



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

**FISIOLOGÍA Y BIOQUÍMICA DE *Paulownia*
imperialis, *Paulownia elongata* Y *Paulownia fortunei* EN
CONDICIONES DE CAMPO E INVERNADERO
BAJO DIFERENTE HUMEDAD EN EL SUELO**

T E S I S

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos
Naturales
(Orientación en Agricultura Sustentable)

p r e s e n t a

José Manuel Llano Sotelo

La Paz, B.C.S. Enero de 2009

ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 12 horas del día 12 del Mes de Diciembre del 2008, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

" FISIOLÓGIA Y BIOQUÍMICA DE *PAULOWNIA IMPERIALIS*, *PAULOWNIA ELONGATA* Y *PAULOWNIA FORTUNEI* EN CONDICIONES DE CAMPO E INVERNADERO BAJO DIFERENTE HUMEDAD EN EL SUELO "

Presentada por el alumno:

José Manuel Llano Sotelo

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACION DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACION EN Agricultura Sustentable

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su APROBACION DE LA TESIS, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

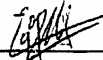
LA COMISION REVISORA



Dra. Lilia Alcaraz Meléndez
DIRECTOR DE TESIS



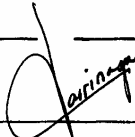
Dr. Alejandro E. Castellanos Villegas
CO-TUTOR



Dr. Erick de la Barrera Montpoullier
CO-TUTOR



Dra. Sara Cecilia Díaz Castro
CO-TUTOR



Dr. Juan Angel Larrinaga Mayoral
CO-TUTOR



DRA. THELMA ROSA CASTELLANOS CERVANTES,
DIRECTORA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

Comité Tutorial

Directora de Tesis:

Dra. Lilia Alcaraz Meléndez Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste,
S.C. La Paz, B.C.S. México.

Comité Tutorial y Revisor de Tesis:

Dra. Lilia Alcaraz Meléndez Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste,
S.C. La Paz, B.C.S. México.

Dr. Alejandro E. Castellanos V. Departamento de Investigaciones Científicas y
Tecnológicas de la Universidad de Sonora.
Hermosillo, Sonora. México.

Dr. Erick de La Barrera M. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. UNAM.
Morelia, Michoacán. México.

Dra. Sara Cecilia Díaz Castro Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste,
S.C. La Paz, B.C.S. México.

Dr. Juan Ángel Larrinaga M. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste,
S.C. La Paz, B.C.S. México.

Jurado de Examen de Grado:

Dra. Lilia Alcaraz Meléndez Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste,
S.C. La Paz, B.C.S. México.

Dra. Gloria I. Ayala A. Departamento de Investigaciones Científicas y
Tecnológicas de la Universidad de Sonora.
Hermosillo, Sonora. México.

Dra. Sara Cecilia Díaz Castro Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste,
S.C. La Paz, B.C.S. México.

Dr. Juan Ángel Larrinaga M. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste,
S.C. La Paz, B.C.S. México.

Dra. Alejandra Nieto Garibay Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste,
S.C. La Paz, B.C.S. México.

Dr. Enrique Troyo D. (Suplente) Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste,
S.C. La Paz, B.C.S. México.

RESUMEN

La *Paulownia* es un árbol de crecimiento rápido con potencial en la producción de madera. Esta madera se emplea para hacer muebles, instrumentos musicales y pulpa para papel. Por otro lado, el agua es de los principales factores que influyen en el crecimiento y desarrollo de las plantas. El objetivo general de la tesis fue determinar cambios en las condiciones fisiológicas en *Paulownia* bajo estrés hídrico. Se determinó el tratamiento de humedad a emplear en el suelo en el experimento. Se realizaron análisis fisiológicos (fotosíntesis, conductancia estomática, transpiración) y bioquímicos (prolina, peroxidasa), así como observaciones en el microscopio electrónico (número de estomas, tamaño de estomas, número de tricomas) en muestras de hojas desarrolladas en invernadero y el campo.

Se determinaron los porcentajes de humedad en el suelo, para realizar los experimentos. Fueron de 33, 16 y 8%. El estudio se dividió en tres etapas. La primera etapa consistió en las mediciones fisiológicas en *P. imperialis*, *P. elongata* y *P. fortunei* desarrollada en el invernadero y el campo al someterse a diferente humedad en el suelo. La segunda etapa consistió en las mediciones bioquímicas en *P. imperialis*, *P. elongata* y *P. fortunei* desarrolladas en el invernadero y el campo al someterse a diferente humedad en el suelo. La tercera etapa consistió en las observaciones en microscopio electrónico en muestras de hojas de *P. imperialis*, *P. elongata* y *P. fortunei* que crecieron en el invernadero y el campo.

En el invernadero en las tres especies, la conductancia estomática, transpiración y temperatura de las hojas mostraron diferencias significativas al someterse a diferente humedad en el suelo. A capacidad de campo la fotosíntesis fue mayor en *P. fortunei* y *P. elongata* y menor en *P. imperialis*.

En el campo *P. imperialis* presentó mayor fotosíntesis y eficiencia de uso del agua que *P. elongata* y *P. fortunei*. Esta última presentó mayor transpiración y conductancia estomática que *P. imperialis* y *P. elongata*.

En el invernadero los pigmentos disminuyeron al ser menor la humedad en el suelo. Sobresaliendo en la disminución la clorofila y el β -caroteno. La peroxidasa disminuyó en *P. imperialis*. En tanto que en la prolina no se tuvieron diferencias significativas al disminuir la humedad en el suelo. En *P. fortunei* y *P. imperialis* se encontraron diferencias significativas en proteína total en los diferentes niveles de humedad en el suelo. En *P. elongata* no se presentaron diferencias significativas. En proteína soluble se presentaron diferencias significativas en *P. elongata* en los diferentes niveles de humedad en el suelo. *P. fortunei* y *P. imperialis* no presentaron diferencias significativas. En proteína insoluble se presentaron diferencias significativas en *P. elongata* y *P. imperialis* en los diferentes niveles de humedad en el suelo.

En el campo los pigmentos disminuyeron al disminuir la humedad en el suelo. La peroxidasa fue mayor en la humedad mayor en el suelo que en la humedad menor en el suelo. La peroxidasa fue mayor en *P. fortunei*. La prolina fue mayor en *P. imperialis*. La proteína total fue mayor en *P. elongata* y *P. imperialis* y menor en *P. fortunei*. La proteína soluble en *P. elongata* disminuyó y en *P. imperialis* aumentó. La proteína insoluble en *P. elongata* aumentó al disminuir la humedad en el suelo.

En el invernadero el número de estomas fue mayor en *P. imperialis*. El área estomática fue mayor en *P. elongata*. Por otro lado, el número de tricomas en el haz y el envés no se encontraron diferencias entre especies.

En el campo el número de estomas fue mayor en *P. fortunei* y el menor fue en *P. elongata*. En el área estomática no se encontraron diferencias entre especies. El número de tricomas en el haz fue mayor en *P. fortunei* y *P. imperialis* y fue menor en *P. elongata*. En el envés el número de tricomas fue mayor en *P. fortunei*, tuvo un valor intermedio en *P. elongata* y fue menor en *P. imperialis*.

La fotosíntesis y eficiencia de uso del agua en *Paulownia fortunei* fue menor que en *Paulownia elongata* y *Paulownia imperialis* en el campo. Hay una relación positiva entre la fotosíntesis y la proteína total en el campo y en el invernadero. *P. imperialis* puede resistir mas que *P. elongata* y *P. fortunei*. *P. imperialis* presenta mayor fotosíntesis y eficiencia de uso del agua que *P. elongata* y *P. fortunei* en el campo.

Palabras clave: Fotosíntesis, conductancia estomática, transpiración, prolina, peroxidasa, estomas, tricomas, estrés hídrico, invernadero, campo, *Paulownia*.



Dra. Lilia Alcaraz Meléndez
DIRECTOR DE TESIS

ABSTRACT

Paulownia is a tree of rapid growth with potential in the production of wood. This wood is used for make furniture, musical instruments and pulp for paper. Besides, water is of the principal factors that have influence in the growth and development of the plants. The general objective of the tesis was determine changes in the physiological conditions in *Paulownia* under hydric stress. The treatment of moisture to use in the soil in the experiment was determinated. Physiological analysis were realized (photosynthesis, stomatal conductance, transpiration) and biochemical (proline, peroxidase), like that observations in the electronic microscope (stomatal number, stomatal size, trichomes number) in samples of leaves developed in greenhouse and field.

Percentages of moisture in the soil were determined, for do the experiments. Were 33, 16 and 8%. The study was divided in three steps. The first step consisted in the physiological measures en *P. imperialis*, *P. elongata* and *P. fortunei* developed in the greenhouse and the field with undergo at different soil moisture. The second step consisted in the biochemical measures in *P. imperialis*, *P. elongata* and *P. fortunei* developed in the greenhouse and the field with undergo at different soil moisture. The third step consisted in the observations in electronic microscope in samples of leaves of *P. imperialis*, *P. elongata* and *P. fortunei* that grew in the greenhouse and the field.

In the greenhouse in the three species, stomatal conductance, transpiration and temperature of the leaves showed significative differences undergo at different soil moisture. At field capacity photosynthesis was higher in *P. fortunei* and *P. elongata* and lower in *P. imperialis*.

In the field *P. imperialis* presented higher photosynthesis and water use efficiency than *P. elongata* and *P. fortunei*. This last presented higher transpiration and stomatal conductance than *P. imperialis* and *P. elongata*.

In the greenhouse the pigments decreased with less soil moisture. Stand out in the decrease the chlorophyll and β -carotene. Peroxidase decreased in *P. imperialis*. As much as proline haven't significative differences with decrease moisture in the soil. In *P. fortunei* and *P. imperialis* significative differences was found in total protein in the different levels of humidity in the soil. In *P. elongata* didn't present significative differences. In soluble protein significative differences were presented in *P. elongata* in the different levels of moisture in the soil. *P. fortunei* and *P. imperialis* didn't present significative differences. In insoluble protein significative differences were presented in *P. elongata* and *P. imperialis* in the different leves of moisture in the soil.

In the field the pigments decreased with the decrease of moisture in the soil. Peroxidase was higher in the higher soil moisture than in the lower soil moisture. Peroxidase was higher in *P. fortunei*. Proline was higher in *P. imperialis*. Total protein was higher in *P. elongata* and *P. imperialis* and lower in *P. fortunei*. Soluble protein in *P. elongata* decreased and in *P. imperialis* increased. Insoluble protein in *P. elongata* increased with the decrease of soil moisture.

In the greenhouse the number of stomata was higher in *P. imperialis*. Stomatal area was higher in *P. elongata*. Besides, the number of trichomes in upper surface and under surface didn't find differences between species.

In the field the number of stomata was higher in *P. fortunei* and the lower was in *P. elongata*. In the stomatal area didn't find differences between species. The trichomes number in upper surface was higher in *P. fortunei* and *P. imperialis* and was lower in *P. elongata*. Under surface the trichomes number was higher in *P. fortunei*, had a medium value in *P. elongata* and was lower in *P. imperialis*.

Photosynthesis and water use efficiency in *P. fortunei* was lower than *P. elongata* and *P. imperialis* in the field. A relation positive between photosynthesis and total protein is presented in the field and the greenhouse. *P. imperialis* can resist more than *P. elongata* and *P. fortunei*. *P. imperialis* present more photosynthesis and water use efficiency than *P. elongata* and *P. fortunei* in the field.

Key words: Photosynthesis, stomatal conductance, transpiration, proline, peroxidase, stomas, trichomes, hydric stress, greenhouse, field, *Paulownia*.

Dedicatoria

A mi Papá y Mamá

A mis hermanos Claudia, Miguel, Gabriela, Leonardo y Beatriz

Agradecimientos

A la Universidad de Sonora por el apoyo brindado durante la realización del presente trabajo de investigación

Al Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de la Universidad de Sonora por ayudarme a superar académicamente

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR) por permitirme realizar el Doctorado

A la Dra. Lilia Alcaráz Meléndez por las sugerencias en la realización de la Tesis

Al comité tutorial en especial al Dr. Alejandro E. Castellanos V. por la asistencia técnica y en la asesoría en la elaboración de los artículos

Al personal del Laboratorio de Biotecnología del CIBNOR por el apoyo brindado (Margarito, Sergio y Julio)

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada en el Doctorado

A la Comisión Nacional Forestal (CONAFOR) por el apoyo otorgado a través del proyecto No. 2002-C01-5327

CONTENIDO

	Pág.
Comité Tutorial.....	ii
RESUMEN.....	iii
ABSTRACT.....	v
Dedicatoria.....	vii
Agradecimientos.....	viii
CONTENIDO.....	ix
LISTA DE FIGURAS.....	xi
LISTA DE TABLAS.....	xiii
INTRODUCCIÓN.....	1
<i>Paulownia</i>	5
Origen.....	5
Usos.....	7
Características de las Especies.....	7
Agua necesaria en el Crecimiento.....	8
Fotosíntesis.....	8
Factores que afectan a la Fotosíntesis.....	9
Fotorespiración.....	11
Factores que afectan a la Fotorespiración.....	12
Respiración.....	12
Factores que afectan a la Respiración.....	13
Estrés Hídrico en Vegetales.....	13
Ajuste Osmótico.....	14
Disminución en el área de la Hoja.....	14
Comportamiento de los Estomas.....	15
Prolina.....	15
Cambio de la prolina con el Estrés hídrico.....	15
Proteínas Solubles e Insolubles.....	17
Relación entre Proteínas Solubles e Insolubles en Estrés Hídrico.....	17
Peroxidasa.....	18
Cambio de la Peroxidasa con el Estrés Hídrico.....	18
Ciclo de las Xantofilas.....	18
Cambio de las Xantofilas con el Estrés Hídrico.....	18
Clorofilas y Carotenos.....	20
Cambio de las Clorofilas y β -Caroteno con el Estrés Hídrico.....	20
Tricomas.....	21
Cambio de los Tricomas con el Estrés Hídrico.....	21
OBJETIVO GENERAL.....	22
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	22
HIPÓTESIS.....	22

CONTENIDO (Continuación...)

	Pág.
MATERIALES Y MÉTODOS.....	23
Humedad del suelo probada en el experimento.....	23
Relación entre potencial hídrico del suelo y Humedad del Suelo del Campo Experimental del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (Unidad La Paz).....	26
Mediciones Fisiológicas en el Estrés Hídrico.....	26
Mediciones en el Laboratorio.....	27
Mediciones en la Cámara de Crecimiento.....	29
Mediciones en el Invernadero.....	30
Mediciones en el Campo.....	31
Análisis Bioquímicos en el Estrés Hídrico.....	32
Observaciones mediante Microscopía Electrónica en el Estrés Hídrico..	34
RESULTADOS Y DISCUSION.....	36
Humedad del suelo probada.....	36
Análisis Fisiológicos	39
Mediciones en el Laboratorio.....	39
Análisis en la Cámara de Crecimiento.....	43
Mediciones en el Invernadero.....	48
Mediciones en el Campo.....	52
Determinaciones Bioquímicas.....	60
Invernadero.....	60
Campo.....	65
Observaciones en microscopio electrónico.....	72
Invernadero.....	72
Campo.....	75
CONCLUSIONES	80
LITERATURA CITADA.....	83

Primer Artículo

Gas Exchange in *Paulownia* species growing in the field under different soil moisture conditions. Revista J Environmental Biology.

Segundo Artículo

ANALYSIS OF PIGMENTS, PEROXIDASE, PROLINE AND PROTEINS OF *Paulownia elongata*, *Paulownia fortunei* and *Paulownia imperialis* LEAVES UNDER WATER STRESS. Revista Agrochimica.

LISTA DE FIGURAS

Figura		Pág.
1	Posibles vías de síntesis de la prolina.....	3
2	Fotorespiración.....	4
3	<i>Paulownia</i>	6
4	Curva de fijación de carbono fotosintético como función de la densidad de flujo de fotones.....	10
5	Síntesis de prolina.....	16
6	Ciclo de las xantofilas.....	19
7	Diagrama de flujo de la metodología empleada.....	24-25
8	Mediciones fisiológicas en el estrés hídrico.....	28
9	Curva de Potencial Hídrico contra porcentaje de humedad en el suelo. 2 partes de turba (peat moss) y una parte de arena.....	37
10	Potencial hídrico contra humedad del suelo del campo experimental del CIBNOR Unidad La Paz.....	38
11	Eficiencia del uso del agua en <i>Paulownia imperialis</i> y <i>Paulownia elongata</i> que crecieron a diferentes condiciones de humedad en el el suelo.....	44
12	Curva de fotosíntesis contra radiación fotosintéticamente activa en <i>Paulownia elongata</i> . PAR-Radiación fotosintéticamente activa.....	46
13	Fotosíntesis contra radiación fotosintéticamente activa en <i>Paulownia elongata</i> hasta $100 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$. PAR-Radiación fotosinteticamente activa.....	47
14	Eficiencia del uso del agua en <i>Paulownia elongata</i> , <i>Paulownia fortunei</i> y <i>Paulowia imperialis</i> que crecieron a diferentes condiciones de humedad en el suelo.....	57-58
15	Cambio de la clorofila total con el cambio del potencial hídrico del suelo en <i>P. elongata</i> , <i>P. fortunei</i> y <i>P. imperialis</i> en el invernadero.....	66
16	Imagen digital de <i>Paulownia</i> en condiciones de Invernadero (Envés). a: <i>P. elongata</i> (47.8% humedad del suelo), b: <i>P. elongata</i> (8.4% humedad del suelo), c: <i>P. fortunei</i> (47.5% humedad del suelo), d: <i>P. fortunei</i> (7.8% humedad del suelo), e: <i>P. imperialis</i> (48.1% humedad del suelo), f: <i>P. imperialis</i> (8.3% humedad del suelo).....	74

LISTA DE FIGURAS (Continuación...)

