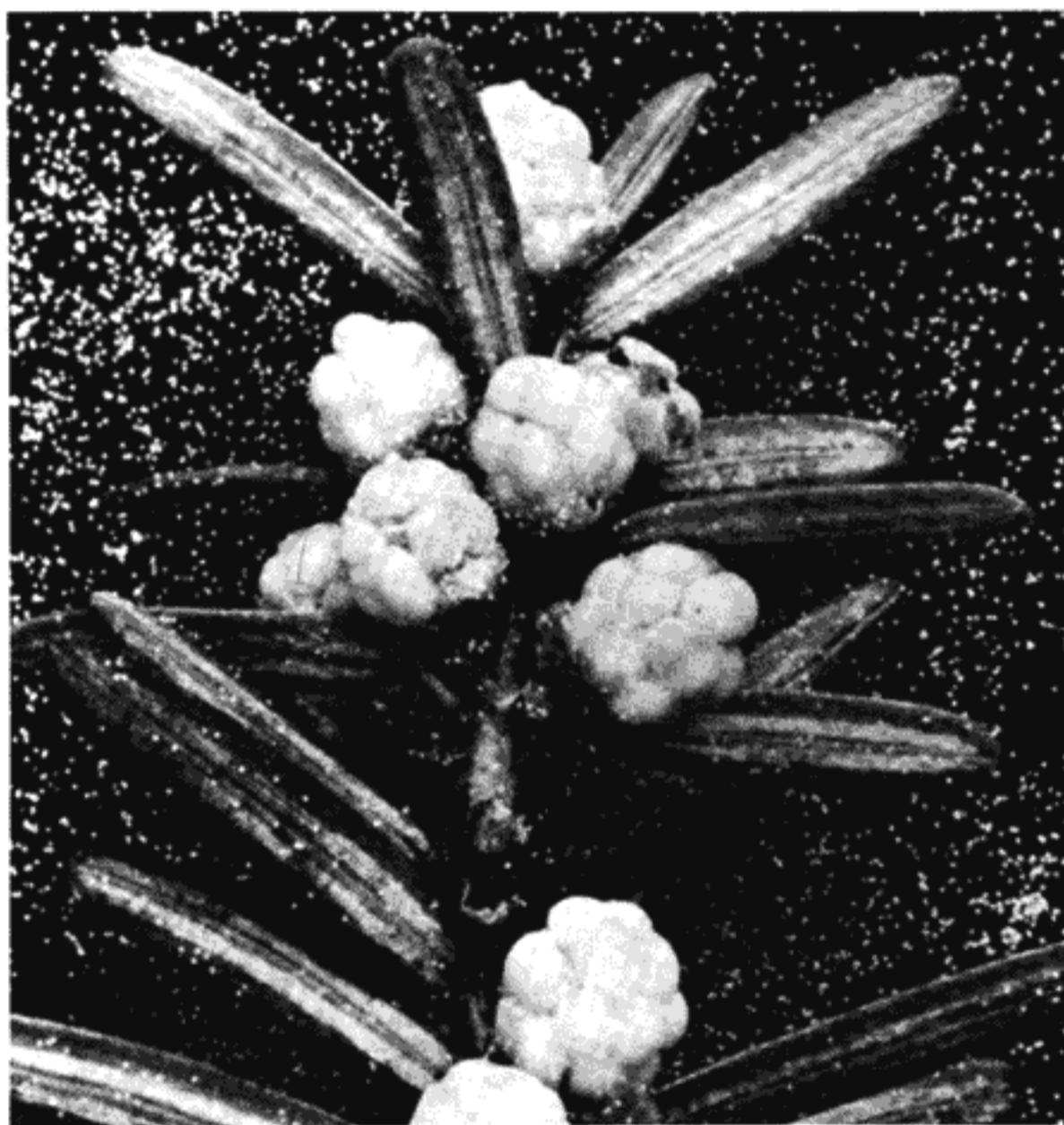


La fisiología ecológica de plantas

CARLOS VÁZQUEZ YANES

Los ecólogos dedicados al estudio de la vegetación del planeta, tradicionalmente han enfocado su trabajo básicamente desde tres perspectivas diferentes: 1. la sinecológica: la importancia de las plantas, en tanto que son miembros de comunidades vegetales. 2. La poblacional: el flujo numérico de los individuos en diferentes etapas de desarrollo y los factores externos que lo afectan. 3. La autoecológica: el comportamiento y las interacciones de los individuos en su hábitat. En este último enfoque, las plantas pueden verse como cajas negras cuyas entradas son energía y nutrientes y sus salidas son incrementos de biomasa, esfuerzo reproductivo y sus consecuencias. Cuando comenzamos a asomarnos al contenido de esa caja negra, a las características de los procesos funcionales orgánicos que determinan la respuesta de los vegetales ante diferentes condiciones ambientales y situaciones de interacción, nos introducimos en aspectos fisiológicos y, por lo tanto, en lo que ya es plenamente la fisiología ecológica de las plantas o, como le llaman algunos, la fisiología de campo (Margalef, 1973) y más familiarmente, la ecofisiología. Trátándose éste de un término más corto y cómodo, es el que emplearemos de ahora en adelante.

La ecofisiología extiende los límites de la ecología más allá de la descripción verbal y numérica de la distribución de las plantas en la naturaleza y del complejo de factores ambientales que pueden afectarlas, ampliándose hacia el análisis



de sus funciones fisiológicas para buscar aquellas que sean factores causales de esa distribución. Esta ciencia puede ser considerada como otro enfoque de la ecología vegetal o, más justamente, como una ampliación de la autoecología en la que ya se pretende indagar la causa funcional profunda del comportamiento natural de las plantas. El conocimiento funcional de

las plantas que forman parte de una comunidad vegetal, permite profundizar en la naturaleza de las interacciones que se dan en ella. La integración de la ecofisiología con la ecología poblacional aporta elementos más firmes para comprender las causas últimas de la distribución y abundancia de las plantas en la naturaleza.