Figura	Pág.
17 Imagen digital de <i>Paulownia</i> en condiciones de Campo (Envés). a: <i>P. elongata</i> (25.6% humedad del suelo), b: <i>P. elongata</i> (10.3% humedad del suelo), c: <i>P. fortunei</i> (25.2% humedad del suelo), d: <i>P. fortunei</i> (7.4% humedad del suelo), e: <i>P. imperialis</i> (26.8% humedad del suelo), f: <i>P. imperialis</i> (10.2% humedad del suelo)...	77

LISTA DE TABLAS

Tabla	Pág.	
1	Porcentaje de germinación de <i>Paulownia imperialis</i> y <i>Paulownia elongata</i> durante 19 días.....	40
2	Resultados de área foliar específica, fotosíntesis, transpiración, conductancia estomática y fotorespiración de <i>Paulownia elongata</i> y <i>Paulownia imperialis</i> bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo. Los valores son la media \pm S.D. Diferentes letras presentan diferencias significativas entre tratamientos de la misma especie. Los asteriscos representan diferencias significativas entretre especies.....	41
3	Lecturas de fluorescencia en <i>Paulownia elongata</i>	45
4	Resultados de conductancia estomática, transpiración y temperatura de la hoja en <i>Paulownia elongata</i> , <i>Paulownia fortunei</i> y <i>Paulownia imperialis</i> bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo en el invernadero. Temperatura ambiental $23.4 \pm 2^{\circ}\text{C}$. Valores son la media \pm S.D.....	49
5	Altura y número de hojas en <i>Paulownia elongata</i> , <i>Paulownia fortunei</i> y <i>Paulownia imperialis</i> bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo en el invernadero. Valores son la media \pm S.D.....	50
6	Fotosíntesis, transpiración y eficiencia de uso de agua en <i>Paulownia elongata</i> , <i>Paulownia fortunei</i> y <i>Paulownia imperialis</i> a capacidad de campo en el invernadero. Valores son la media \pm S.D.....	51
7	Potencial hídrico, fotosíntesis y radiación en <i>Paulownia elongata</i> , <i>Paulownia fortunei</i> y <i>Paulownia imperialis</i> bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo en el campo medido a diferentes horas del día. Los valores son el promedio \pm S.D.....	53
8	Resultados de conductancia estomática, transpiración, temperatura de la hoja y temperatura de <i>Paulownia elongata</i> , <i>Paulownia fortunei</i> y <i>Paulownia imperialis</i> bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo en el campo. Los valores son el promedio \pm S.D.....	55
9	Resultados de clorofila a, clorofila b, clorofila total, β -caroteno y violaxantina en hojas de <i>Paulownia elongata</i> , <i>Paulownia fortunei</i> y <i>Paulownia imperialis</i> bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo en el invernadero. Los valores son el promedio \pm S.D....	61
10	Resultados de peroxidasa y prolina en hojas de <i>Paulownia elongata</i> , <i>Paulownia fortunei</i> y <i>Paulownia imperialis</i> bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo en el invernadero.	

LISTA DE TABLAS (Continuación...)

Tabla		Pág.
	Los valores son el promedio \pm S.D.....	63
11	Resultados de proteína total, soluble e insoluble en hojas de <i>Paulownia elongata</i> , <i>Paulownia fortunei</i> y <i>Paulownia imperialis</i> bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo en el invernadero. Los valores son el promedio \pm S.D.....	64
12	Resultados de clorofila a, clorofila b, clorofila total, β -caroteno y violaxantina en hojas de <i>Paulownia elongata</i> , <i>Paulownia fortunei</i> y <i>Paulownia imperialis</i> bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo del campo. Los valores son el promedio \pm S.D.....	68
13	Resultados de peroxidada y prolina en hojas de <i>Paulownia elongata</i> , <i>Paulownia fortunei</i> y <i>Paulownia imperialis</i> bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo en el campo. Los valores son el promedio \pm S.D.....	69
14	Resultados de proteína total, soluble e insoluble en hojas de <i>Paulownia elongata</i> , <i>Paulownia fortunei</i> y <i>Paulownia imperialis</i> bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo en el campo. Los valores son el promedio \pm S.D.....	71
15	Número de estomas, área estomática y número de tricomas en hojas de <i>Paulownia elongata</i> , <i>Paulownia fortunei</i> y <i>Paulownia imperialis</i> bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo en el invernadero. Los valores son el promedio \pm S.D.....	73
16	Número de estomas, área estomática y número de tricomas en hojas de <i>Paulownia elongata</i> , <i>Paulownia fortunei</i> y <i>Paulownia imperialis</i> bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo en el campo. Los valores son el promedio \pm S.D.....	76

INTRODUCCIÓN

Los vegetales enfrentan el estrés hídrico con respuestas a corto o largo plazo. Las respuestas a corto plazo se caracterizan con el cerrado de estomas y cambio en el ángulo de la hoja (Parsons, 1987). En tanto que en las respuestas a largo plazo se presenta el desprendimiento de las hojas, presencia de cutícula más gruesa, elaboración de hojas chicas y raíces más profundas (Parsons, 1987) o producción de compuestos osmóticamente activos como prolina, malato y citrato (Handa *et al.*, 1983).

El estrés hídrico en las plantas se manifiesta en cambios a nivel celular, fisiológico y del desarrollo. En el nivel celular se tienen protección de estructuras celulares con las proteínas abundantes en la embriogénesis tardía (LEA, por sus siglas en inglés) o ajuste osmótico por medio de la síntesis de osmolitos como prolina, betaina, sacarosa, pinitol y aldosa (Bray, 1993). A nivel fisiológico se presenta el cerrado de estomas, cambios en el crecimiento de raíz, tallo y hojas (Parsons, 1987) e inhibición de la fotosíntesis al disminuir el factor de acoplamiento del trifosfato de adenosina (ATP) y el ATP sintetasa (Tezara *et al.*, 1999).

El incremento en los niveles de prolina durante el estrés hídrico es único comparado con otros aminoácidos (Handa *et al.*, 1983). La prolina podría proteger a la estructura de las proteínas y las membranas del daño y reducir la desnaturalización enzimática (Lyer y Caplan, 1998).

La acumulación de prolina se ha propuesto como un método de almacenamiento de nitrógeno (Larcher, 1995). La prolina proviene de la fotosíntesis y tal vez de la fotorespiración. La fotosíntesis se presenta cuando hay disponible bióxido de carbono, en

tanto que la fotorespiración esta presente cuando hay oxígeno en el interior de las hojas, aunque siempre hay tanto fotosíntesis como fotorespiración. Ya que la ribulosa 1,5-bifosfato carboxilasa-oxigenasa (Rubisco) que es una enzima que participa en la fotosíntesis reacciona con el bióxido de carbono y con el oxígeno. Al aumentar el estrés hídrico tal vez hay más prolina sintetizada a partir de la fotorespiración que de fotosíntesis (Leegood, 1999) (Fig. 1). En la Figura 2 se puede observar el metabolismo de la Fotorespiración. La Fotorespiración se lleva a cabo en el cloroplasto, peroxisoma y mitocondria (Wingler *et al.*, 1999).

La *Paulownia* es un árbol originario de China el cual presenta crecimiento rápido y es de madera muy útil. La madera de la *Paulownia* se emplea en la construcción de muebles, instrumentos musicales y postes. Una vez desarrollada la *Paulownia* la demanda de agua es mínima (Agrodesierto, 2002). Las especies de *Paulownia* son las siguientes: *P. elongata*, *P. tomentosa* o *imperialis*, *P. taiwaniana*, *P. albiphloea*, *P. catalpifolia*, *P. australis*, *P. fortunei*, *P. kawakamii* y *P. fargesii* (Zhao *et al.*, 1986).

En este trabajo experimental se emplearon la *P. elongata* (S. Y. Hu), *P. fortunei* (Seemann & Hemsley) y *P. imperialis* (Siebold & Zuccarini).

Paulownia fortunei es la especie mas ampliamente distribuida. Esta se encuentra en altitudes de 370 a 2000 m. La *Paulownia* se distribuye en regiones donde la temperatura mínima en Enero es de 0°C y una precipitación anual de 1000 mm (Hu, 1960).

Hasta ahora no han habido reportes sobre investigaciones en la influencia del estrés hídrico en la fotosíntesis y fotorespiración, así como de la producción de prolina en *Paulownia*. La investigación que se realizó fue una contribución de esta área.

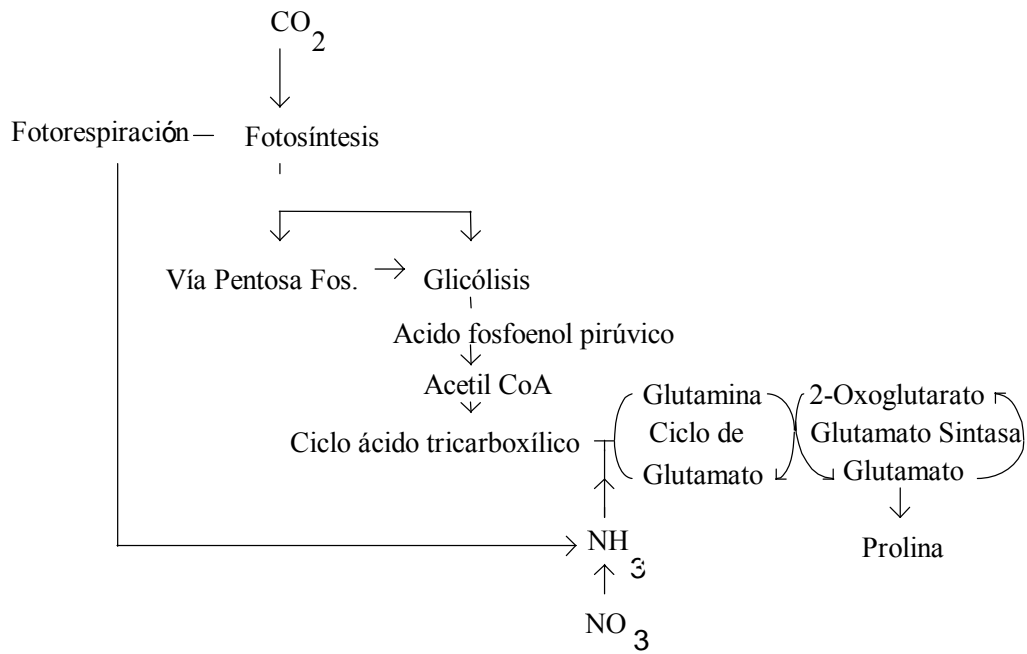


Figura 1. Posibles vías de síntesis de la prolina. Leegood (1999).

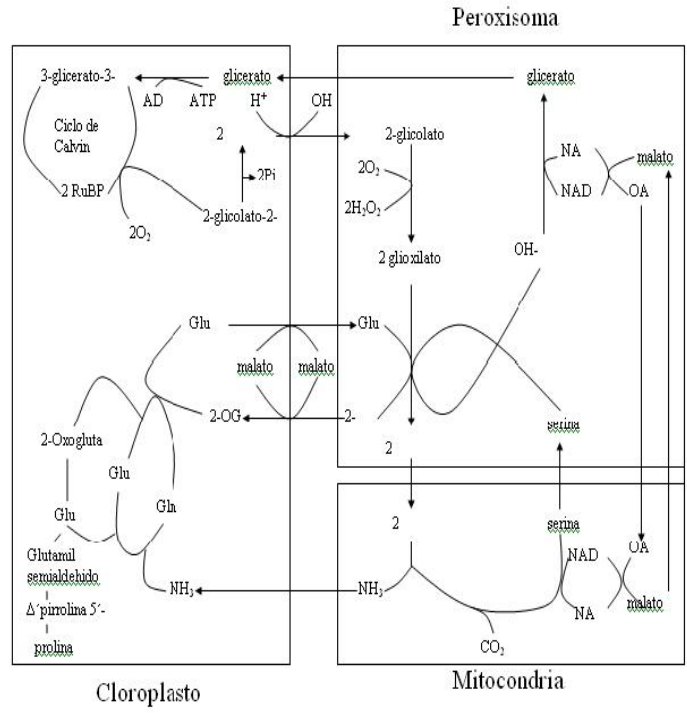


Figura 2. Fotorrespiración. Wingler *et al.*, (1999).

Paulownia

Origen

La *Paulownia* es un árbol originario de China (Figura 3). Hay especies que se distribuyen tanto en el sur como en el norte. Las especies del sur no se extienden más allá del paralelo 32. Estas son *P. fortunei* y *P. kawakamii*. Las especies del norte son más resistentes y se extienden al norte del paralelo 40. Ellas son *P. elongata* en el este y *P. glabrata* en el oeste (Hu, 1960). La *Paulownia* pertenece a la familia Scrophulariaceae. Las nueve especies de este género se encuentran en China a excepción de *P. fortunei* la cual se extiende a Vietnam y Laos y *P. imperialis* la cual se desarrolla también en Korea y Japón (Zhao *et al.*, 1986).

Las especies de *Paulownia* son las siguientes: *P. elongata*, *P. tomentosa* o *imperialis*, *P. taiwaniana*, *P. albiphloea*, *P. catalpifolia*, *P. australis*, *P. fortunei*, *P. kawakamii* y *P. fargesii* (Zhao *et al.*, 1986). *Paulownia fortunei* es la especie más ampliamente distribuida. Esta se encuentra en altitudes de 370 a 2000 msnm. La *Paulownia* se distribuye en regiones donde la temperatura mínima en Enero es de 0°C y una precipitación anual de 1000 mm (Hu, 1960).



Figura 3. *Paulownia*.

Usos

La madera de la *Paulownia* se emplea en la construcción de muebles, instrumentos musicales y postes (Hu, 1960). La madera de la *Paulownia* se emplea también en la elaboración de casas, en puertas, ventanas y techos internos. Además, con la madera se hace pulpa para papel, se elaboran aviones a escala, se hacen recipientes para almacenar granos, barriles de vino o cerveza y cajas para té o frutas.

El corcho de la *Paulownia* se puede emplear para hacer colorantes. En tanto que las hojas, frutos y la madera de la *Paulownia* tiene efectos medicinales en la bronquitis, como reducción de tos y flemas (Zhao *et al.*, 1986).

Características de las Especies

Paulownia imperialis se encuentra entre la latitud 28° a 40° Norte, entre la longitud 105°-128° Este. Se desarrolla en alturas de 1500 metros, en temperaturas de -20 a 40°C, en precipitación de 500 a 1500 mm, en suelos con pH de 5 a 8.5 y con textura ligeramente arcillosa y arenosa.

Paulownia elongata se encuentra entre la latitud 28° a 36° Norte, entre la longitud 112° a 120° Este. Se desarrolla en alturas de 1200 metros, en temperaturas de -15 a 40°C, en lugares con precipitación de 600 a 1500 mm, en suelos con pH de 5 a 8.5 y arenosos.

Paulownia fortunei se encuentra entre la latitud 18° a 30° Norte, entre la longitud 105° a 122° Este. Se desarrolla en alturas de 1100 metros, en temperaturas de -10 a lugares con precipitación de 1200 a 2500 mm, en suelo con pH de 4.5 a 7.5 y con textura ligeramente arcillosa y arenosa (Zhao *et al.*, 1986).

Agua necesaria en el Crecimiento

La *Paulownia imperialis* crece en lugares con precipitación anual de 500 a 1500 mm, *Paulownia elongata* se desarrolla en lugares con precipitación anual de 600 a 1500 mm, en tanto que *Paulownia fortunei* crece en lugares con precipitación anual de 1200 a 2500 mm. *Paulownia elongata* y *Paulownia imperialis* puede crecer bien con menos de 500 mm de precipitación anual cerca del Río Wei en China ya que la precipitación se presenta en la época de crecimiento (Zhao *et al.*, 1986). Una vez desarrollada la *Paulownia* la demanda de agua es mínima (Agrodesierto, 2002). *Paulownia imperialis* es más resistente al estrés hídrico que *Paulownia fortunei* y *Paulownia elongata*. La *Paulownia elongata* es la especie menos resistente de las tres (Yao, 1990).

Fotosíntesis

La Fotosíntesis es la producción de ATP y NADPH a través de la radiación en los vegetales (Bryce y Hill, 1999). La Fotosíntesis consta de dos etapas, la etapa luminosa y la etapa oscura. En la primera etapa se recibe radiación en los cloroplastos de las hojas. Se produce un gradiente de protones y NADPH. El gradiente de protones es empleado para producir ATP. En la etapa oscura o Ciclo de Benson-Calvin se presentan tres fases. En la primera fase se presenta la carboxilación o la obtención de bióxido de carbono catalizada por la enzima Rubisco. La segunda fase es la fase reductiva, en esta el glicerato3-P es convertida a triosa fosfato. La segunda fase es catalizada por glicerato 3-P cinasa y NADP⁺-gliceraldehido-P deshidrogenasa. La tercera fase es la regeneración del aceptor del bióxido de carbono (Leegood, 1999).

Factores que afectan a la Fotosíntesis

La fotosíntesis es afectada por la densidad de flujo de fotones (PFD), concentración de bióxido de carbono, temperatura, la velocidad del viento, la cantidad de agua que tiene la planta y el grado de apertura de los estomas (Opik y Rolfe, 2005). Al medir la fijación de bióxido de carbono al incrementar la densidad de flujo de fotones se obtienen curvas como la de la Figura 4. En la obscuridad, se tiene fijación negativa de bióxido de carbono ya que se presenta respiración. Al aumentar la densidad de flujo de fotones se llega al valor cero. La densidad de flujo de fotones en el cual el intercambio neto de bióxido de carbono es cero se le denomina punto de compensación a la luz.

La densidad de flujo de fotones al cual las hojas encuentran el punto de compensación varía entre especies y condiciones de desarrollo. Las plantas que se desarrollan en el sol y en la sombra se comportan de forma diferente como se puede observar en la Figura 4 (Taiz y Zeiger, 1991).

El crecimiento de la mayoría de las plantas es limitado por el bióxido de carbono, y algunas plantas crecen el doble de rápido cuando el nivel de bióxido de carbono se duplica bajo condiciones de laboratorio. Muchas plantas crecen 30 a 60% más rápido cuando se encuentran en el doble de bióxido de carbono y algunas especies no responden cuando se aumenta el bióxido de carbono al doble (Taiz y Zaiger, 1991).

Las plantas pueden crecer y producir fotosíntesis en un amplio rango de temperaturas. En áreas alpinas las plantas son capaces de producir fotosíntesis a temperaturas cercanas a los 0°C, en tanto que hay plantas que pueden producir fotosíntesis a temperaturas cercanas a los 50°C. Cuando la fotosíntesis es graficada como función de la temperatura se tiene una curva

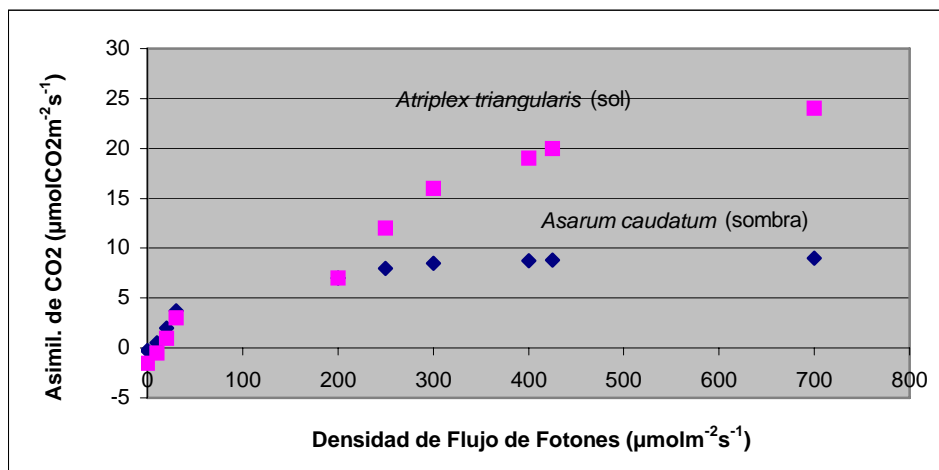


Figura 4. Curva de fijación de carbono fotosintético como función de la desidad de flujo de fotones (Taiz y Zeiger, 1991).

en forma de campana (Taiz y Zaiger, 1991). La temperatura a la cual una planta se desarrolla afecta la cantidad de aparatos fotosintéticos formados por unidad de área de la hoja. Las bajas temperaturas hacen que se tengan altos niveles de componentes de cloroplastos en las hojas (Opik y Rolfe, 2005). Se ha encontrado relación positiva de la fotosíntesis con el contenido de nitrógeno en las hojas (Field, 1983). Esto es debido a que el nitrógeno en las hojas esta formado principalmente por la enzima ribulosa bifosfato carboxilasa oxigenasa (Rubisco) (Friedrich y Huffaker, 1980). Por otro lado la asignación de Rubisco en las hojas esta relacionada en forma positiva con la radiación incidente sobre las hojas (Evans, 1989) y en forma negativa con la humedad en el suelo (Gimenez *et al.*, 1992).

Fotorespiración

La fotorespiración es un proceso en el que se presenta la oxigenación de Ribulosa 1,5-bifosfato (Rubisco) formándose 2-fosfoglicolato y 3-fosfoglicerato. El 2-fosfoglicolato es transformado posteriormente a 3-fosfoglicerato por varias reacciones. La fotorespiración se lleva a cabo en los cloroplastos, peroxisoma y mitocondrias (Taiz y Zeiger, 1991). La fotorespiración puede reducir la fotosíntesis neta arriba del 50% (Opik y Rolfe, 2005).

En la fotorespiración primero el oxígeno se une a Ribulosa 1,5-bifosfato, formándose 3-fosfoglicerato y 2-fosfoglicolato a través de una oxigenasa (Figura 2). El 2-fosfoglicolato es hidrolizado a glicolato por el fosfoglicolato fosfatasa. Después que el glicolato es transportado a el peroxisoma, el glicolato es oxidado a glioxilato por la glicolato oxidasa. El glioxilato puede ser transaminado a glicina por la serina:glioxilato aminotranspirasa

(SGAT) o por la glutamato:glioxilato aminotranspirasa. La mitad de las moléculas de glicina son convertidas a N^5,N^{10} -metileno tetrahidrofolato (THF) en la reacción catalizada por la glicina descarboxilasa (GDC) en la mitocondria. En esta reacción, el bióxido de carbono y el amoniaco son liberados. La otra mitad de las moléculas de glicina pueden reaccionar con N^5,N^{10} -metileno THF por medio de la serina hidroximetiltransferasa (SHMT) formándose la serina. La serina es transportada de la mitocondria al peroxisoma. La serina es convertida por el SGAT a hidroxipiruvato, el cual es reducido a glicerato por la hidroxipiruvato reductasa (HPR). El glicerato es posteriormente fosforilado por la glicerato cinasa en los cloroplastos formándose 3-fosfoglicerato (Taiz y Zeiger, 1991, Wingler *et al.*, 1999).

Factores que afectan a la Fotorespiración

La proporción de la fotorespiración es promovida por el aumento de la temperatura, radiación y por el incremento en el radio de oxígeno:bióxido de carbono (Leegood, 1999). El estrés hídrico moderado hace que aumente la fotorespiración (Wingler, *et al.*, 1999).

Respiración

La respiración es un proceso biológico en el cual compuestos orgánicos reducidos son movilizados y oxidados posteriormente de una forma controlada. Durante la respiración la energía libre es liberada e incorporada en forma de trifosfato de adenosina (ATP) la cual puede ser empleada para el mantenimiento y desarrollo de la planta (Taiz y Zeiger, 1991).

La respiración es un proceso de varias etapas en el cual la glucosa es oxidada en una serie de reacciones. Estas reacciones pueden ser divididas en tres estados: 1) glicólisis, 2) ciclo del ácido tricarboxílico, y 3) cadena de transporte de electrones (Taiz y Zeiger, 1991).

Factores que afectan a la Respiración

La proporción de respiración está relacionada positivamente con la actividad fisiológica. Las altas proporciones son encontradas en regiones activas en crecimiento, tales como ápices en crecimiento, o en tejidos que desarrollan trabajo metabólico en gran cantidad como las glándulas (Opik y Rolfe, 2005). La respiración es regulada por la demanda de energía y la concentración de ATP y difosfato de adenosina (ADP) (Taiz y Zeiger, 1991). La respiración disminuye cuando el potencial hídrico en las hojas se hace más negativo (Haupt-Herting *et al.*, 2001).

Estrés Hídrico en Vegetales

El estrés hídrico es la exposición a bajo potencial hídrico (Opik y Rolfe, 2005). El crecimiento y la fotosíntesis son dos de las primeras funciones que son inhibidas por el estrés hídrico (Opik y Rolfe, 2005). El estrés hídrico en las plantas se manifiesta en cambios a nivel celular, fisiológico y del desarrollo. En el nivel celular se tienen protección de estructuras celulares con las proteínas abundantes en la embriogénesis tardía (LEA, por sus siglas en inglés) o ajuste osmótico por medio de la síntesis de osmolitos como prolina, betaina, sacarosa, pinitol y aldosa (Bray, 1993). A nivel fisiológico se presenta el cerrado

de estomas, cambios en el crecimiento de raíz, tallo y hojas (Parsons, 1987) e inhibición de la fotosíntesis al disminuir el factor de acoplamiento del adenosin trifosfato(ATP) y el ATP sintetasa (Tezara *et al.*, 1999).

Ajuste Osmótico

La disminución del potencial celular osmótico, permite a las células mantener al agua contra un bajo potencial hídrico externo. La disminución en el potencial osmótico ocurre como una respuesta al estrés hídrico, esta disminución del potencial osmótico resulta de la síntesis de solutos orgánicos los cuales se acumulan en el citoplasma (Opik y Rolfe, 2005). Los solutos principales son: azúcares (sacarosa, trehalosa y umbeliferosa), fructanos (polisacáridos solubles de unidades de fructosa), polioles (alcoholes azúcar), polioles cíclicos, aminoácidos (especialmente prolina), compuestos de amonio cuaternario (glicina betaína) y compuestos terciarios de sulfonio (β -dimetilsulfoniopropionato) (Opik y Rolfe, 2005).

Disminución en el área de la Hoja

A medida que el agua en la planta va disminuyendo, las células disminuyen de tamaño y las paredes celulares se relajan (Matthews *et al.*, 1984). La disminución en el volumen de las células hace que disminuya el turgor. La inhibición en la expansión de las células hace que disminuya la expansión de la hoja. El área mas pequeña de la hoja transpira menos agua, conservándose el contenido de agua en el suelo por mayor tiempo (Taiz y Zeiger, 1991)

Comportamiento de los Estomas

Cuando hay estrés hídrico los estomas se cierran, esto es debido a la presencia de ácido abscísico (Jordan *et al.*, 1975).

Prolina

La prolina es un aminoácido cíclico, su cadena tiene un carácter alifático (Mathews y van Holde, 1990). El estrés hídrico hace que se incremente la síntesis de prolina (Shinozaki y Yamaguchi-Shinozaki, 1997). En la síntesis de prolina partiendo de glutamato se obtiene glutamil semialdehído empleando ATP y NADPH (Figura 5). La glutamil semialdehído es ciclizada no enzimáticamente para formar Δ^1 -pirrolina-5-carboxilato, el cual es reducido para producir prolina por medio de la enzima Δ^1 -pirrolina-5-carboxilato reductasa (Lea, 1999).

Cambio de la prolina con el Estrés hídrico. Stewart *et al.*, (1997), encontraron que la acumulación de prolina se presenta por la inhibición de la síntesis de ácido glutámico. Fukutoku y Yamada (1984), al trabajar con frijol soya (*Glycine max*) encontraron que la acumulación de prolina, se debe a la prolina que proviene de la degradación de las proteínas solubles de las hojas. Handa *et al.* (1983), al trabajar con células de tomate (*Lycopersicon esculentum*) encontraron aumento y posterior disminución de la prolina al aumentar el estrés hídrico del suelo. En algunas variedades de caña de azúcar se ha encontrado aumento de prolina al incrementar el estrés hídrico en el suelo, en tanto que en otras variedades se ha

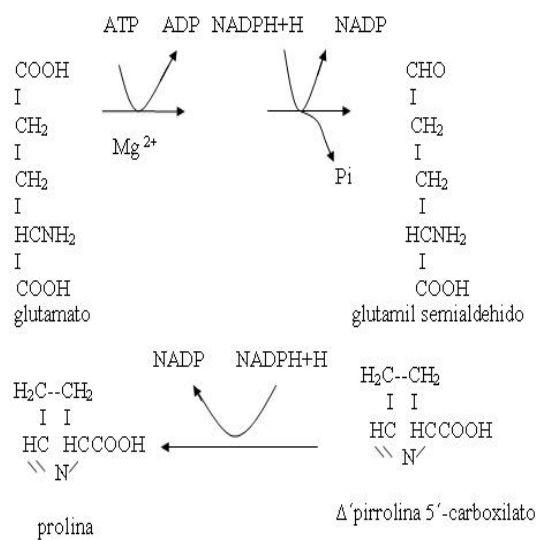


Figura 5. Síntesis de prolina. Lea (1999).

encontrado disminución (Rincones, 1997). Gibon *et al.*, 2000 relacionan la acumulación de prolina con la pérdida de clorofilas y con la disminución de la actividad mitocondrial.

Proteínas Solubles e Insolubles

Relación entre Proteínas Solubles e Insolubles en Estrés Hídrico

Las proteínas solubles son polipéptidos con una secuencia definida, las cuales se pueden mezclar con un amortiguador de fosfato, en tanto que las proteínas insolubles son polipéptidos con una secuencia definida pero no se mezclan con un amortiguador de fosfato (Mathews y van Holde, 1990).

La mitad de la proteína soluble de las hojas es Rubisco. La Rubisco es la proteína mas abundante en el mundo (Leegood, 1999). Otras proteínas solubles que se pueden encontrar en las plantas son las proteínas LEA (abundantes en la embriogénesis tardía) por sus siglas en inglés. Estas proteínas se acumulan cuando hay estrés hídrico, y su función es disminuir los efectos de la pérdida de agua, se ha sugerido que esto se puede lograr por la gran capacidad de unir agua con la molécula amorfa (Dure, 1993).

Las proteínas insolubles que se encuentran en las plantas son proteínas de la pared celular como: extensinas, proteínas ricas en glicina y proteínas ricas en prolina. Las proteínas ricas en glicina que no se encuentran en la pared celular podrían jugar un rol en la tolerancia al estrés. En tanto que las proteínas ricas en prolina podrían tener un papel importante en el desarrollo normal y en la formación de nódulos (Showalter, 1993).

Peroxidasa

Cambio de la Peroxidasa con el Estrés Hídrico

La peroxidasa es una enzima que cataliza la transformación de peróxido de hidrógeno y ascorbato a agua y monodehidroascorbato (Asada, 1999). El aumento de las peroxidases está relacionado con el catabolismo de auxinas (Pressey, 1990), formación de lignina (Quiroga *et al.*, 2000), presencia de microorganismos patógenos en la planta (Reimers *et al.*, 1992), respiración (Johnson y Owens, 1985), organogénesis (MacAdam *et al.*, 1992) y en la presencia de peróxido de hidrógeno (Asada, 1999). La glutatión peroxidasa es una enzima que protege a las células de los grupos oxidativos. Esta enzima se produce con la presencia de estrés abiótico (Rodríguez *et al.*, 2003). La ascorbato peroxidasa se ha encontrado que aumenta en las hojas de maíz bajo estrés hídrico moderado (Brown *et al.*, 1995).

Ciclo de las Xantofilas

Cambio de las Xantofilas con el Estrés Hídrico

El ciclo de las xantofilas es la interconversión de la violaxantina y zeaxantina por medio de la epoxidasa y de-epoxidasa en respuesta a los cambios de la intensidad de radiación. Al presentarse el exceso de radiación se produce zeaxantina y al presentarse limitación de radiación se presenta la violaxantina (Figura 6) (Blankenship, 2002).

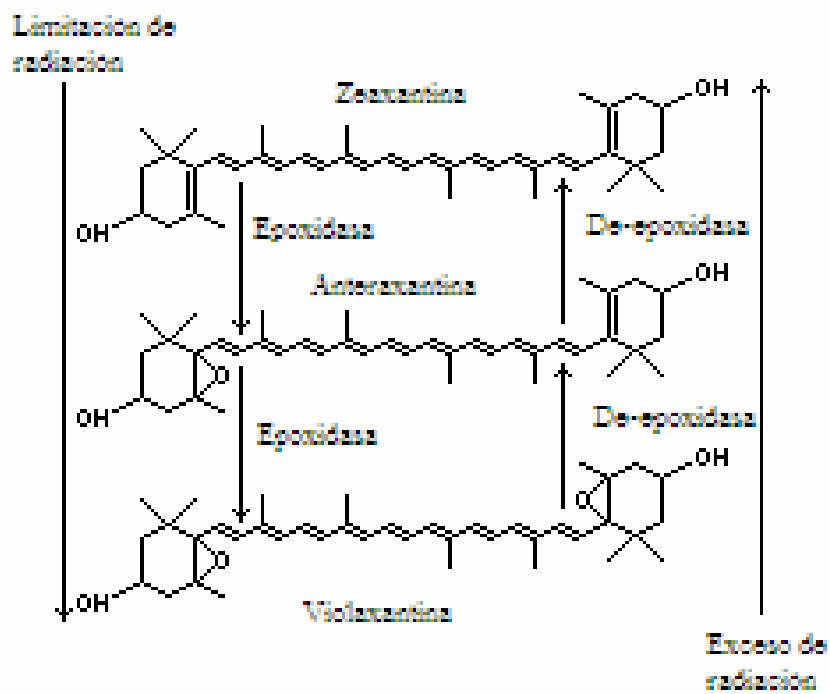


Figura 6. Ciclo de las xantofilas. Blankenship (2002).

Se han visto los cambios de las xantofilas en *Nerium oleander* bajo estrés hídrico. La violaxantina disminuye y la zeaxantina aumenta al incrementar el estrés hídrico del agua. La zeaxantina aumenta a expensas de la violaxantina y de la disminución del beta-caroteno. Al aumentar la zeaxantina se tiene mayor disipación de la radiación (Demmig *et al.*, 1988). No se tienen reportes de cambios de la violaxantina y zeaxantina al variar el contenido de agua en el suelo en *Paulownia*.

Clorofilas y Carotenos

Cambio de las Clorofilas y β -Caroteno con el Estrés Hídrico

Las clorofilas son compuestos químicos de color verde con el grupo químico tetrapirrol. La clorofila a esta formada por cuatro anillos pirrol donde los átomos centrales de nitrógeno están unidos a un átomo de magnesio. Los carotenos son compuestos químicos que tienen el grupo químico tetraterpenoide (Hendry, 1999).

La clorofila a y b, así como el β -caroteno disminuye en las hojas de los vegetales al disminuir la humedad en el suelo (Pic *et al.*, 2002 y Demmig *et al.*, 1988). Además, la síntesis de clorofila a disminuye al presentarse déficit hídrico (Virgin, 1965). No se tienen reportes de cambios de la clorofila a y b y de los carotenos en hojas de *Paulownia* al disminuir la humedad en el suelo.

Tricomas

Cambio de los Tricomas con el Estrés Hídrico

Los tricomas son apéndices epidérmicos los cuales le sirven a la planta como medio de defensa contra los insectos afectándolos en la alimentación, digestión, oviposición, fijación y locomoción (López, 1995), así como en la disminución en la absorción de la radiación solar disminuyendo la temperatura en las hojas, especialmente en el verano (Ehleringer *et al.*, 1976).

Se ha reportado aumento del número de tricomas al disminuir la humedad en el suelo (Goicoechea *et al.*, 2004). No se tienen reportes de cambios en el número de tricomas en las hojas de *Paulownia*.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar la tolerancia a estrés hídrico de tres especies de *Paulownia*, desarrolladas en condiciones de campo o invernadero evaluando las respuestas fisiológicas, bioquímicas y morfológicas.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Determinar la humedad en el suelo en que se desarrolla la *Paulownia*.

Evaluar la fisiología de *Paulownia elongata*, *Paulownia fortunei* y *Paulownia imperialis* bajo estrés hídrico en el campo e invernadero.

Evaluar la bioquímica de *Paulownia elongata*, *Paulownia fortunei* y *Paulownia imperialis* bajo estrés hídrico en el campo e invernadero.