Carlos Vázquez Yanes: Centro de Ecología, UNAM.

De acuerdo con W. D. Billings (en Chabot y Mooney, 1985), fundador de la escuela moderna de ecofisiología de los Estados Unidos, son tres los principales objetivos que persiguen los estudios ecofisiológicos modernos: 1. Comprender las causas de la distribución geográfica actual de las poblaciones de plantas tomando como base el estudio de la adecuación al ambiente de sus diferentes procesos fisiológicos; 2. Definir los rangos de tolerancia al estrés ambiental de los diferentes taxa. 3. Conocer como operan las comunidades vegetales frente a un medio ambiente cambiante.

Una vez que queda establecida correctamente la ubicación de la ecofisiología dentro de la ecología vegetal, solo nos queda, en esta introducción, plantear las diferencias que existen entre fisiología y ecofisiología. El distinguido ecofisiólogo venezolano E. Medina (1977) escribió sobre esto: " Se diferencia la ecofisiología de la fisiología en que su objetivo no es

el estudio de los procesos fisiológicos *per se*, sino de la significación ecológica que estos tienen en la respuestas de los organismos como un todo frente a la influencia del ambiente".

En la vida cotidiana algunas veces esta separación resulta más difícil de lo que parece, ya que los objetivos de algunos estudios fisiológicos son similares a los de ciertos estudios ecológicos. De hecho, algunos de los conceptos ecológicos básicos, en los que se basa la investigación ecofisiológica, como, por ejemplo, la teoría de los factores limitantes, en los estudios sobre los efectos del estrés ambiental, son el resultado de los trabajos que algunos fisiólogos obtuvieron cuando abordaron temas agronómicos. Tal es el caso de la "Ley del Mínimo" de Liebig (Margalef, 1973), que establece que en un cultivo, el nutrimento mineral del suelo que se encuentre en concentración mínima, será el que determine los límites de la productividad de éste. El propio padre

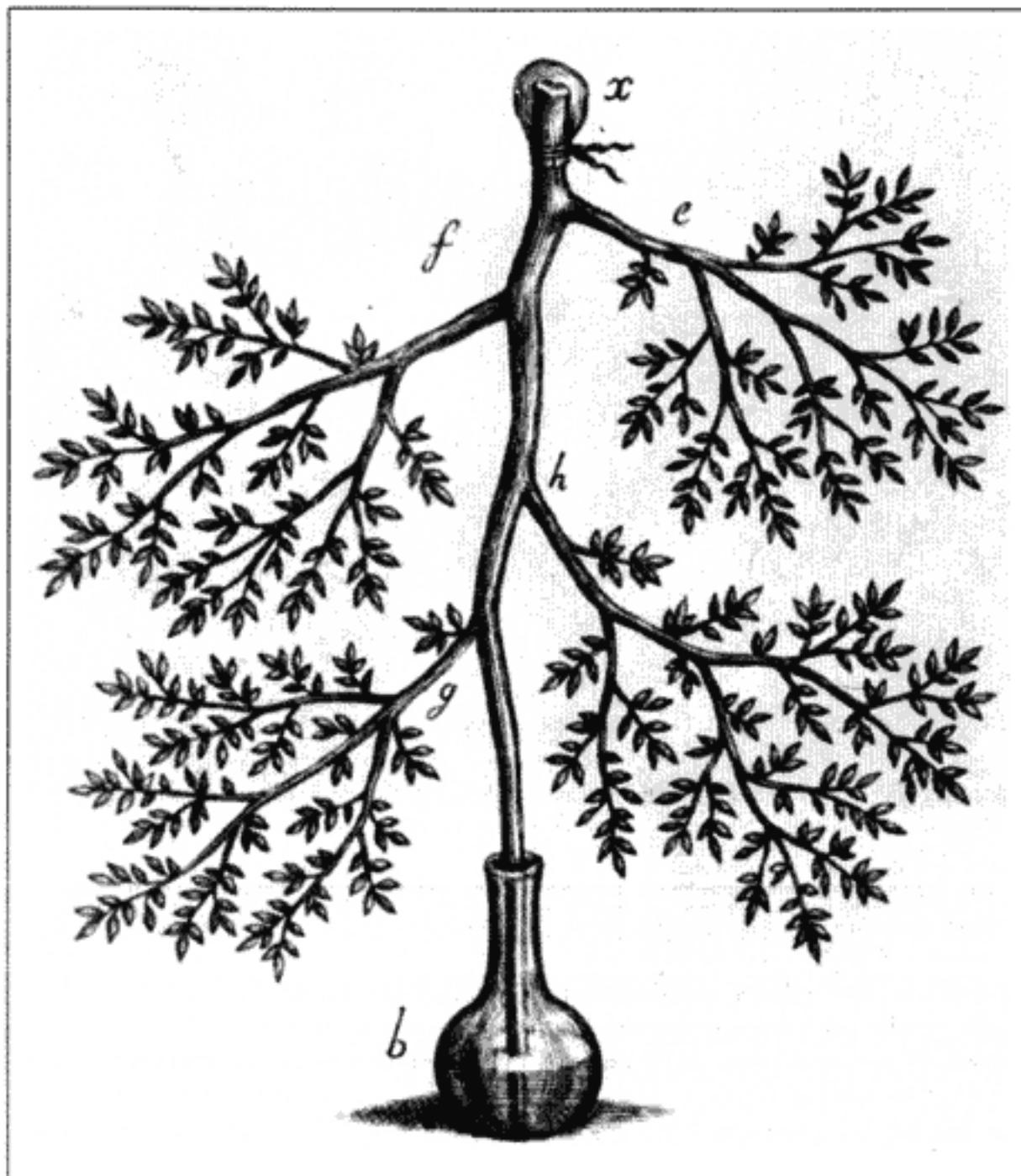
de la sinecología en los Estados Unidos, F. E. Clements (1905), en un libro sobre métodos de investigación en ecología, lamentaba que la fisiología y la ecología no fuesen términos sinónimos, ya que los ecólogos deberían de adoptar técnicas más precisas, como lo son las de la fisiología vegetal.