Hacer observaciones mediante microscopía electrónica en hojas de *Paulownia elongata*, *Paulownia fortunei* y *Paulownia imperialis* bajo estrés hídrico en el campo e invernadero.

HIPÓTESIS

El aumento del estrés hídrico afecta el desarrollo de las plantas por lo que se espera la disminución de la sobrevivencia de *P. elongata*, *P. fortunei* y *P. imperialis* al presentarse cambios a nivel fisiológico, bioquímico y estructural.

MATERIALES Y MÉTODOS

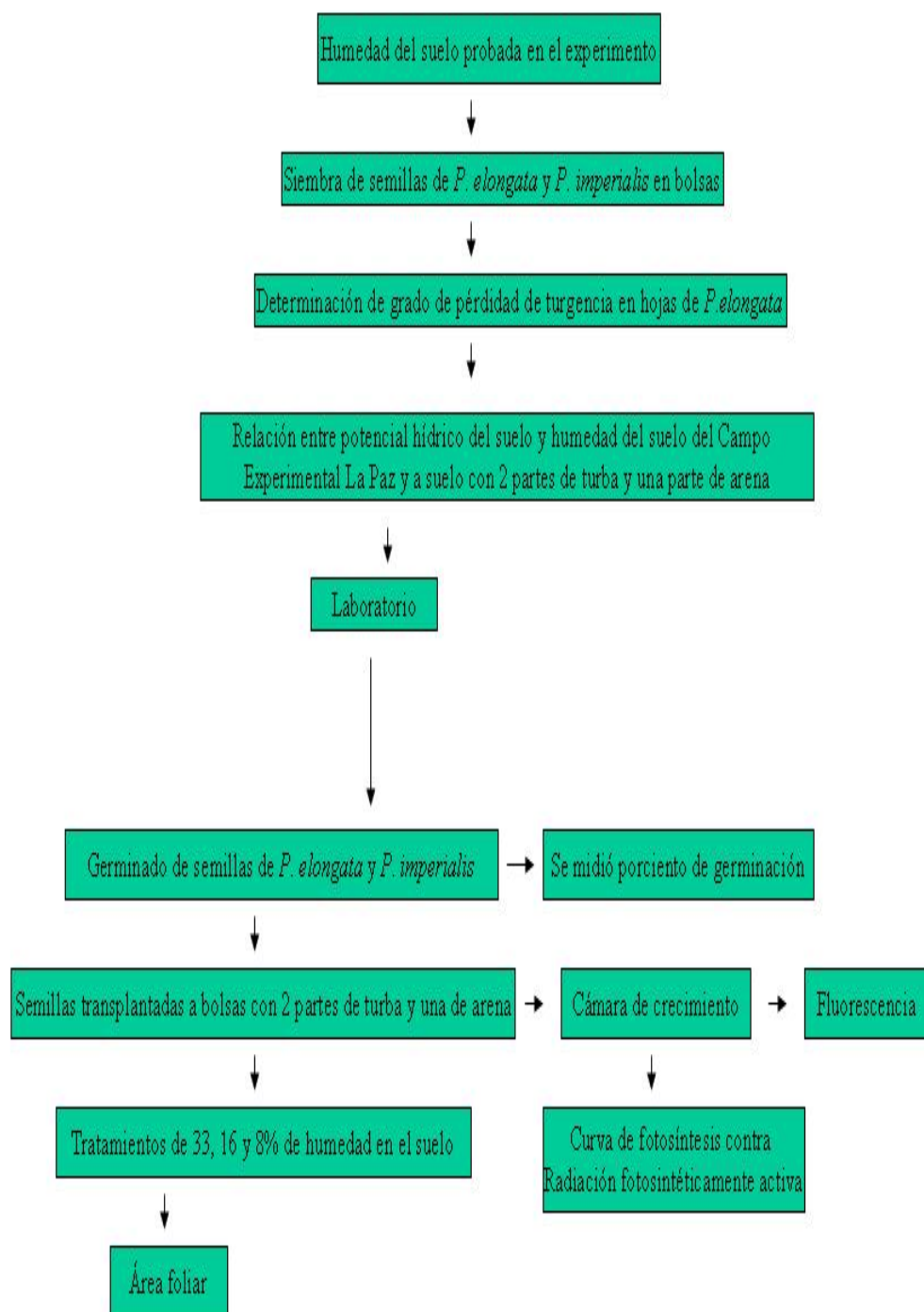
En la Figura 7 se observa el diagrama de flujo de la metodología empleada en términos generales.

La investigación se realizó en 4 etapas.

- 1) En la primera se determinó la humedad del suelo a emplear en el experimento y los análisis fisiológicos,
- 2) en la segunda se realizaron mediciones fisiológicas
- 3) en la tercera se hicieron análisis bioquímicos y en la
- 4) cuarta se realizaron observaciones en el microscopio electrónico de barrido de las 3 especies de *Paulownia*.

1) Humedad del suelo probada en el experimento

Se sembraron semillas de *Paulownia imperialis* y *Paulownia elongata* en bolsas con 2 partes de turba (peat moss) y una parte de arena. La arena se compró, la turba fué de la marca Pro-Mix, proviene del musgo *Sphagnum*. Se sembraron 10 semillas por bolsa, 10 bolsas de *P. imperialis* y 10 bolsas de *P. elongata*. Estas bolsas se encuentran en el sombreadero.



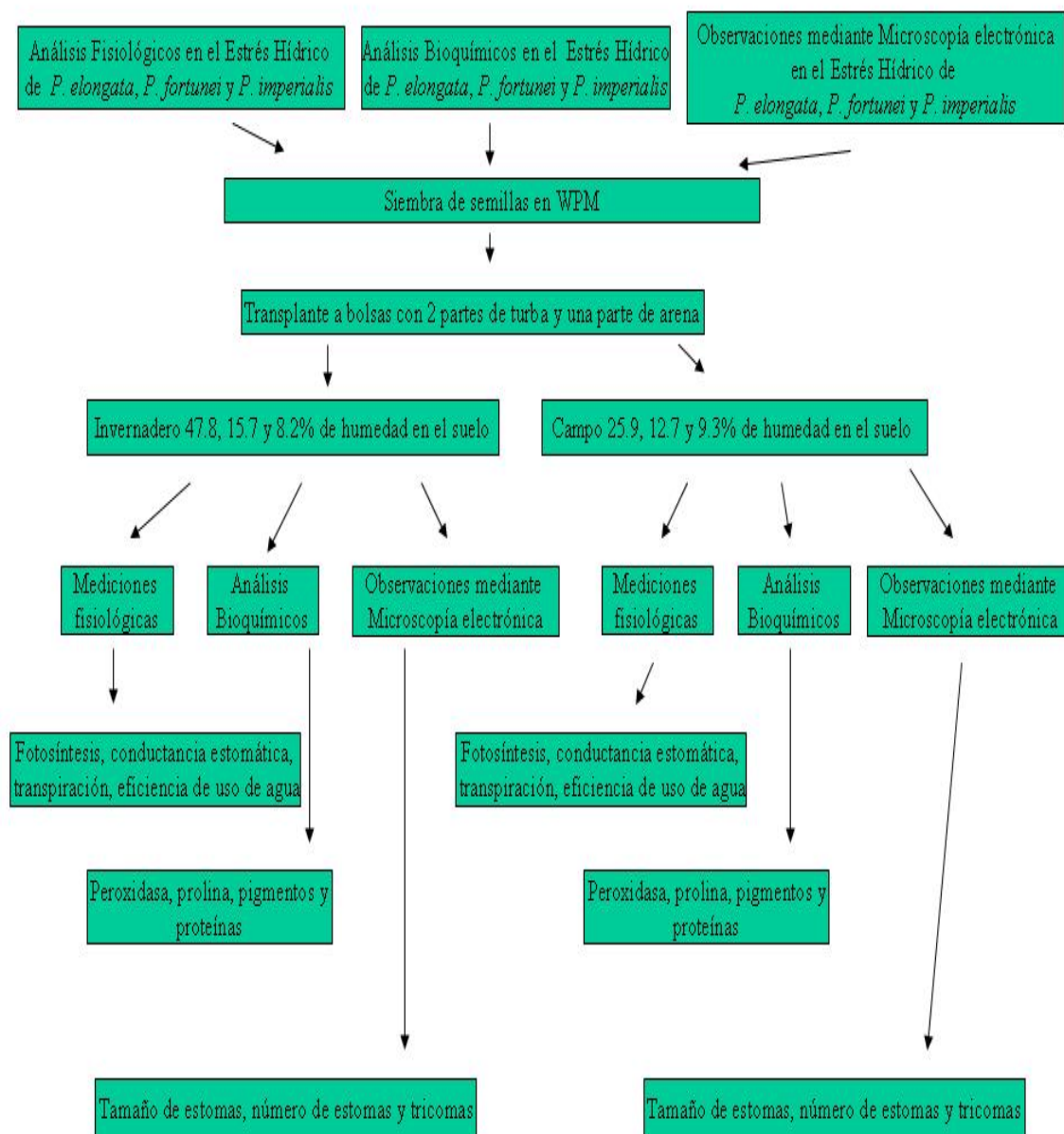


Figura 7. Digrama de flujo de la metodología empleada.

Se determinó el grado de pérdida de turgencia de 5 hojas de una planta de *Paulownia imperialis* en la cámara de presión (PMS Instrument Company). Estas se pusieron en frascos con agua en la noche y se taparon con bolsas de plástico. En la mañana se sacaron del agua y se eliminó el exceso de agua. A continuación se tomó una hoja y se pesó, luego se colocó en la cámara de presión, se tomó la presión en la que sale el líquido de la hoja. Se procedió a pesar la hoja. Lo anterior se hizo hasta que se tuvo la curva presión-volumen. Estas curvas se emplearon para determinar cuando el potencial de turgencia es cero, para conocer el potencial osmótico y para probar los tratamientos de estrés hídrico a las plantas.

1.1) Relación entre potencial hídrico del suelo y Humedad del Suelo del Campo Experimental del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (Unidad La Paz)

Se tomaron 3 bolsas con 3 lt de suelo del Campo Experimental del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste Unidad La Paz. El suelo fue mojado hasta capacidad de campo e introducido en el horno de convección por gravedad (DX 600 Yamato, Santa Clara, California). Después la humedad fue medida con el medidor de humedad HH2 (AT Delta Devices, Cambridge) y el potencial hídrico fue medido con el Potenciómetro de punto de rocío (WP4-T de Decagon Devices, Pullman WA).

2) Mediciones Fisiológicas en el Estrés Hídrico

Las determinaciones fisiológicas se realizaron en condiciones de laboratorio, en invernadero, en cámara de crecimiento y en el campo. Las determinaciones en el laboratorio y cámara de crecimiento se realizaron en el Departamento de Investigaciones

Científicas y Tecnológicas de la Universidad de Sonora. Las determinaciones en el invernadero y en el campo se realizaron en el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, Unidad La Paz (Figura 8).

2.1) Mediciones en el Laboratorio

Semillas de *Paulownia imperialis* y *Paulownia elongata* fueron germinadas en contenedores de plástico de 10 cm de ancho, 20 cm de largo y 4 cm de alto con papel húmedo. El porcentaje de germinación fue medido de los 5 a los 19 días. Las semillas que germinaron fueron transplantadas a bolsas de polietileno negro de 2 lt llenadas con dos partes de turba (peat moss) (Pro-Mix™, Premier Tech, Dorsal, Québec, Canada) y una parte de arena. El estrés hídrico fue inducido por el secado del suelo con 8, 16, o 33% de humedad en el suelo por volumen. La humedad del suelo mas alta fue usada como control porque este es el valor mas cercano a la capacidad de campo.

El área foliar específica fue determinada con el programa Color It (version 3.0.9, Power PC 1990-1996, Micro-Frontier) y NIH Image (version 1.62, National Institutes of Health, USA). Después de medir el área foliar, las hojas se secaron en el horno (Felisa, Zapopan, Jalisco) a 60°C por 24 horas, y se midió el peso seco con la balanza (Mettler AJ100, Columbus, Ohio).

La fotosíntesis y las características del intercambio de gases fueron medidas en plantas de 10 a 12 meses de edad con el sistema portátil de fotosíntesis (modelo LCA-4, ADC BioScientific Ltd., Hoddesdon Herts, UK). *Paulownia elongata* y *Paulownia imperialis* crecieron en tres condiciones de irrigación. La fotosíntesis y las características del



Figura 8. Mediciones fisiológicas en el estrés hídrico.

intercambio de gases fueron medidas cada semana durante tres semanas. La capacidad fotosintética fue obtenida colocando una sección de la hoja en una cámara de 6.5 cm² de el sistema de fotosíntesis medido a 27.7°C, la densidad de flujo de fotones de 1227 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ y 39.6% de humedad relativa. La fotorespiración fue medida bajo las mismas condiciones, y el aire fue filtrado a través de cal “soda lime” (hidróxido de sodio con hidróxido de calcio) para eliminar el CO₂ del aire (la concentración final del CO₂ fue 22 $\mu\text{mol mol}^{-1}$). La eficiencia del uso del agua fue obtenido de las dos especies al dividir la fotosíntesis instantánea por la transpiración instantánea bajo los diferentes tratamientos. Todas las mediciones fueron realizadas en cuatro hojas de cuatro plantas de *P. elongata* y de cuatro hojas de tres plantas de *P. imperialis*.

Los análisis estadísticos se llevaron a cabo mediante el ANOVA de una vía por medio del paquete estadístico NCSS (NCSS, 2000, Kaysville, Utah). Las comparaciones de medias fueron probadas al 5% de probabilidad, usando la prueba múltiple de Tukey.

2.2) Mediciones en la Cámara de Crecimiento

Se determinó la curva de fotosíntesis contra radiación fotosintéticamente activa en una hoja de tres plantas de *Paulownia elongata* que se encontraban a capacidad de campo. La fotosíntesis se determinó con el sistema de fotosíntesis (modelo LCA-4, ADC BioScientific Ltd., Hoddesdon Herts, UK). Se empleó una Cámara de Crecimiento (Convion, Manitota, Canada). Las condiciones fueron 25°C, 60% de humedad en el suelo, 12 horas de luz y 12 horas de obscuridad, 2 series de lámparas fluorescentes y 2 series de lámparas incandescentes. Las hojas se iluminaron con una lámpara incandescente y la intensidad luminosa se fue disminuyendo con una serie de mallas colocadas encima de la hoja. Al

último se tapó la hoja con papel aluminio. Lo anterior sirvió para determinar la respiración en la hoja de *Paulownia elongata*. Con los datos de la curva de fotosíntesis contra radiación fotosintéticamente activa se obtuvo la gráfica de fotosíntesis contra radiación fotosintéticamente activa (PAR) con valores de PAR de $100 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Se realizaron mediciones de fluorescencia con el equipo Handy PEA (Hansatech, Norfolk, England). Las mediciones de fluorescencia se llevaron a cabo en una hoja de tres plantas de *Paulownia elongata*, dos mediciones por hoja. Las plantas se encontraban a capacidad de campo.

2.3) Mediciones en el Invernadero

Se colocaron 9 plantas por especie de *Paulownia elongata*, *P. fortunei* y *P. imperialis* en el invernadero del Laboratorio de Biotecnología Vegetal del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, Unidad La Paz. Las plantas se desarrollaron en bolsas de 2 lt con 2 partes de turba (peat moss) y una parte de arena. La turba es de la marca Pro-Mix y proviene del musgo *Sphagnum*. Las plantas permanecieron con luz fluorescente continua, a temperatura de $23.4 \pm 2^\circ\text{C}$, $72.2 \pm 4.6\%$ de humedad relativa y la intensidad luminosa de $61.1 \pm 15.2 \mu\text{molm}^{-2}$. Las plantas se mantuvieron a capacidad de campo, 16 y 8% de humedad en el suelo. Se realizaron mediciones de temperatura de la hoja, humedad relativa, radiación, resistencia estomática y transpiración con el Porómetro Li-1600 de Licor (Lincoln, Nebraska). A capacidad de campo se realizó una medición por planta en tanto que a 16 y 8% de humedad en el suelo se realizaron 5 mediciones por planta. Se midió la humedad de la tierra de las bolsas con el medidor de humedad HH2 (AT Delta

Devices, Cambridge). Las mediciones con el porómetro y el medidor de humedad se realizaron de 8AM a 1 PM.

Se midió la altura de las plantas y se contó el número de hojas por planta. . Se tomaron muestra de hoja para determinar pigmentos, peroxidasa, prolina , observaciones mediante el microscopio electrónico de barrido; así como proteína soluble e insolubles.

La proteína total se determinó por el método de Bradford (1976), los pigmentos se determinaron por HPLC, la peroxidasa se determinó de acuerdo al método descrito por Bergmeyer (1974) y la prolina se determinó por el método de Bates *et al.*, (1973).

Se realizó el análisis de varianza empleando el paquete estadístico NCSS,2000, (Kaysville, Utah). Las comparaciones de las medias fueron probadas al 5% de probabilidad, usando la comparación múltiple de Tukey.

2.4) Mediciones en el Campo

Se realizaron mediciones de fotosíntesis, conductancia estomática, transpiración y temperatura de la hoja en hojas de *Paulownia elongata*, *P. fortunei* y *P. imperialis* con el equipo LI-6200 de Licor, (Lincoln, Nebraska), en plantas que están en el campo experimental del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste Unidad La Paz. Se realizaron mediciones a capacidad de campo ($25.9 \pm 1.4\%$), humedad intermedia ($12.7 \pm 1\%$) y humedad baja en el suelo ($9.3 \pm 1.8\%$). Estas se llevaron a cabo en tres plantas por 4 ocasiones durante el día. Se tomaron muestras de hojas para determinar proteína, clorofila, peroxidasa y observaciones mediante el microscopio electrónico de barrido.

3) Análisis Bioquímicos en el Estrés Hídrico

Tres muestras de hoja y una muestra de hoja de *P. elongata*, *P. fortunei* y *P. imperialis* fueron tomados del invernadero y del campo en los tres niveles de humedad en el suelo. Los niveles de humedad en el invernadero fueron ($47.8\% \pm 2.2$, $15.7\% \pm 0.8$ y $8.2\% \pm 0.6$) y en el campo ($25.9\% \pm 0.8$, $12.7\% \pm 0.8$ y $9.3\% \pm 1.7$). Las muestras fueron liofilizadas en el liofilizador Virtis, Gardiner, (New York).

La clorofila a, b, total, β -caroteno y violaxantina fueron determinadas de acuerdo a Vidussi *et al.*, (1996), se empleó el HPLC (Hewlett Packard, modelo 1100). Para la extracción de los pigmentos, se siguió el método descrito a continuación, 2 mg de hojas molidas y liofilizadas fueron pesadas y tratadas con acetona grado HPLC 100%. Las muestras se mantuvieron 24 h a -20°C , en obscuridad, se centrifugaron a 4000 rpm, 15 min a 5°C . El extracto fue filtrado a través de una membrana de fibra de vidrio de $0.45\ \mu\text{m}$ de poro. El líquido fue recuperado en un vial eppendorf y almacenado a -20°C en obscuridad. Posteriormente se extrajeron $20\ \mu\text{l}$ y se inyectaron en el equipo de Cromatografía Líquida de Alto Desempeño (HPLC). Para la separación de los pigmentos una fase móvil fue utilizada junto con dos soluciones, la solución A fue una mezcla de metanol:acetato de amonio 1 N en una proporción 70:30 v/v, y la solución B metanol grado HPLC 100%. La fase estacionaria fue una columna Hypersil C8, de 10 cm de longitud, 0.45 cm de diámetro y llenada con partículas de sílice de $5\ \mu\text{m}$. El detector empleado fue un arreglo de diodos con un rango de longitud de onda de 190-900 nm y capacidad para determinar 5 longitudes de onda fijas. Para la cuantificación, se elaboró una curva de calibración con concentraciones de 20, 40, 60, 80 y 100 ng/ml de cada uno de los estándares.

La prolina fue determinada de acuerdo al método de Bates *et al.*, (1973). Empleando 0.05 g de muestra molida con 5 ml de ácido sulfosalicílico acuoso (3% w/v) con un Polytron, Willems, (Ontario, Canada). El homogenado fue centrifugado en una microcentrífuga (Sanyo Hawk/05), a 1200 rpm, 10 min y 5°C. 2 ml del sobrenadante fue colocado en un tubo de ensayo. Al tubo de ensayo se le agregaron 2 ml de ácido sulfosalicílico 3% para el blanco. A cada tubo de ensayo se le añadió 2 ml de ácido acético glacial y 2 ml de ninhidrina ácida. Lo anterior fue mezclado con el Vortex (Modelo K-550 G Scientific Industries, Inc. Bohemia, N.Y). Las muestras en los tubos de ensayo fueron puestos en baño María por una hora. Se finalizó la reacción con hielo, hasta llegar a la temperatura ambiente. La muestra se extrajo con 4 ml de tolueno y se mezclaron por 20 s. El tolueno mas cromóforo fue extraído con pipetas Pasteur y se tomó la lectura a 520 nm con el espectrofotómetro (Spectro Master Modelo 415 de Fisher Scientific, Pittsburg, P.A).

La peroxidasa fue determinada de acuerdo al método de Bergmeyer, (1974). 50 mg de hojas liofilizadas se añadieron a 5 ml de buffer de fosfato 0.1 M, pH 7. Se molió lo anterior con el polytron. Los tubos se colocaron en hielo. La mezcla se centrifugó con microcentrífuga (Sanyo Hawk/05) a 1200 rpm, 10 min y 5°C. En una celda se agregaron 3 ml de buffer de fosfato 0.1 M, pH 7, 0.05 ml de solución de guaiacol 20.1 mM, 0.1 de muestra, 0.03 ml de solución de peróxido de hidrógeno 12.3 mM. Se realizaron las lecturas a 436 nm con el Spectro Master (Modelo 415, Fisher Scientific, Pittsburg, PA). Cada 30 seg hasta 120 seg.

Las proteínas solubles, insolubles y totales fueron determinadas de acuerdo a Bradford (1976). La proteína soluble fue determinada como sigue: se pesaron 50 mg de hojas molidas liofilizadas, se añadieron 5 ml de buffer de fosfato, 50 mM, se molió con el

polytron. Los tubos se enfriaron en hielo. Se centrifugó con la microcentrífuga (Sanyo Hawk/05) a 1200 rpm, 10 min, 5°C. Las proteínas solubles fueron precipitadas con 1 ml de ácido tricloroacético 10%. Se centrifugó con la centrífuga Damon/IEC Division (Modelo IEC HN-S) a 3500 rpm, 10 min. Se decantó. Las proteínas precipitadas se disolvieron con 5 ml de NaOH 0.1 N. Se tomaron 100 µl de solución. Se añadieron 5 ml de reactivo de Bradford. Se agitaron con el agitador Vortex (Modelo K-550G Scientific Industries, Inc, Bohemia, N.Y). Se esperó 5 minutos y se leyó en el espectrofotómetro (Spectro Master Modelo 415 Fisher Scientific) a 595 nm. Se prepararon por separado los estándares con albúmina bovina. Las proteínas insolubles se calcularon por diferencia entre la proteína total y la soluble.

Los análisis estadísticos se llevaron a cabo mediante ANOVA de una vía usando el paquete estadístico NCSS (NCSS, 2000, Kaysville, Utah). La comparación de las medias fue probada con la probabilidad del 5%, empleando la comparación múltiple de Tukey.

4) Observaciones mediante Microscopía Electrónica en el Estrés Hídrico

Se colectaron muestras de hojas de *Paulownia elongata*, *Paulownia fortunei* y *Paulownia imperialis* que crecieron en el invernadero y en el campo en los tres niveles de humedad en el suelo. Se tomaron 2 muestras de la parte superior, media y baja de la hoja. Las muestras fueron analizadas de acuerdo a Hayat, (1972).

Las muestras fueron colocadas en un vial en receptáculo con hielo. El vial contenía 2.5% de glutaldehído con buffer cacodílico 0.1 M con pH 7.0-7.4. Los viales fueron puestos en el refrigerador. La fijación de las muestras fue por 12 horas. Después, el líquido

fue retirado del receptáculo. Las muestras fueron puestas en agua destilada por 30 minutos. Las muestras fueron puestas en etanol al 30% por 30 minutos, etanol al 50% por 30 minutos y etanol al 70% por 30 minutos 2 veces. Las muestras estuvieron en el refrigerador. Estas se pusieron en etanol al 96% de 30 a 50 minutos. Etanol 100% por 30-50 minutos. Isoamilacetato por 30-50 minutos. Las muestras fueron tratadas con el Secador de punto crítico. Estas fueron puestas en un contenedor específico para la Microscopía Electrónica de Barrido (SEM). Cubierto con platino con el rociador de iones. Las muestras fueron analizadas con el Microscopio Electrónico de Barrido Hitachi S-3000N (Schaumburg, Illinois). Se determinó el número de estomas, área estomática y número de tricomas en el haz y el envés.

El ANOVA de una vía de los datos fue desarrollado usando el paquete estadístico NCSS (NCSS, 2000, Kaysville, Utah). La comparación de las medias fue probada con la probabilidad del 5%, empleando la comparación múltiple de Tukey.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Humedad del suelo probada

Al analizar las curvas presión volumen de *P. imperialis*, el potencial de turgencia igual a cero o el punto donde se tendrá marchitez permanente es $-0.1(1/\text{bar})$.

Lo que da -1 Mpa. Entonces donde se tendrá marchitez permanente es a -1 Mpa. En términos generales las plantas tienen marchitez permanente a -1.5 Mpa (Larcher, 1995).

Empleando la ecuación logarítmica $y = 0.5475 \ln x - 2.0169$. Si $y = -1$ entonces $x = 6.4$.

Por lo que se tiene que la marchitez permanente se presentaría cuando se tenga 6.4% de humedad en el suelo.

Como el potencial de turgencia fue de -1 Mpa, se propuso emplear -0.1 , -0.5 y -0.9 Mpa.

Empleando la ecuación logarítmica,

Si $y = -0.1$ $x = 33.15$

Si $y = -0.5$ $x = 15.97$

Si $y = -0.9$ $x = 7.69$

Por lo que se propuso emplear 33%, 16% y 8% de humedad en el suelo.

En la Figura 9 se muestra la curva de potencial hídrico contra por ciento de humedad en el suelo (2 partes de turba y una parte de arena). La ecuación logarítmica es $y = 0.5475 \ln x - 2.0169$.

En la Figura 10 se puede observar la gráfica del potencial hídrico del suelo contra la humedad en el suelo del campo experimental del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, Unidad La Paz.

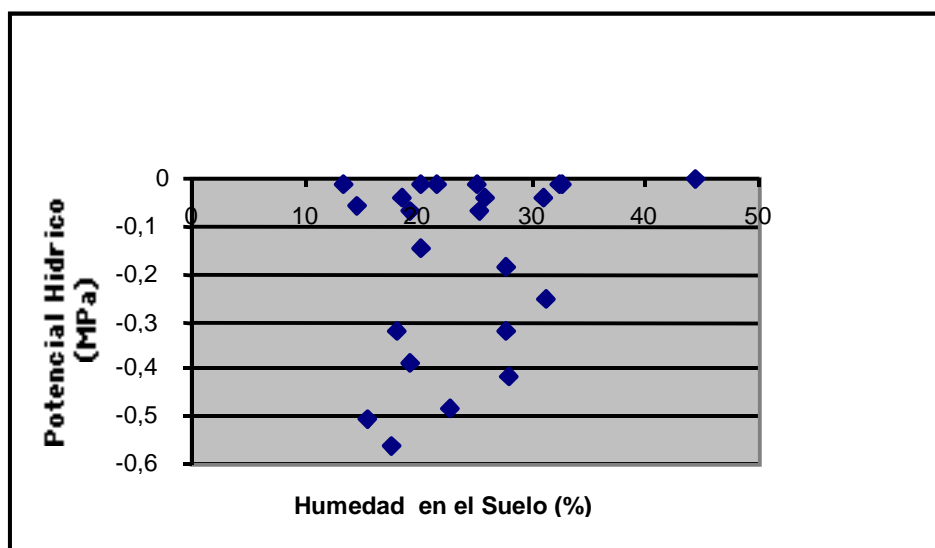


Figura 9. Curva de Potencial Hídrico contra porcentaje de humedad en el suelo. 2 partes de turba (peat moss) y una parte de arena.

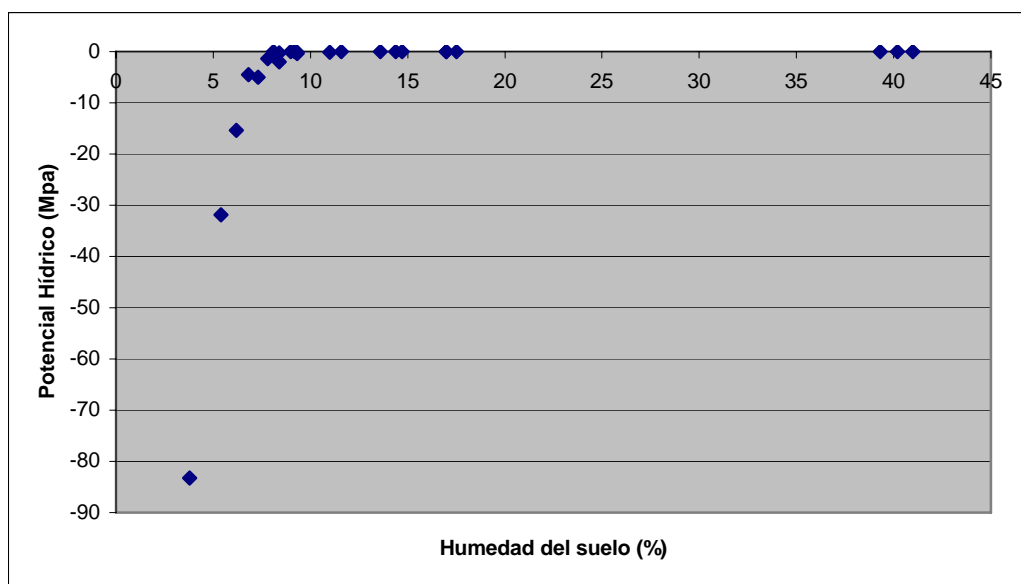


Figura 10. Potencial hídrico contra humedad del suelo del campo experimental del CIBNOR Unidad La Paz.

Análisis Fisiológicos

Mediciones en el Laboratorio

El mayor porcentaje de germinación fue en *P. imperialis* comparado con *P. elongata*. La germinación de *P. imperialis* fue mayor a los 12 días, en *P. elongata* fue a los 19 días (Tabla 1). *P. elongata* presentó baja germinación, lo cual fue causado por la baja viabilidad de las semillas. Trabajos de otros autores muestran resultados similares a los obtenidos en este trabajo en *P. imperialis* y *P. elongata* (Alcaraz-Meléndez *et al.*, 2004).

En la Tabla 2 se observa que el área foliar en *P. elongata* y *P. imperialis* no hubo diferencias significativas al disminuir el agua del suelo. Los resultados obtenidos son diferentes a los reportados en la mayoría de las especies, donde el área foliar específica disminuye al aumentar el estrés hídrico. Debido a que las observaciones fueron en un lapso de tiempo corto donde no se renovaron las hojas. Roden y Ball (1996) encontraron menor área foliar específica en *Eucalyptus macrorhyncha* y *Eucalyptus rossii* al disminuir el contenido de humedad en el suelo, en un período de tiempo de 3 semanas.

La capacidad fotosintética, medida a condiciones de saturación de la luz, en *P. imperialis* ($10.78 \pm 1.29 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$) fue ligeramente mas alto que en *P. elongata*. En la fotosíntesis en *P. imperialis* no hay diferencia estadística de la humedad media y alta del suelo, pero disminuye al 50% bajo las condiciones de menos humedad en el suelo (Tabla 2). En *P. elongata* la capacidad fotosintética disminuyó con la disminución de la humedad en el suelo. En cuanto a los resultados obtenidos en la cuantificación de fotosíntesis, se podría considerar que el rápido crecimiento de las especies de *Paulownia* podría estar relacionado

Tabla 1
Porcentaje de germinación de *Paulownia imperialis* y *Paulownia elongata* durante 19 días.

Día	Germinación acumulada (%)						
	5	6	7	8	9	12	19
<i>Paulownia imperialis</i>	66.6	76.6	69.9	73.3	79.9	83.3	83.3
<i>Paulownia elongata</i>	10.0	13.3	10.0	10.0	10.0	13.3	16.7

Tabla 2

Resultados de área foliar específica, fotosíntesis, transpiración, conductancia estomática y fotorespiración de *Paulownia elongata* y *Paulownia imperialis* bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo. Los valores son la media \pm S.D. Diferentes letras presentan diferencias significativas entre tratamientos de la misma especie. Los asteriscos representan diferencias significativas entre especies.

Especies	Humedad del suelo %	Area foliar específica cm^2g^{-1}	Fotosíntesis $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$	Transpiración $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$	Conductancia estomática $\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$	Fotorespiración $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$
<i>Paulownia elongata</i>	24.89 \pm 1.66	392.15 \pm 98.98a	9.33 \pm 1.43a	2.78 \pm 0.28	0.16 \pm 0.03a	0.74 \pm 0.19a
<i>Paulownia elongata</i>	12.88 \pm 3.24	457.49 \pm 141.35a	5.34 \pm 0.34b	1.51 \pm 0.09	0.04 \pm 0.02a	1.93 \pm 2.35a
<i>Paulownia elongata</i>	5.87 \pm 1.53	319.33 \pm 47.02a	3.23 \pm 1.19b	0.78 \pm 0.07	0.01 \pm 0 b	0.26 \pm 0.08a
<i>Paulownia imperialis</i>	26.94 \pm 5.04	267.60 \pm 74.7a	10.78 \pm 1.29a	2.38 \pm 0.39	0.09 \pm 0.04a	0.49 \pm 0.13a
<i>Paulownia imperialis</i>	17.87 \pm 8.50	295.94 \pm 82.93a	10.85 \pm 1.16a	1.99 \pm 0.47	0.08 \pm 0.05a	0.40 \pm 0.14a
<i>Paulownia imperialis</i>	9.5 \pm 5.79	344.67 \pm 32.76a	4.17 \pm 2.37b	0.77 \pm 0.46	0.01 \pm 0.01b	0.29 \pm 0.12a

Las letras muestran diferencias significativas entre tratamientos.

con la alta proporción de fotosíntesis, mayor asignación a hojas, o menor costos de energía en los tejidos en crecimiento. La capacidad fotosintética en ambas especies fue menor a la proporción de fotosíntesis esperada comparada con otros árboles deciduos y arbustos (Larcher, 1995). Lo opuesto a lo que se encontró en la cuantificación de fotosíntesis, lo que observó Yao (1990) fue mayor fotosíntesis en *Paulownia elongata* que *Paulownia imperialis*. Las mediciones del experimento fueron de plantas bajo condiciones ambientales controladas, mientras las mediciones de Yao fueron en árboles que crecieron en el campo. El mayor estrés hídrico bajo las condiciones experimentales puede explicar las diferencias. Gran disminución con el estrés hídrico del suelo fue también encontrada en otras especies deciduas (Cochard *et al.*, 2002; Wilson *et al.*, 2001). En la fotosíntesis al considerar los tratamientos de humedad en el suelo *P. elongata* fue diferente significativamente a *P. imperialis*.

La conductancia estomática fue variable en las dos especies en los diferentes tratamientos. No se presentaron diferencias significativas para el control y los tratamientos de humedad media. En los tratamientos de humedad baja en el suelo (alto estrés), la conductancia estomática disminuyó alrededor de 9 a 16 veces en ambas especies (Tabla 2). Diferencias en fotosíntesis fueron relacionadas a la conductancia estomática. Menor conductancia estomática al aumentar el estrés hídrico del suelo resultó en la disminución de la fotosíntesis y la transpiración (Tabla 2).