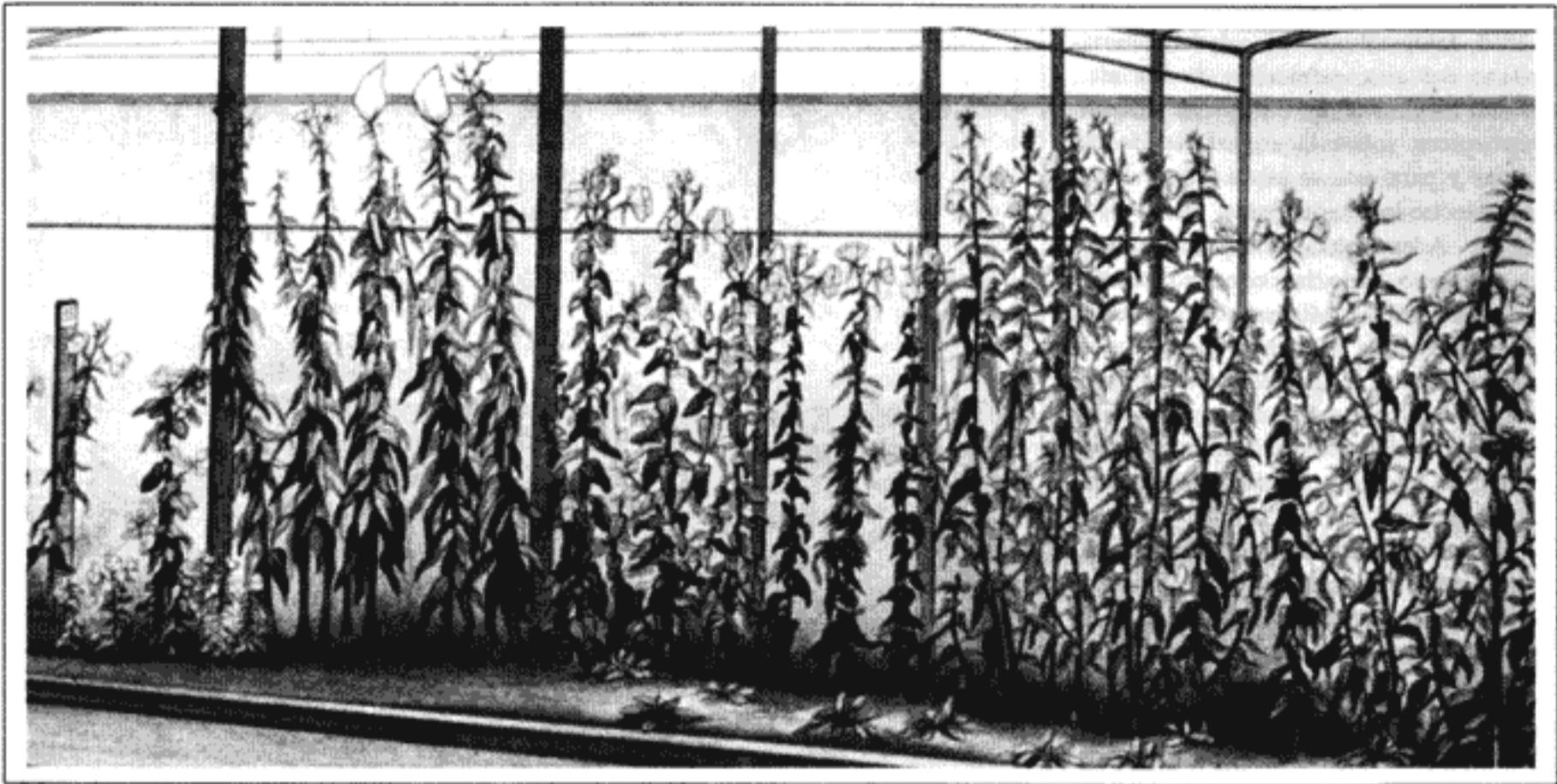
Origen

La ecofisiología no tuvo un momento preciso de nacimiento, sino que el avance de la fisiología clásica, o fisiología de cultivos, desde el siglo pasado hasta la actualidad, fue desarrollando dos aspectos que sentaron las bases de la ecofisiología. El primero de ellos fue la transferencia de la información fisiológica hacia la interpretación funcional de los fenómenos observados en estudios autoecológicos; al principio esto ocurrió solo a un nivel teórico, más conceptual que objetivo. Después, gracias al desarrollo de la tecnología fue posible hacer la valoración ya en la práctica, en el medio natural, del funcionamiento de los procesos fisiológicos y del ambiente en que se dan. El segundo aspecto radicó en la interpretación del origen evolutivo de todos los procesos fisiológicos, ya sean de plantas cultivadas o silvestres, como resultantes de la interacción de las plantas con diversas condiciones ambientales y la acción de la selección natural sobre algunas "fisiologías" en detrimento de otras, al igual que ocurre con cualquier otra característica de los seres vivos. Esta idea que ahora parece obvia, antes no lo era tanto pues se desconocían las múltiples expresiones que un mismo proceso fisiológico puede tener en el medio natural, en diferentes grupos de organismos.

Tomando un ejemplo de la fotosíntesis, existen especies de plantas en la tierra viviendo en situaciones de humedad y luz, recursos cuya abundancia afecta a la fotosíntesis, totalmente contrastantes y la capacidad de las plantas para afrontar las diferencias en la disponibilidad de esos recursos no solo está dada, como se creía antes, por diferencias en la morfología y en la historia de vida, sino que la fotosíntesis también difiere en aspectos como la eficiencia en la captación de dióxido de carbono con respecto a la pérdida de agua por las hojas, y en la eficiencia del aparato captador de energía solar, frente a condiciones de iluminación muy distintas.

Aunque resulta difícil establecer cuán-





do se utilizó por primera vez el término fisiología ecológica, algunos piensan que fue en un trabajo del distinguido botánico británico A. G. Tamsley, en 1917, en las conclusiones de un experimento que realizó sobre distribución de especies del género *Gallium*; en ellas escribió acerca del interés que tendría una investigación en "fisiología ecológica" para explicar el efecto de los suelos calcáreos (Etherington, 1978).

Consecuencias del avance tecnológico

Los impresionantes avances tecnológicos de los últimos años han permitido evaluar muchos procesos fisiológicos en el campo mismo, sin necesidad de llevar las plantas a un laboratorio. Volviendo al ejemplo de la fotosíntesis, para evaluar la tasa de fijación de carbono de una planta, antes se requería de un equipo de intercambio de gases sumamente voluminoso, consistente en: un cilindro de aire a presión, cuyo contenido en dióxido de carbono era conocido con precisión, un sistema que le confiere al aire que fluye del cilindro una determinada humedad y temperatura, de acuerdo con las condiciones ambientales prescritas para el experimento; una cámara de intercambio gaseoso que pudiese contener el órgano de la planta sujeto a medición por ejemplo, una hoja; una

fuente de luz fotosintéticamente activa para proporcionarle al órgano estudiado, energía luminosa de magnitud conocida; un analizador de gases por luz infrarroja para medir la cantidad de dióxido de carbono remanente en el aire que circuló por la cámara; componentes para medición de otro tipo de datos como humedad de salida, temperatura foliar etc.; tubería, desecadores, bombas, válvulas, etc.

En un principio este equipo, por su tamaño, solo se podía tener en un laboratorio; más adelante comenzó su proceso de miniaturización y automatización por lo que se redujo el volumen hasta hacerlo caber en un remolque de automóvil, más tarde se volvió semiportátil y de baterías. Actualmente todo cabe en una caja de dimensión relativamente pequeña: se ha prescindido del tanque de aire, pues el mismo analizador de gases puede evaluar la composición en dióxido de carbono del aire a la entrada y a la salida de la cámara de intercambio gaseoso; un conjunto de sensores miden con precisión las condiciones ambientales naturales en las que está teniendo lugar el proceso y solo requiere de un pequeño cilindro de aire comprimido, con un contenido preciso de dióxido de carbono, para calibrar de vez en cuando el analizador infrarrojo. Se le ha añadido además, como componente de control, microprocesadores electrónicos y memoria, de manera que el aparato fun-

ciona como una pequeña computadora y puede almacenar información y seguir un programa. Este equipo puede llevarlo cualquier persona al campo y tomar en forma sencilla datos de fijación de CO_2 en el medio natural, conociendo simultáneamente con precisión las condiciones de luz, temperatura y humedad relativa de la atmósfera en que se está dando el proceso y todo ello sin necesidad de llevar lápiz y libreta, pues toda la información obtenida va quedando almacenada en la memoria del aparato. Estos dispositivos ya los venden empresas de varios países y el único problema para conseguirlos es el costo, pues, aunque han reducido su tamaño, no lo han hecho así con el precio que es sumamente alto.