La transpiración en ambas especies fue similar con la disminución de la humedad en el suelo. A capacidad de campo, la transpiración en *P. elongata* fue más alta que en *P. imperialis*, pero no para los tratamientos de estrés medio, donde sucedió el patrón contrario. Sin embargo, en *P. imperialis* a estrés medio, la transpiración fue más variable. La

eficiencia del uso del agua fue mas alta en todos los tratamientos de *P. imperialis*. En ambas especies, los valores mas altos fueron encontrados en la humedad del suelo menor (8% de humedad en el suelo), sin embargo la eficiencia del uso del agua de *P. imperialis* se presentó en la humedad del suelo media (16%) (Figura 11).

Los datos obtenidos en el análisis de fotorespiración (Tabla 2) nos muestran que no hubo diferencias significativas en todos los tratamientos probados en ambas especies.

Análisis en la Cámara de Crecimiento

En la Tabla 3 se puede observar los resultados que se obtuvieron en las mediciones de fluorescencia en *Paulownia elongata*. Se puede observar el valor de Φ_{PSII} en *Paulownia elongata*. Lo cual nos indica que la radiación que se emplea en el fotosistema II es pequeña. El 0.55% de la radiación que llega a las hojas se emplea en el fotosistema II. El 99.45% de la radiación que llega a la hoja se envía de nuevo al ambiente en forma de calor. El valor de F_v/F_m esta dentro de los valores normales.

En la Figura 12 se muestran los resultados obtenidos en la curva de fotosíntesis contra radiación fotosintéticamente activa en *Paulownia elongata*. En aproximadamente $100 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ se tiene el punto de inflexión donde se observa la disminución en la fotosíntesis debido a la limitación en la carboxilación.

En la Figura 13 se puede observar la Fotosíntesis contra radiación fotosintéticamente activa en *Paulownia elongata* hasta $100 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$. La respiración en *P. elongata* fue de $-0.45 \pm 0.21 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$. Se puede observar que el punto de compensación de la luz en *P. elongata* se encuentra en aproximadamente $58 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$.

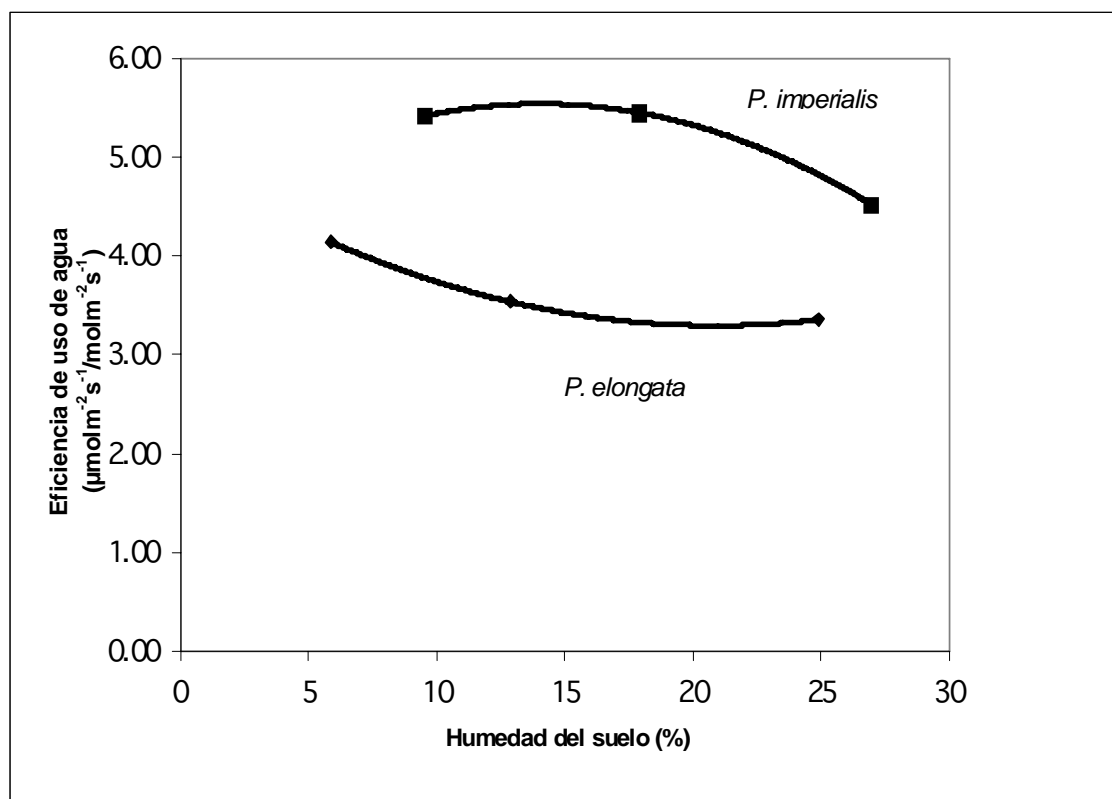


Fig. 11. Eficiencia del uso del agua en *Paulownia imperialis* y *Paulownia elongata* que crecieron a diferentes condiciones de humedad en el suelo.

Tabla 3
Lecturas de fluorescencia en *Paulownia elongata*.

Especie	Φ PSII	NPQ	Fv/Fm
<i>Paulownia elongata</i>	0.0253 ± 0.0233	4.5934 ± 2.0346	0.817 ± 0.0113

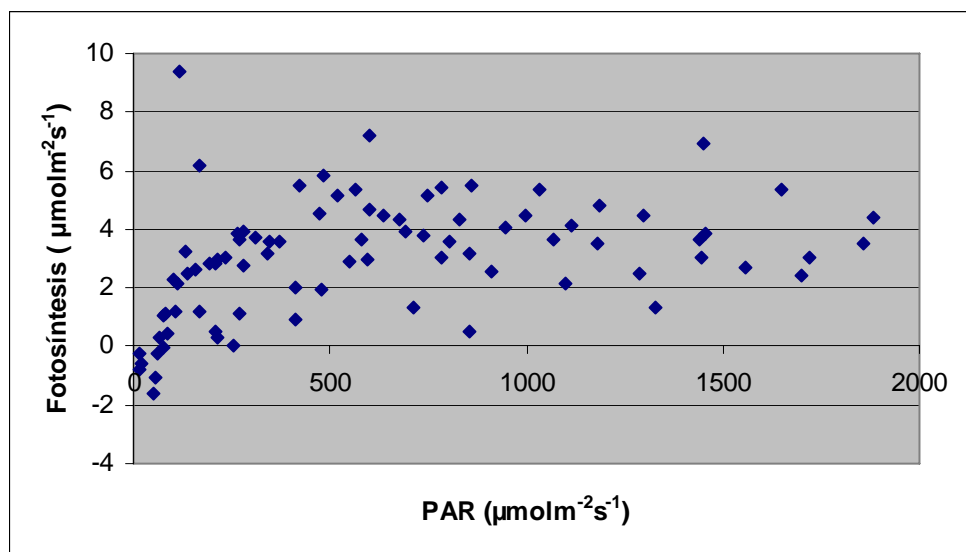


Figura 12. Curva de fotosíntesis contra radiación fotosintéticamente activa (PAR) en *Paulownia elongata* en escala hasta 2000 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$.

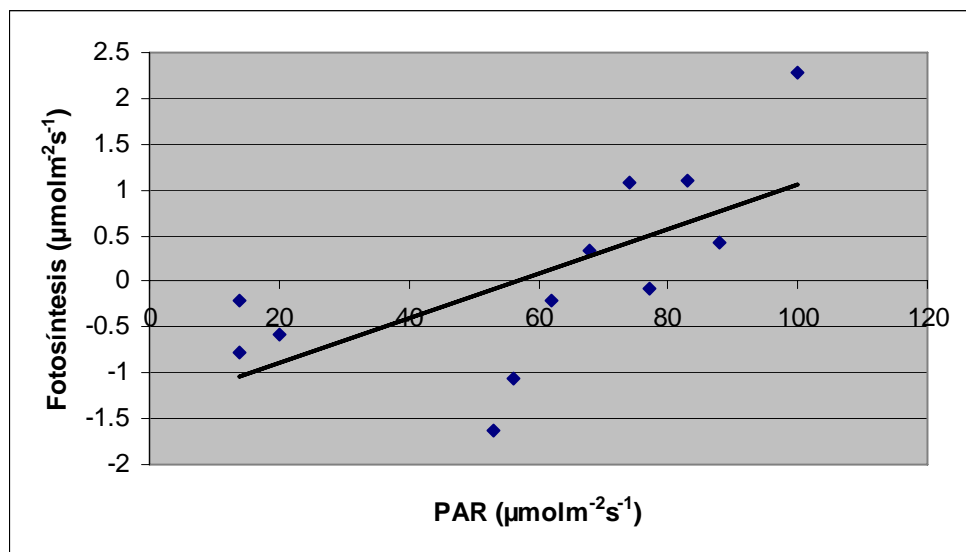


Figura 13. Fotosíntesis contra radiación fotosintéticamente activa (PAR) en *Paulownia elongata* hasta 100 µmolm⁻²s⁻¹.

Mediciones en el Invernadero

En la Tabla 4 se pueden observar los resultados de conductancia estomática, transpiración y temperatura de las hojas de *Paulownia elongata*, *Paulownia fortunei* y *Paulownia imperialis* bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo en el invernadero. En las tres especies la conductancia estomática, transpiración y temperatura de las hojas mostraron diferencias significativas al someterse a diferente humedad en el suelo. Observándose disminución en los parámetros mencionados.

A capacidad de campo la fotosíntesis en *Paulownia fortunei* fue mayor que en *Paulownia elongata* y *Paulownia imperialis*. En esta última especie se tuvieron lecturas negativas. La transpiración fue mayor en *Paulownia fortunei* que en *Paulownia elongata* y *Paulownia imperialis*. La eficiencia del uso del agua fue mayor en *Paulownia elongata* seguido de *Paulownia fortunei* y por último *Paulownia imperialis*.

En la Tabla 5 se pueden observar los resultados obtenidos de altura y número de hojas en *Paulownia elongata*, *Paulownia fortunei* y *Paulownia imperialis* bajo diferentes condiciones de humedad del suelo en el invernadero. Al disminuir la humedad en el suelo no disminuyó la altura ni el número de hojas en *P. imperialis* y *P. elongata*. La altura en *P. elongata* fue diferente significativamente a la altura en *P. fortunei* y *P. imperialis*. El número de hojas en *P. elongata* y *P. fortunei* fue diferente significativamente a el número de hojas en *P. imperialis*.

En la Tabla 6 se pueden observar los resultados de fotosíntesis, transpiración y eficiencia de uso de agua en *P. elongata*, *P. fortunei* y *P. imperialis* a capacidad de campo. *P. fortunei* presentó mayor actividad fotosintética a capacidad de campo ($3.09 \mu\text{molCO}_2\text{mol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$) que *P. imperialis* ($-1.24 \mu\text{molCO}_2\text{mol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$) y *P. elongata* ($2.15 \mu\text{molCO}_2\text{mol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$). Esto

Tabla 4

Resultados de conductancia estomática, transpiración y temperatura de la hoja en *Paulownia elongata*, *Paulownia fortunei* y *Paulownia imperialis* bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo en el invernadero. Temperatura ambiental $23.4 \pm 2^\circ\text{C}$. Valores son la media \pm S.D.

Especies	Humedad del suelo %	Conductancia estomática $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Transpiración $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Temperatura de la hoja $^\circ\text{C}$
<i>Paulownia elongata</i>	47.8 ± 2.5	$5.2 \pm 1.73\text{a}$	$0.03 \pm 0.006\text{a}$	$24.90 \pm 0.64\text{a}$
<i>Paulownia elongata</i>	15.5 ± 0.9	$2.68 \pm 1.06\text{b}$	$0.02 \pm 0.004\text{b}$	$23.68 \pm 0.68\text{b}$
<i>Paulownia elongata</i>	8.4 ± 0.7	$1.93 \pm 0.95\text{b}$	$0.02 \pm 0.003\text{b}$	$24.12 \pm 1.11\text{ab}$
<i>Paulownia fortunei</i>	47.5 ± 2.4	$4.56 \pm 1.85\text{ab}$	$0.03 \pm 0.003\text{a}$	$25.43 \pm 0.32\text{a}$
<i>Paulownia fortunei</i>	15.9 ± 0.6	$5.15 \pm 2.38\text{a}$	$0.03 \pm 0.005\text{a}$	$24.25 \pm 0.52\text{b}$
<i>Paulownia fortunei</i>	7.8 ± 0.5	$2.71 \pm 1.26\text{b}$	$0.02 \pm 0.003\text{b}$	$24.19 \pm 1.17\text{b}$
<i>Paulownia imperialis</i>	48.1 ± 1.8	$3.62 \pm 1.14\text{ab}$	$0.03 \pm 0.003\text{a}$	$26.1 \pm 0.58\text{a}$
<i>Paulownia imperialis</i>	15.6 ± 0.9	$6 \pm 3.41\text{a}$	$0.03 \pm 0.005\text{a}$	$24.98 \pm 1.35\text{ab}$
<i>Paulownia imperialis</i>	8.3 ± 0.5	$2.51 \pm 1.01\text{b}$	$0.02 \pm 0.004\text{b}$	$23.70 \pm 1.51\text{b}$

Las letras muestran diferencias significativas entre tratamientos.

Tabla 5

Altura y número de hojas en *Paulownia elongata*, *Paulownia fortunei* y *Paulownia imperialis* bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo en el invernadero. Valores son la media \pm S.D.

Especies	Humedad del suelo	Altura	Número de hojas
	%	Cm	
<i>Paulownia elongata</i>	47.8 \pm 2.5	9.44 \pm 3.41a	12.78 \pm 4.97a
<i>Paulownia elongata</i>	15.5 \pm 0.9	9.3 \pm 3.18a	9.67 \pm 6.54a
<i>Paulownia elongata</i>	8.4 \pm 0.7	9.41 \pm 3.13a	9.56 \pm 6.84a
<i>Paulownia fortunei</i>	47.5 \pm 2.4	11.97 \pm 2.81a	11.56 \pm 3.47a
<i>Paulownia fortunei</i>	15.9 \pm 0.6	12.73 \pm 2.79a	9.44 \pm 2.01ab
<i>Paulownia fortunei</i>	7.8 \pm 0.5	12.46 \pm 2.83a	7.44 \pm 1.94b
<i>Paulownia imperialis</i>	48.1 \pm 1.8	12.57 \pm 2.87a	15.56 \pm 4.07a
<i>Paulownia imperialis</i>	15.6 \pm 0.9	13.57 \pm 2.44a	14.67 \pm 5.81a
<i>Paulownia imperialis</i>	8.3 \pm 0.5	13.21 \pm 2.60a	13.44 \pm 6.69a

Las letras muestran diferencias significativas entre tratamientos.

Tabla 6

Fotosíntesis, transpiración y eficiencia de uso de agua en *Paulownia elongata*, *Paulownia fortunei* y *Paulownia imperialis* a capacidad de campo en el invernadero. Valores son la media \pm S.D.

Especie	Fotosíntesis $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$	Transpiración $\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$	Eficiencia de uso del agua $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$
<i>Paulownia elongata</i>	$2.15 \pm 1.20\text{a}$	0.02 ± 0.011	107.5
<i>Paulownia fortunei</i>	$3.09 \pm 0.79\text{a}$	0.03 ± 0.006	103
<i>Paulownia imperialis</i>	$-1.24 \pm 1.06\text{b}$	0.02 ± 0.009	-62

Las letras muestran diferencias significativas

significa que *P. fortunei* es una especie que esta adaptada a vivir en ambientes con menor radiación que *P. imperialis* y *P. elongata*.

No hay diferencia significativa en los valores de transpiración. La eficiencia de uso de agua fue negativo en *P. imperialis*, en tanto que en *P. elongata* y *P. fortunei* no hubo diferencias significativas. El valor negativo en la eficiencia de uso de agua en *P. imperialis* fue por que el valor de fotosíntesis fue negativo, esto significa que se tenían valores mayores de respiración que de fotosíntesis.

Mediciones en el Campo

En la Tabla 7 se muestran los resultados del potencial hídrico, fotosíntesis y radiación a diferentes horas del día en las especies de *Paulownia* que crecen en el campo bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo.

La fotosíntesis fue menor estadísticamente en *P. fortunei*. Se encontraron diferencias significativas entre la humedad del suelo alta y baja en *P. elongata* y *P. fortunei*. La fotosíntesis se relacionó con el horario de medición. En *P. elongata* a 13.6% de humedad del suelo se encontraron diferencias significativas en la actividad fotosintética entre los horarios correspondientes a 7-9 hrs., 10-12 hrs. y entre 15-17 hrs. y 18-20 hrs.. La fotosíntesis en la mañana fue mayor. En *P. fortunei* con la humedad del suelo de 7.4% se encontraron diferencias significativas entre las mediadas de 7-9 hrs. y el resto de las medidas. En *P. imperialis* la humedad en el suelo de 26.8 y 12.5% se encontraron diferencias significativas en la actividad fotosintética entre las medidas de 7-9 hrs. y las otras tres medidas (Tabla 7). La radiación fue mayor en el horario del medio día y la tarde (Tabla 7).

Tabla 7

Potencial hídrico, fotosíntesis y radiación en *Paulownia elongata*, *Paulownia fortunei* y *Paulownia imperialis* bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo en el campo medido a diferentes horas del día. Los valores son el promedio \pm S.D.