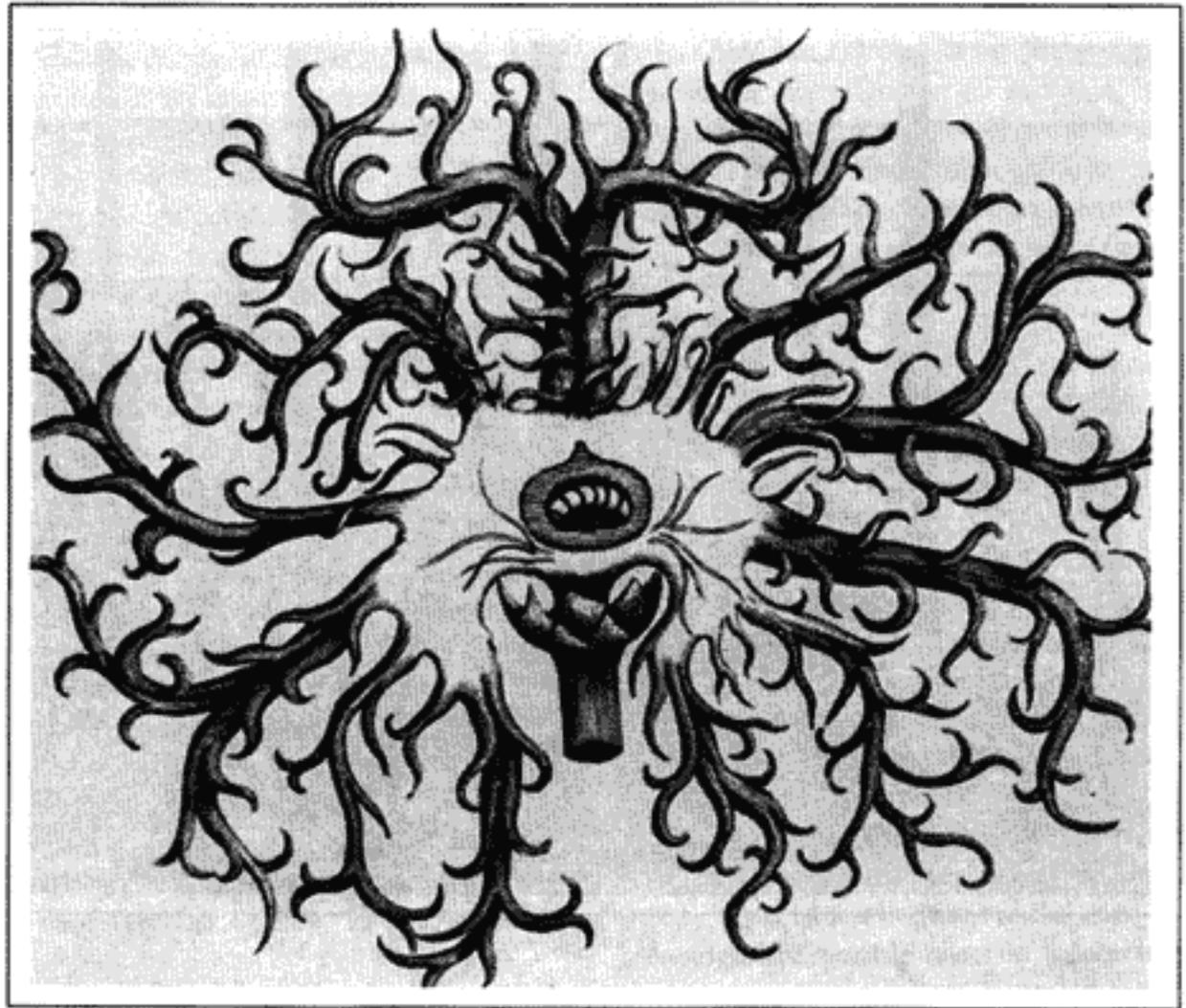
Otros avances notables de ingeniería e instrumentación se pueden observar en los procedimientos para obtener datos fidedignos de las condiciones ambientales. Las mediciones de intensidad de luz total han sido cambiadas por mediciones de densidad de flujo fotónico fotosintético, que nos dan una idea mucho más precisa de la energía disponible para la fotosíntesis que llega a una planta. La toma continua de datos del ambiente se ha automatizado y puede programarse de acuerdo con diferentes criterios, gracias a la aparición de los modernos dataloggers que son colectores de datos programables y computarizados. Cosas como energía

luminosa, calidad espectral de la luz, humedad, temperatura, velocidad de movimiento del aire, refracción de luz etc., pueden medirse ahora en escalas casi microscópicas sobre la superficie de las plantas y para esto se están utilizando ya microelectrodos, termopares, fibras ópticas, etc. Además todo ello puede hacerse en el campo, bajo las condiciones más naturales posibles. Muchos de los avances tecnológicos que han permitido este progreso proceden de la investigación espacial, militar y microelectrónica.

Los ecofisiólogos más productivos hoy en día, no solo conocen de biología, botánica y ecología, tienen también nociones de electrónica, instrumentación, programación y otras disciplinas que a veces los convierten en auténticos ingenieros biólogos. Como una clara demostración de esto puede consultarse un libro reciente, en el que connotados ecofisiólogos demuestran sus grandes conocimientos sobre instrumentación, al describir con lujo de detalles el funcionamiento y la implementación de equipos para diversas clases de estudios ecofisiológicos en el medio natural donde las plantas crecen (Percy *et al.*, 1989).

Forma y función

En los organismos vivos resulta imposible analizar integralmente una función sin conocer la forma (la estructura íntima, la morfología, la anatomía) del órgano y del ser vivo en que esta tiene lugar, así como las consecuencias de la interacción temporal y espacial de la forma y la función durante el crecimiento y el desarrollo. Actualmente todo estudio ecofisiológico intenta analizar ambas cosas conjuntamente; por ejemplo, no es posible relacionar directamente tasa fotosintética neta con producción de biomasa; o sea, a partir de la eficiencia del proceso bioquímico de la fotosíntesis, calcular el crecimiento neto de una planta, infiriendo que esta productividad es el resultado directo de lo primero. Los incrementos de biomasa de las plantas son consecuencia de la fotosíntesis modulada por factores como: superficie y longevidad de las hojas, anatomía foliar, apertura estomática, proporción entre fibra inerte y protoplasma funcional en el tejido foliar y otros aspectos de la forma y la fenología de las plantas que están relacionados con la eficiencia y la continuidad en el proceso



de captación de energía y dióxido de carbono.

Otro ejemplo similar al anterior lo tenemos en el caso de la nutrición mineral de las plantas. En sentido estricto la función que permite la nutrición mineral de las plantas es el proceso de penetración pasiva de los iones de nutrimentos con el agua o su fijación activa por los poros de las membranas celulares de las raíces; pero este proceso se ve afectado y modulado por cosas como: la relación entre biomasa aérea y subterránea en las plantas; la forma y distribución de las raíces en el suelo, su longevidad, la superficie radical y las variaciones estacionales de las raicillas permeables, con respecto a raíces impermeables que la plantas presentan y, en forma destacada, la naturaleza de las interacciones raíz-suelo-microorganismos, que se presentan en la rizósfera. Esto último ya involucra a un grupo diferente de seres vivos en el estudio de la nutrición vegetal.

Algunos problemas de investigación

La germinación. Como ya se vio en un artículo anterior en esta misma revista (Vázquez-Yanes, 1990), el órgano de reproducción, diseminación y establecimien-

to de nuevos individuos en las plantas superiores es la semilla y esta presenta características fisiológicas muy variadas, dependiendo de las especies y de las condiciones ambientales donde las plantas crecen. Existe un tipo de letargo o latencia de las semillas; o sea, el estado de inhibición del crecimiento y del metabolismo que mantiene a las semillas por un tiempo sin germinar, cuya regulación está determinada por factores ambientales como luz y temperatura. A esta latencia se le califica como ambiental o ecológica. Los mecanismos y sensores fisiológicos que regulan la germinación y la posibilidad cuando las condiciones son más favorables, son sumamente interesantes y han sido el objeto de muchos estudios ecofisiológicos. Estas investigaciones son particularmente importantes para resolver algunos problemas prácticos de la agricultura, en relación con los factores que permiten la persistencia de semillas de malezas o malas hierbas en campos agrícolas y que causan su germinación en forma simultánea con el inicio del crecimiento del cultivo, ocasionando pérdidas en la productividad (Fenner, 1986).

La temperatura. La superficie terrestre presenta muchos hábitats en los que regularmente se dan condiciones extremas de temperatura, ya sean éstas altas o

bajas. El estudio de cómo las plantas se sobreponen y sobreviven a estas condiciones marcadas de estrés, ha revelado mecanismos fisiológicos y estructuras anatómicas sumamente interesantes, en plantas adaptadas tanto al calor como al frío extremos. En los lugares sumamente calientes las plantas que disponen de suficiente agua en el medio, pueden evitar el calentamiento y no tienen problemas para regular la temperatura. La transpiración abundante de vapor de agua por las hojas les permite bajar la temperatura a niveles fisiológicamente adecuados, mediante la pérdida de calor latente en el vapor de agua que se desprende. El problema se presenta cuando por largos periodos hay poca o nula disponibilidad de agua. En estas condiciones algunas plantas evitan el daño por calor quedándose sin hojas durante el periodo seco y entrando en un proceso de letargo, pero otras, que no tienen hojas sino tallos verdes, en vez de eludir el calor transpirando o entrando en latencia, tienen que enfrentarlo adquiriendo una tolerancia. Algunos cactus alcanzan, en los tejidos fotosintéticos, temperaturas de alrededor de 60°C. Esto ocurre sin dañarlos gracias a que sus mecanismos fisiológicos están preparados para funcionar a temperaturas más altas y sus tejidos generan sustancias protectoras,

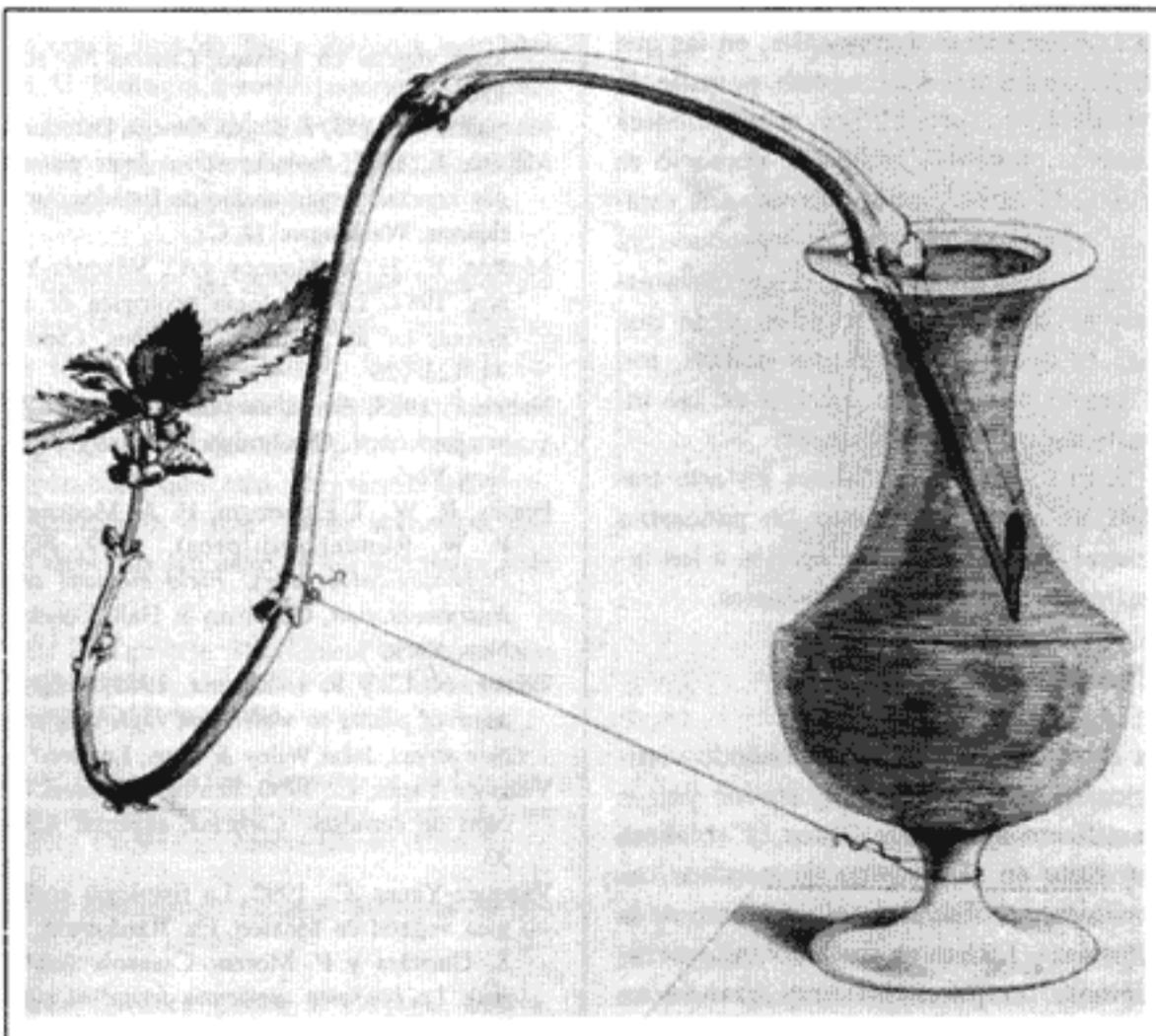
que aumentan su resistencia al calor (Nobel, 1988).