Especies	Humedad del suelo	Potencial Hídrico	Horas del día	Fotosíntesis	Radiación
	%	MPa		$\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$	$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$
<i>Paulownia elongata</i>	25.6 \pm 1.6	0	7-9	5.54 \pm 2.87a	1309.59 \pm 81.98ab
			10-12	4.31 \pm 1.04a	1800.67 \pm 241.33a
			15-17	2.54 \pm 1.22a	1833.67 \pm 113.68a
			18-20	2.18 \pm 2.04a	807.27 \pm 457.30b
<i>Paulownia elongata</i>	13.6 \pm 0.7	0	7-9	8.20 \pm 3.25a	1195.06 \pm 211.02b
			10-12	2.49 \pm 1.88a	1848.75 \pm 246.73a
			15-17	0.66 \pm 0.54b	1669.96 \pm 131.19a
			18-20	0.51 \pm 0.11b	1004.40 \pm 370.52b
<i>Paulownia elongata</i>	10.3 \pm 1.3	-0.87	7-9	2.20 \pm 1.71a	1039.41 \pm 245.30ab
			10-12	-0.14 \pm 0.65a	1860 \pm 93.42a
			15-17	-0.20 \pm 0.07a	1639.25 \pm 62.37a
			18-20	0.17 \pm 0.25a	941.04 \pm 453.77b
<i>Paulownia fortunei</i>	25.2 \pm 0.8	0	7-9	0.25 \pm 0.14a	1721.96 \pm 83.19a
			10-12	-0.51 \pm 0.47a	1909 \pm 104.39a
			15-17	-0.23 \pm 0.23a	1745.29 \pm 283.36a
			18-20	-0.59 \pm 0.13a	59.76 \pm 27.68b
<i>Paulownia fortunei</i>	12.1 \pm 1.2	0	7-9	0.60 \pm 1.75a	1626.96 \pm 159.22a
			10-12	1.62 \pm 0.73a	1810.92 \pm 161.38a
			15-17	1.83 \pm 2.68a	1576.32 \pm 201.90a
			18-20	-0.26 \pm 0.54a	375.33 \pm 333.29b
<i>Paulownia fortunei</i>	7.4 \pm 0.8	-3.31	7-9	3.26 \pm 1.50a	1496.08 \pm 179.83b
			10-12	0.07 \pm 0.05b	1910.37 \pm 48.39a
			15-17	0.42 \pm 0.08b	1399.50 \pm 80.51b
			18-20	-0.31 \pm 0.30b	312.31 \pm 242.71c
<i>Paulownia imperialis</i>	26.8 \pm 1.5	0	7-9	7.02 \pm 0.84a	1066.08 \pm 114.46c
			10-12	3.60 \pm 0.58b	1893.67 \pm 99.87a
			15-17	3.28 \pm 0.44b	1774.63 \pm 66.80a
			18-20	2.23 \pm 0.15b	1384.56 \pm 118.49b
<i>Paulownia imperialis</i>	12.5 \pm 0.6	0	7-9	8.86 \pm 3.28a	766.87 \pm 163.38c
			10-12	1.61 \pm 0.08b	1868.46 \pm 133.74a
			15-17	1.71 \pm 1.13b	1650.04 \pm 289.24a
			18-20	0.44 \pm 0.04b	1237.02 \pm 160.94b
<i>Paulownia imperialis</i>	10.2 \pm 1.5	-0.86	7-9	3.34 \pm 1.23a	179.86 \pm 45.81d
			10-12	2.22 \pm 1.61a	1866.79 \pm 125.60a
			15-17	1.23 \pm 1.04a	1663.46 \pm 87.77b
			18-20	1.03 \pm 0.75a	1379.38 \pm 100.10c

Las letras significan diferencias entre el tiempo de medida de cada especie.

El rápido crecimiento de las especies de *Paulownia* podría estar relacionado a alta actividad fotosintética, gran traslocación a las hojas, o bajos costos de construcción de los tejidos en crecimiento. Nuestro estudio se enfoca en las características fotosintéticas y su fisiología en el intercambio de gases bajo la disminución de la humedad en el suelo. La capacidad fotosintética en *P. elongata* y *P. imperialis* fue menor a la fotosíntesis para otros árboles de hoja caduca y arbustos (Larcher, 1995). Yao (1990), encontró mayor fotosíntesis en *P. elongata* que *P. imperialis*, en condiciones de capacidad de campo por lo que se podría explicar que obtuvimos resultados opuestos a los reportados por Yao (1990). Las mediciones de Yao se realizaron en el campo. En el presente trabajo se indujo el estrés hídrico se observó la disminución en transpiración, conductancia estomática y fotosíntesis al presentarse estrés hídrico en el suelo, también se reporta disminución en estos parámetros en otras especies de hoja caduca (Cochard *et al.*, 2002; Wilson *et al.*, 2001).

En las tres especies estudiadas, la conductancia estomática disminuyó en general de 10-12 hrs. y de 15-17 hrs.. En *Paulownia fortunei* se encontraron diferencias significativas en la conductancia estomática entre los tratamientos de 25.2 y 7.4% de la humedad en el suelo (Tabla 8). Las diferencias en fotosíntesis fueron relacionadas con la conductancia estomática. Baja la conductancia estomática al aumentar el estrés hídrico, así como la disminución de la fotosíntesis y la transpiración (Tabla 7 y 8). *P. imperialis* y *P. elongata* conservan las hojas, en tanto que *P. fortunei* tira las hojas y las nuevas hojas que produce presentan valores mayores de conductancia estomática y transpiración (360 a $840 \text{ mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$ y 30 a $50 \text{ mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$) que *P. imperialis* (180 a $540 \text{ mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$ y 10 a $20 \text{ mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$) y *Paulownia elongata* (150 a $410 \text{ mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$ y 10 a $20 \text{ mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$).

Tabla 8

Resultados de conductancia estomática, transpiración, temperatura de la hoja y temperatura de *Paulownia elongata*, *Paulownia fortunei* y *Paulownia imperialis* bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo en el campo. Los valores son el promedio \pm S.D.

Especies	Humedad del suelo %	Tiempo	Conductancia estomática $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Transpiración $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Temperatura de la hoja $^{\circ}\text{C}$	Temperatura $^{\circ}\text{C}$
<i>Paulownia elongata</i>	25.6 \pm 1.6	7-9	390 \pm 80a	12 \pm 2a	34.8 \pm 1.4c	33.43 \pm 0.92c
		10-12	220 \pm 80b	17.85 \pm 5a	48.37 \pm 0.66a	46.83 \pm 0.56a
		15-17	210 \pm 70b	18.40 \pm 4a	49.32 \pm 1.37a	46.59 \pm 0.66a
		18-20	260 \pm 80ab	13.20 \pm 2a	41.06 \pm 2.53b	39.90 \pm 1.37b
<i>Paulownia elongata</i>	13.6 \pm 0.7	7-9	410 \pm 100a	11.57 \pm 3a	34.38 \pm 1.6c	32.66 \pm 1.34c
		10-12	150 \pm 10b	13.50 \pm 2a	48.61 \pm 0.56a	46.37 \pm 0.77a
		15-17	160 \pm 10b	12.93 \pm 1a	47.02 \pm 0.97a	45.28 \pm 0.87a
		18-20	200 \pm 30b	12.23 \pm 1a	42.67 \pm 1.55b	41.32 \pm 1.24b
<i>Paulownia elongata</i>	10.3 \pm 1.3	7-9	300 \pm 110a	10.95 \pm 4b	34.45 \pm 2.03c	32.59 \pm 1.89c
		10-12	220 \pm 50a	19.18 \pm 2a	48.76 \pm 2.74a	45.31 \pm 1.46a
		15-17	230 \pm 50a	19.23 \pm 5a	48.05 \pm 0.78a	44.23 \pm 0.59a
		18-20	180 \pm 40a	11.20 \pm 2b	42.12 \pm 3.35b	40.01 \pm 2.03b
<i>Paulownia Fortunei</i>	25.2 \pm 0.8	7-9	450 \pm 110a	23.95 \pm 4a	41.7 \pm 1.6b	39.35 \pm 0.76b
		10-12	420 \pm 100a	37.13 \pm 5a	49.46 \pm 3.25a	47.12 \pm 0.76a
		15-17	400 \pm 50a	37.00 \pm 9a	49.60 \pm 2.51a	46.93 \pm 1.09a
		18-20	690 \pm 360a	26.25 \pm 15a	36.13 \pm 1.63c	36.87 \pm 1.27c
<i>Paulownia fortunei</i>	12.1 \pm 1.2	7-9	650 \pm 130a	30.7 \pm 4a	40.75 \pm 1.32b	38.83 \pm 0.90b
		10-12	360 \pm 130a	31.90 \pm 12a	48.89 \pm 0.49a	47.32 \pm 0.31a
		15-17	550 \pm 140a	40.40 \pm 10a	47.15 \pm 0.51a	45.85 \pm 0.77a
		18-20	650 \pm 180a	27.05 \pm 9a	38.19 \pm 1.34c	37.66 \pm 1.10b
<i>Paulownia fortunei</i>	7.4 \pm 0.8	7-9	840 \pm 140a	48.78 \pm 33a	38.44 \pm 1.54b	36.47 \pm 1.47b
		10-12	690 \pm 320a	47.03 \pm 17a	47.98 \pm 1.23a	44.41 \pm 0.89a
		15-17	810 \pm 390a	47.95 \pm 22a	45.51 \pm 1.61a	43.83 \pm 0.49a
		18-20	790 \pm 410a	27.98 \pm 13a	36.15 \pm 1.52b	36.32 \pm 0.83b
<i>Paulownia imperialis</i>	12.1 \pm 1.2	7-9	480 \pm 10a	11.82 \pm 3b	30 \pm 1.3c	28.97 \pm 1.80b
		10-12	320 \pm 10ab	22.30 \pm 5a	47.08 \pm 0.6a	45.75 \pm 1.66a
		15-17	320 \pm 2ab	21.65 \pm 1a	46.42 \pm 0.74ab	44.86 \pm 0.57a
		18-20	250 \pm 9b	16.00 \pm 4ab	44.62 \pm 1.2b	43.32 \pm 0.63a
<i>Paulownia imperialis</i>	7.4 \pm 0.8	7-9	480 \pm 110a	11.2 \pm 3a	29.46 \pm 2.38c	28.19 \pm 2.14c
		10-12	230 \pm 110b	17.30 \pm 7a	46.44 \pm 0.82ab	44.23 \pm 0.43a
		15-17	190 \pm 30b	16.85 \pm 3a	47.97 \pm 0.82a	46.14 \pm 0.66a
		18-20	180 \pm 20b	13.15 \pm 2a	44.4 \pm 1.02b	42.84 \pm 0.63b
<i>Paulownia imperialis</i>	10.2 \pm 1.5	7-9	540 \pm 100a	10.93 \pm 3b	27.66 \pm 1.46c	27.82 \pm 1.03c
		10-12	220 \pm 110b	20.25 \pm 5a	50.21 \pm 2.78a	45.74 \pm 0.62a
		15-17	250 \pm 30b	20.28 \pm 2a	48.20 \pm 2.51a	43.91 \pm 1.35a
		18-20	240 \pm 30b	15.15 \pm 2ab	43.68 \pm 0.53b	40.33 \pm 0.67b

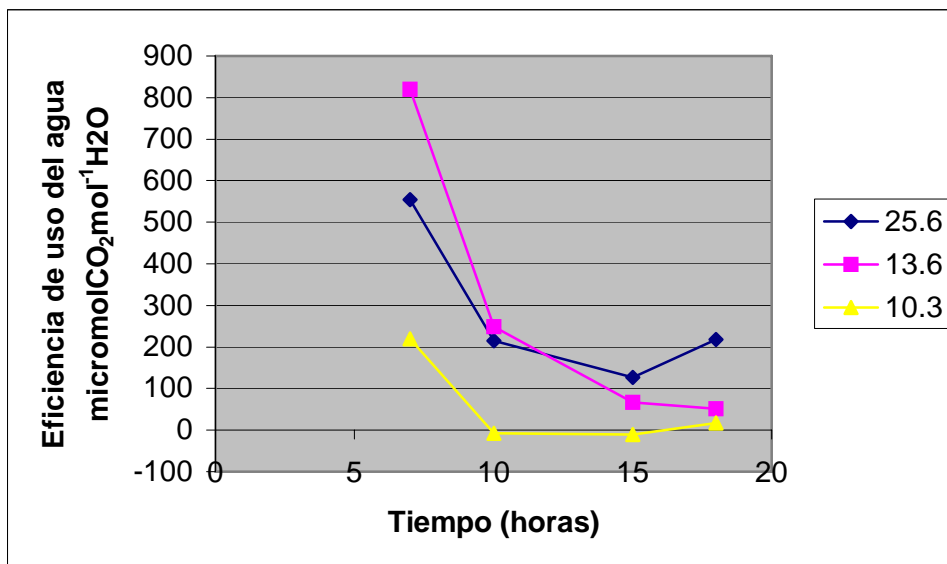
Las letras significan diferencias significativas entre el tiempo de medida de cada especie.

La transpiración, temperatura de la hoja y temperatura ambiental aumentó en general de 10-12 hrs. y de 15-17 hrs. (Tabla 8).

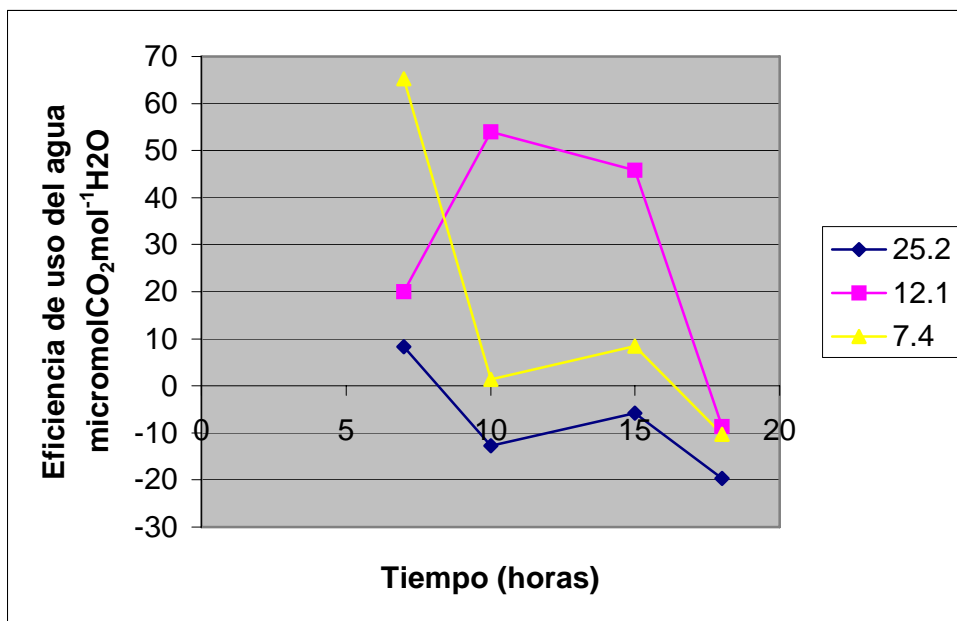
El potencial hídrico del suelo en el campo (Tabla 7) fue de 0 MPa en las tres especies en los tratamientos a capacidad de campo y humedad media. En *P. elongata* y *P. imperialis* el potencial hídrico a humedad baja fue 0.87 y -0.86 MPa respectivamente. En *P. fortunei* el potencial hídrico a humedad en el suelo bajo fue -3.31 MPa.

La eficiencia del uso del agua fue mayor en *P. imperialis*, seguido de *P. elongata* y *P. fortunei*. En general la eficiencia del uso del agua fue mayor en el horario de 7-9 hrs., disminuyendo en las siguientes horas (Figura 14).

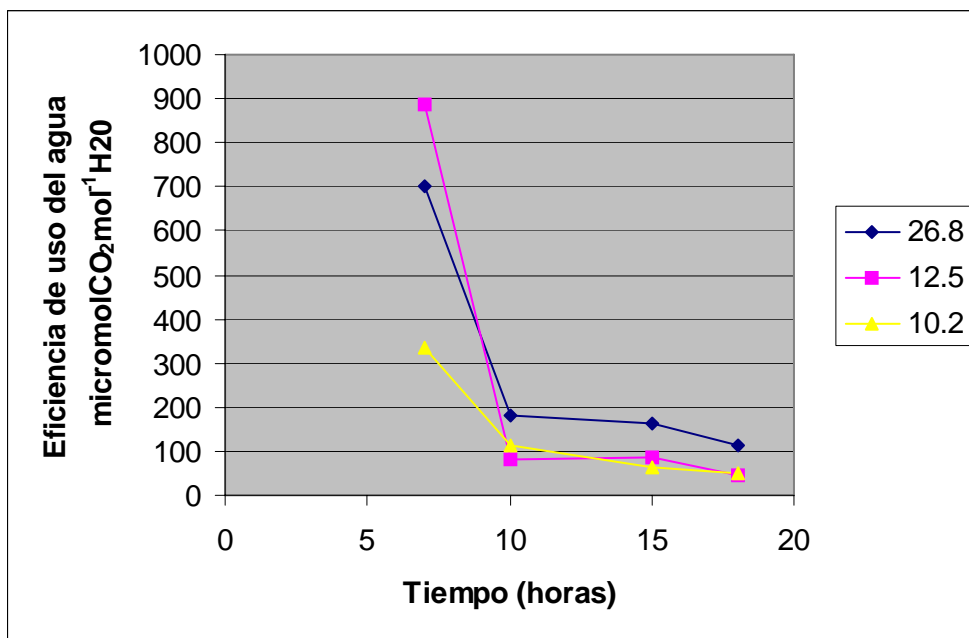
P. imperialis presentó mayor eficiencia en el uso del agua que *P. elongata* y *P. fortunei*, estos resultados están de acuerdo con Yao (1990), donde *P. elongata* presenta menor eficiencia en el uso del agua debido a la mayor susceptibilidad al estrés hídrico, sin embargo es muy evidente la diferencia que presenta *P. fortunei* con respecto a las otras dos especies. Al aumentar la temperatura de la hoja y la temperatura ambiental se observa la disminución de la fotosíntesis, en tanto que al aumentar la radiación no se observa el aumento de la fotosíntesis. Se obtuvieron valores de fotosíntesis de 8.2 a -0.59 $\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Otros autores reportan que *Prosopis juliflora* presenta a las 8 de la mañana tasas fotosintéticas máximas de 17.6 $\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$, llegando a presentar valores negativos de fotosíntesis de las 11 AM a 4 PM cuando la radiación era de 600 a 1800 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ y la temperatura del aire era de 39 a 46°C (Elfadl y Luukkanen, 2006). Ehleringer y Cook (1984) trabajaron con *Encelia farinosa* con ciclos de sequía reportando que a alta radiación,



Paulownia elongata



Paulownia fortunei



Paulownia imperialis

Figura 14. Eficiencia del uso del agua en *Paulownia elongata*, *Paulownia fortunei* y *Paulownia imperialis* que crecieron a diferentes condiciones de humedad en el suelo.

al disminuir el potencial hídrico en las hojas, la fotosíntesis y la conductancia estomática disminuyó. Esto puede deberse a que a mayor radiación se presenta mayor temperatura de las hojas. A mayor temperatura de las hojas se presenta diferente solubilización del CO₂ (Hall y Keys, 1983).