El agua. Ya resulta un lugar común decir que el agua es esencial para las plantas; sin embargo, la necesidad de esta sustancia fundamental varía mucho entre plantas de diferentes ambientes. Hay lugares del planeta que constantemente tienen una humedad alta y cuentan con una precipitación intensa todo el año, en tanto que en otros sitios, apenas llueve unos centímetros al año. En ambos extremos existen plantas que gracias a estructuras anatómicas, cambios fenológicos y características fisiológicas específicas para cada clima, pueden hacer un uso óptimo del agua disponible. El estudio ecofisiológico de estos mecanismos, es uno de los aspectos más fascinantes de la biología vegetal y tema fundamental para el buen manejo de los recursos naturales.

Las plantas son, en cierta forma, una especie de complejo de bomba, tubería y válvulas que mueven el agua líquida del suelo hasta salir a la atmósfera en forma de vapor. En condiciones de óptima disponibilidad de agua, todo el sistema funciona a su máxima capacidad y las válvulas pueden permanecer abiertas totalmente, pero en presencia de estrés hídrico, se presentan muchas alternativas de

funcionamiento, que optimizan el uso del escaso recurso, además la sofisticación de algunos de estos mecanismos puede ser casi increíble. Solo uno de los componentes del sistema: el estoma, que es la válvula de salida del vapor del interior de la hoja hacia la atmósfera, es una estructura de funcionamiento complejo y variable, maravillosamente adecuado para las condiciones ambientales de cada hábitat, y que ha sido objeto de numerosísimas investigaciones acerca de su ecofisiología; sin embargo, aún resta mucho por conocer de su funcionamiento (Turner y Kramer, 1981)

La fotosíntesis. Este ha sido el tema medular de la ecofisiología por largo tiempo. Los científicos continúan fascinados por el proceso fundamental que sostiene la vida sobre la tierra y por las variaciones que presenta entre plantas de diferentes climas y condiciones de iluminación. La luz es esencial para que se produzca la fotosíntesis. Hay plantas que disponen sobradamente de este recurso ya que exponen plenamente sus hojas a la luz directa del sol; en tanto que otras plantas, o las plantas jóvenes de las anteriores, por su talla, tienen que vivir a la sombra de las más altas disponiendo solamente de una fracción mínima de la energía que llega a la comunidad para efectuar su proceso vital; sin embargo, ambos tipos de plantas fotosintetizan gracias a que el aparato fotosintético y los órganos y estructuras que intervienen en el proceso se han adecuado a funcionar en cada condición. El tema es muy complejo para desarrollarlo en unas cuantas líneas, así que tomaremos uno solo de los componentes de la variación: la longevidad de las hojas. Los ritmos de la vida de las plantas de sol y las de sombra, son muy diferentes y están determinados por su también muy diferente velocidad de crecimiento, lo que se refleja en la duración de las hojas. En el caso de las plantas de sol, las hojas viven poco, ya que se conservan mientras la planta mantenga un alto grado de eficiencia y productividad, y son eliminadas en cuanto esto no sucede y mueren partes de la hoja o envejecen sus células. Sin embargo estas pérdidas no son muy importantes pues la planta dispone de la suficiente energía como para formar nuevas hojas las que además no crecen bajo la sombra de las anteriores, obteniéndose así la ventaja de contar con pocas hojas buenas y no con muchas regulares que compiten entre sí.



En las plantas de sombra las hojas viven largo tiempo debido, por una parte, a la poca sombra que pueden hacerse unas a otras y, por otra, a que, como la planta dispone de poca energía para producir nuevas hojas, las que tiene deben dar todo el rendimiento posible, aunque estén deterioradas o semicomidas por insectos. En este ejemplo vemos claramente la diversidad de parámetros y componentes que tiene todo proceso fisiológico y que deben conocerse para poderlo explicar.

Los nutrientes. Como todos sabemos las plantas toman el agua del suelo, donde se encuentran disueltas una serie de sustancias ionizadas, indispensables para el crecimiento y para los más diversos procesos fisiológicos. Ahora bien, como la distribución y la abundancia de estas sustancias es irregular en cada diferente tipo de suelo, pueden formar diferentes compuestos químicos y tener diversos grados de solubilidad; esto dependerá de las características físicas y químicas del suelo, de su antigüedad y del tiempo de lavado y deterioro, de manera que un mismo nutriente puede estar en cantidades excesivas en un sitio y ser muy escaso en otro. Para poder vivir en medio de esta heterogeneidad en la distribución de nutrientes, las plantas han desarrollado diversos mecanismos que les permitan hacer más eficiente la captura o tolerar un déficit muy marcado; esto explica que podamos encontrar plantas aun en lugares cuyas condiciones son de infertilidad extrema.

Uno de los mecanismos que más frecuentemente encontramos en la naturaleza, es el de la asociación o simbiosis de las raíces con microorganismos (bacterias u hongos) que tienen fisiologías y anatomías complementarias a las propias raíces de las plantas, lo que permite optimizar así los mecanismos de captura de los nutrientes escasos. Uno de los tipos de asociación de raíces con hongos; la ectomicorriza, es frecuente en los pinos y otros árboles; en ella las hifas de los hongos aumentan considerablemente la superficie de contacto de la planta y el suelo, permitiendo, además, una mejor solubilización de los nutrientes escasos, de que carecen los árboles, así mejora mucho la captura de agua y de ciertos nutrientes fundamentales como el fósforo. Claro que este proceso conlleva un costo: la planta tiene que hacerse cargo de buena parte de la nutrición del hongo, a costa de los productos de su propia fotosíntesis.

La estacionalidad del cambio fenológico. Hay muy pocas regiones del planeta donde las condiciones ambientales sean continuamente favorables para todas las funciones fisiológicas de las plantas. Lo que si es frecuente, es que a lo largo del año se produzcan cambios en el clima, y, por lo mismo, en la disponibilidad de recursos, los que, obligan a los individuos a crear mecanismos de cambio en morfología y fisiología para poder sobrevivir. Estos cambios fenológicos (recambios de hojas, interrupción y reanudación del crecimiento, floración, fructificación y diseminación de las semillas, formación de nuevas raíces, mejora en los mecanismos de resistencia al estrés térmico y otros), ocurren siempre en el momento oportuno, cuando la planta los requiere para enfrentar una condición de estrés o para activar su crecimiento o aprovechar el momento óptimo para reproducirse exitosamente. La existencia de tales ciclos indica que existe un sistema de reloj que adecúa los cambios fenológicos a los cambios ambientales. En algunos casos es la iniciación del cambio ambiental la que dispara el cambio fenológico. En otros, existe un sensor ambiental, un pigmento asociado a un sistema hormonal que, basado en la detección precisa de la duración relativa del día y la noche, dispara los mecanismos del cambio. Este mecanismo es efectivo en regiones cercanas a los trópicos o ya francamente extratropicales, en las que la precisión del mecanismo permite la aclimatación preventiva a inminentes cambios climáticos radicales, como lo es la llegada de un crudo invierno, o la estación más favorable para la reproducción. Cuál es la naturaleza de estos mecanismos de detección del cambio y de qué manera operan en diferentes plantas, son el objeto principal de muchas de las investigaciones contemporáneas.

Con los ejemplos citados en este trabajo, se intenta presentar un panorama general de los temas que ocupan a los investigadores ecofisiólogos actuales.

Conclusiones

La ecofisiología está evolucionando vertiginosamente, en especial, en los países científicamente desarrollados, y colabora con éxito en el aumento de nuestros conocimientos sobre el funcionamiento de la naturaleza. Esta rama de la botánica tiene, además, un potencial muy grande en cuanto a aportar explicaciones y solucio-

nes para los problemas concretos del manejo de los recursos naturales y de la agricultura (Medina *et al.*, 1984).

En México estamos aún a mitad del camino que nos lleve a contar con un sólido desarrollo de la ecofisiología de plantas, que ha sido lento debido a que, tradicionalmente, los estudios de fisiología clásica de plantas no han tenido la importancia que merecerían en un país agrícola (Larqué-Saavedra, 1987); sin embargo, el número de trabajos realizados en comunidades como los desiertos, las selvas caducifolias y las selvas perennifolias es notablemente alto, debido, principalmente al interés que han demostrado los investigadores norteamericanos por esas comunidades aunado a otras razones que se explican con detalle en otro artículo (Vázquez-Yanes, 1992).

Bibliografía citada

- Chabot, B. F. y H. A. Mooney (editores), 1985, *Physiological plant ecology of North American plant communities*, Chapman & Hall, London, New York.
- Clements, F. E., 1905, *Research methods in ecology*, Nebraska University Publications, Lincoln, Nebraska.
- Etherington, J. R. 1978, Plant physiological ecology, *Studies in Biology* 98, Edward Arnold, London.
- Fenner, M., 1986, *Seed ecology*, Chapman & Hall, London.
- Larqué-Saavedra, A., 1987, Historia de la fisiología vegetal en México, *Ciencia* 38: 109-118.
- Margalef, R., 1973, *Ecología*, Omega, Barcelona.
- Medina, E., 1977, *Introducción a la ecofisiología vegetal*, Organización de Estados Americanos, Washington D. C.
- Medina, E., H. A. Mooney y C. Vázquez-Yanes, 1984, La fisiología ecológica de las plantas de los trópicos húmedos, *Ciencia* 34: 123-125.
- Nobel, P., 1988, *Environmental biology of agaves and cacti*. Cambridge University Press, New York.
- Pearcy, R. W., J. Ehleringer, H. A. Mooney y P. W. Rundel (editores), 1989, *Plant Physiological ecology: Field methods and Instrumentation*, Chapman & Hall, London, New York.
- Turner, N. C. y P. J. Kramer, 1981, *Adaptations of plants to water and high temperature stress*, John Wiley & Sons, London.
- Vázquez-Yanes, C., 1990, Ecología y conservación de semillas. *Ciencias*, especial 4:30-33.
- Vázquez-Yanes, C., 1992, La fisiología ecológica vegetal en México. En: Rzedowski, J., S. Guevara y P. Moreno-Casasola (editores). *La botánica mexicana frente al siglo XXI* (en prensa).