Los cambios en la conductancia estomática, transpiración y fotosíntesis al provocar estrés hídrico en el suelo pueden ser explicados con los modelos de Tuzet *et al.*, (2003) y Gao *et al.*, (2002). En el modelo de Tuzet la conductancia estomática depende de la luz, temperatura, concentración intercelular de CO₂ y potencial hídrico de la hoja, este último depende del potencial hídrico del suelo. La transpiración depende de la humedad en el suelo y la demanda atmosférica. En el modelo de Gao la conductancia estomática y la transpiración aumentan linealmente con el potencial hídrico del suelo y la radiación fotosintéticamente activa, la conductancia estomática disminuye con el déficit de presión de vapor y la transpiración es una función del déficit de presión de vapor relativo.

La eficiencia en el uso del agua fue mayor en *P. imperialis*, *P. elongata* seguida de *P. fortunei*. La eficiencia en el uso del agua fue mayor en *P. elongata* y *P. imperialis* de las 7-9 de la mañana. Esto es debido a que a esta hora se tiene la mayor fotosíntesis y transpiración. Los valores obtenidos de eficiencia de uso de agua van de 886 a -19.67 $\mu\text{molCO}_2\text{mol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$. En *Quercus stellata*, *Quercus alba*, *Acer saccharum* y *Juglans nigra* se reportan valores de 30 a 160 $\mu\text{molCO}_2\text{mol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ (Larcher, 1980), valores menores a los obtenidos en el presente trabajo.

Determinaciones Bioquímicas

Invernadero

La tendencia general en el contenido de clorofila a, b, total y β -caroteno en las hojas fue la disminución al aumentar el estrés hídrico en el suelo (Tabla 9). La clorofila a en *P. elongata* y *P. imperialis* fue menor en la humedad menor que en la humedad mayor en el suelo, presentándose diferencias significativas. En *P. fortunei* no se presentaron diferencias significativas en la clorofila a. En clorofila b en *P. elongata* y *P. fortunei* no se encontraron diferencias significativas. En *P. imperialis* fue menor la clorofila b en la humedad menor que en la humedad mayor, presentándose diferencias significativas. La clorofila total en *P. elongata* y *P. imperialis* fue menor en la humedad menor que en la humedad mayor en el suelo, presentándose diferencias significativas. *P. fortunei* no presentó diferencias significativas en clorofila total. Randall *et al.*, (1977) encontraron en maíz, disminución de clorofila total al ser el potencial hídrico mas negativo en el suelo.

β -caroteno en *P. elongata* fue menor en la humedad al 8.4% de humedad que al 47.8% de humedad en el suelo, presentándose diferencias significativas. *P. fortunei* y *P. imperialis* no presentaron diferencias significativas. Demmig *et al.*, (1988) encontraron disminución de β -caroteno al disminuir la humedad en el suelo. El β -caroteno tiene como función principal absorber la radiación que no absorben las clorofilas (Hendry, 1999), este tambien protege contra los radicales de oxígeno que se producen (Foyer *et al.*, 1994).

En los análisis de violaxantina no se encontraron diferencias significativas en las tres especies. Esto esta de acuerdo a Munné y Alegre (2000), ya que ellos encontraron que los

Tabla 9

Resultados de clorofila a, clorofila b, clorofila total, β -caroteno y violaxantina en hojas de *Paulownia elongata*, *Paulownia fortunei* y *Paulownia imperialis* bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo en el invernadero. Los valores son el promedio \pm S.D.

Especies	Humedad del suelo %	Clorofila a ng/ μ g	Clorofila b ng/ μ g	Clorofila Total ng/ μ g	β -caroteno ng/ μ g	Violaxantina ng/ μ g
<i>Paulownia elongata</i>	47.8 \pm 2.5	4.34 \pm 0.52a	1.41 \pm 0.28a	5.75 \pm 0.76a	0.41 \pm 0.0a	0.16 \pm 0.05a
<i>Paulownia elongata</i>	15.5 \pm 0.9	3.47 \pm 0.36ab	1.18 \pm 0.06a	4.65 \pm 0.40ab	0.34 \pm 0.03ab	0.13 \pm 0.01a
<i>Paulownia elongata</i>	8.4 \pm 0.7	2.47 \pm 1.02b	0.84 \pm 0.32a	3.31 \pm 1.34b	0.24 \pm 0.07b	0.10 \pm 0.03a
<i>Paulownia fortunei</i>	47.5 \pm 2.4	5.14 \pm 0.39a	1.53 \pm 0.06a	6.68 \pm 0.38a	0.53 \pm 0.02a	0.17 \pm 0.02a
<i>Paulownia fortunei</i>	15.9 \pm 0.6	4.19 \pm 1.39a	1.24 \pm 0.44a	5.43 \pm 1.83a	0.36 \pm 0.07a	0.15 \pm 0.03a
<i>Paulownia fortunei</i>	7.8 \pm 0.5	4.04 \pm 1.16a	1.27 \pm 0.44a	5.31 \pm 1.60a	0.36 \pm 0.13a	0.17 \pm 0.05a
<i>Paulownia imperialis</i>	48.1 \pm 1.8	5.80 \pm 0.37a	1.81 \pm 0.20a	7.61 \pm 0.57a	0.54 \pm 0.05a	0.20 \pm 0.03a
<i>Paulownia imperialis</i>	15.6 \pm 0.9	3.87 \pm 1.02ab	1.37 \pm 0.24ab	5.24 \pm 1.26ab	0.38 \pm 0.08a	0.14 \pm 0.04a
<i>Paulownia imperialis</i>	8.3 \pm 0.5	2.66 \pm 0.61b	0.81 \pm 0.23b	3.46 \pm 0.84b	0.38 \pm 0.19a	0.15 \pm 0.01a

Las letras significan diferencias significativas entre la humedad del suelo de cada especie.

cambios en las xantofilas se deben a los cambios en la radiación y no se presentan cambios al variar la humedad en el suelo.

La Tabla 10 presenta los resultados obtenidos en cuanto al contenido de peroxidasas y de prolina donde no presentaron diferencias significativas en *P. elongata*, *P. fortunei* y *P. imperialis* al aumentar el estrés hídrico en el suelo.

En prolina solo se presentaron diferencias significativas entre las tres especies. La prolina en *P. fortunei* fue mayor estadísticamente que la prolina en *P. elongata* y *P. imperialis*.

La proteína total, soluble e insoluble se puede observar en la Tabla 11 donde en *P. elongata* se puede observar disminución al ser menor la humedad en el suelo, en tanto que en *P. fortunei* y *P. imperialis* se puede observar aumento de la proteína total al disminuir la humedad en el suelo. En *P. fortunei* y *P. imperialis* las diferencias son significativas.

Barnett y Taylor (1966) encontraron disminución de proteína total en pasto Bermuda al aumentar el estrés hídrico.

Al disminuir la humedad en el suelo la proteína soluble aumentó en *P. elongata* significativamente y en *P. fortunei* y *P. imperialis* no se presentaron diferencias significativas. El aumento en la proteína soluble se puede deber al incremento de las proteínas LEA (Late embriogenesis abundant). En trabajos anteriores se ha reportado que las proteínas LEA son hidrofílicas globulares y aumentan al presentarse déficit de agua (Bray, 1997).

Al disminuir el contenido de agua en el suelo, las proteínas insolubles en *P. elongata* disminuyeron, en tanto que en *P. fortunei* y *P. imperialis* la tendencia fue al aumento. En *P. elongata* y *P. imperialis* las diferencias son significativas. El aumento en la proteína insoluble puede deberse al incremento de proteínas GRPs (proteínas ricas en glicina). Estas

Tabla 10

Resultados de peroxidasa y prolina en hojas de *Paulownia elongata*, *Paulownia fortunei* y *Paulownia imperialis* bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo en el invernadero. Los valores son el promedio \pm S.D.

Especies	Humedad del suelo %	Peroxidasa U/mg	Prolina μ moles/DW
<i>Paulownia elongata</i>	47.8 \pm 2.5	3.529 \pm 1a	20.253 \pm 0.90a
<i>Paulownia elongata</i>	15.5 \pm 0.9	2.332 \pm 1.30a	14.874 \pm 4.13a
<i>Paulownia elongata</i>	8.4 \pm 0.7	2.986 \pm 1.98a	15.121 \pm 3.47a
<i>Paulownia fortunei</i>	47.5 \pm 2.4	1.991 \pm 0.83a	27.192 \pm 0.47a
<i>Paulownia fortunei</i>	15.9 \pm 0.6	3.716 \pm 2.41a	23.585 \pm 2.11a
<i>Paulownia fortunei</i>	7.8 \pm 0.5	0.998 \pm 0.53a	24.608 \pm 2.52a
<i>Paulownia imperialis</i>	48.1 \pm 1.8	2.92 \pm 1.18a	11.082 \pm 0.29a
<i>Paulownia imperialis</i>	15.6 \pm 0.9	1.441 \pm 0.16ab	17.640 \pm 4.1a
<i>Paulownia imperialis</i>	8.3 \pm 0.5	0.522 \pm 0.14b	12.411 \pm 6.93a

Las letras significan diferencia significativa entre la humedad del suelo de cada especie.

Tabla 11

Resultados de proteína total, soluble e insoluble en hojas de *Paulownia elongata*, *Paulownia fortunei* y *Paulownia imperialis* bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo en el invernadero. Los valores son el promedio \pm S.D.

Especies	Humedad en el suelo %	Proteína Total mg/ml	Proteína soluble mg/ml	Proteína insoluble mg/ml
<i>Paulownia elongata</i>	47.8 \pm 2.5	0.154 \pm 0.003a	0.038 \pm 0b	0.115 \pm 0.00a
<i>Paulownia elongata</i>	15.5 \pm 0.9	0.047 \pm 0.025a	0.006 \pm 0c	0.041 \pm 0.03b
<i>Paulownia elongata</i>	8.4 \pm 0.7	0.057 \pm 0.016a	0.046 \pm 0.01a	0.010 \pm 0.00c
<i>Paulownia fortunei</i>	47.5 \pm 2.4	0.019 \pm 0.002b	0.012 \pm 0.01a	0.007 \pm 0.01a
<i>Paulownia fortunei</i>	15.9 \pm 0.6	0.030 \pm 0.025a	0.019 \pm 0.01a	0.013 \pm 0.03a
<i>Paulownia fortunei</i>	7.8 \pm 0.5	0.095 \pm 0.020a	0.026 \pm 0.02a	0.068 \pm 0.03a
<i>Paulownia imperialis</i>	48.1 \pm 1.8	0.03 \pm 0.006b	0.022 \pm 0.01a	0.008 \pm 0.02b
<i>Paulownia imperialis</i>	15.6 \pm 0.9	0.03 \pm 0.008b	0.020 \pm 0.02a	0.004 \pm 0.02c
<i>Paulownia imperialis</i>	8.3 \pm 0.5	0.118 \pm 0.014a	0.020 \pm 0.02a	0.098 \pm 0.01a

Las letras muestran diferencias significativas entre tratamientos.

proteínas están formadas por uniones tipo beta y están relacionadas con la elasticidad de las paredes celulares (Showalter, 1993).

En la Figura 15 se presenta el cambio de clorofila total al cambiar el potencial hídrico en el suelo en el invernadero. Se puede observar que la clorofila total en *P. imperialis* es mayor, pero la disminución de esta es mayor. En *Paulownia elongata* disminuye en menor proporción la clorofila total que en *Paulownia imperialis*. En el caso de *Paulownia fortunei* se observa que disminuye en menor proporción la clorofila total que en *P. imperialis* y *P. elongata*.

P. fortunei presentó mayor contenido de prolina promedio que *P. elongata* y *P. fortunei*. En tanto que *P. elongata* tiene más prolina promedio que *P. imperialis*. Por lo que se ve que hay relación entre proporción de la pérdida de clorofila y el contenido de prolina. La prolina puede actuar como protector de las clorofilas. Rodríguez y Redman (2005), mencionan que la prolina es un potente protector de las especies contra los radicales libres de oxígeno.

Campo

Los resultados en el contenido de clorofila a, b, total y β -caroteno en las hojas no presentaron diferencias significativas al aumentar el estrés hídrico en el suelo (Tabla 12).

Randall *et al.*, (1977) reportaron la disminución de la clorofila total al ser el estrés hídrico más negativo. Sairam y Saxena (2000) encontraron disminución en el contenido de clorofila y caroteno al disminuir la humedad en el suelo. Brown *et al.*, (1995), encontraron que el estrés hídrico no afectó los niveles de clorofila en las células de *Zea mays*. La

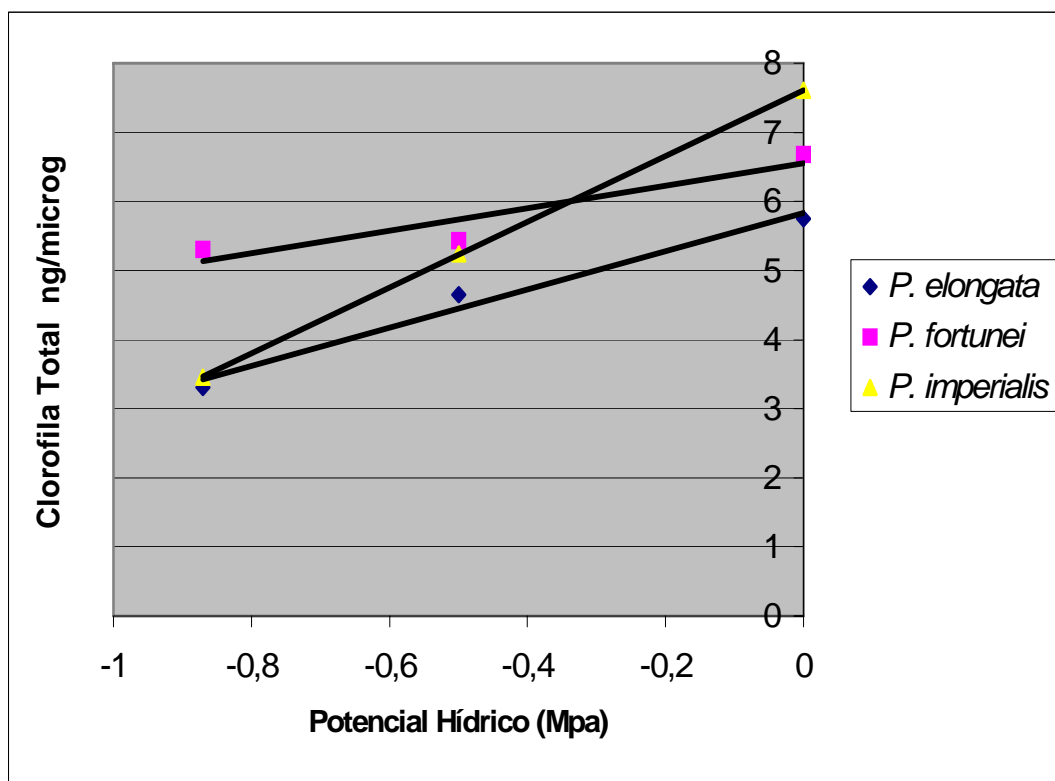


Figura 15. Cambio de la clorofila total con el cambio del potencial hídrico del suelo en *P. elongata*, *P. fortunei* y *P. imperialis* en el invernadero.

clorofila a fue mayor estadísticamente en *P. fortunei* que en *P. elongata*. La clorofila b fue mayor estadísticamente en *P. fortunei* y *P. imperialis* que en *P. elongata*. La clorofila total fue mayor estadísticamente en *P. fortunei* que en *P. elongata*. El β -caroteno fue mayor estadísticamente en *P. imperialis* que en *P. fortunei*.

La violaxantina se muestra en la Tabla 12 donde se observa que la tendencia en *P. elongata* fue aumentar y en *P. fortunei* y *P. imperialis* no se presentan diferencias al disminuir la humedad en el suelo. La violaxantina fue mayor estadísticamente en *P. elongata* y *P. imperialis* que en *P. fortunei*.

Las peroxidasas no presentaron diferencias significativas en *P. elongata* y *P. imperialis*, en tanto que en *P. fortunei* se presentó disminución al disminuir la humedad en el suelo.

Sairam y Xaxena (2000) observaron aumento en el contenido de peroxidasa al disminuir la humedad en el suelo. Stuart *et al.*, (1997), encontraron que las hojas en expansión de *Lolium temulentum* L. que crecieron bajo déficit de agua aumentaron la actividad de la peroxidasa en la pared celular. Brown *et al.*, (1995) encontraron que el estrés hídrico no afectó a los niveles de ascorbato peroxidasa en células de hojas de *Zea mays*. Las peroxidasas fueron mayores estadísticamente en *P. fortunei* que en *P. elongata* y *P. imperialis*.

Al ser menor la humedad en el suelo la prolina no presentó diferencias significativas en *P. elongata*, *P. fortunei* y *P. imperialis*. En *P. fortunei* se observa aumento en la prolina (Tabla 13). La prolina fue mayor estadísticamente en *P. imperialis* que en *P. elongata* y *P. fortunei*.

Tabla 12

Resultados de clorofila a, clorofila b, clorofila total, β -caroteno y violaxantina en hojas de *Paulownia elongata*, *Paulownia fortunei* y *Paulownia imperialis* bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo del campo. Los valores son el promedio \pm S.D.

Especies	Humedad del suelo %	Clorofila a ng/ μ g	Clorofila b ng/ μ g	Clorofila Total ng/ μ g	β -caroteno ng/ μ g	Violaxantina ng/ μ g
<i>Paulownia elongata</i>	25.6 \pm 1.6	1.83 \pm 0.23a	0.54 \pm 0.03a	2.37 \pm 0.24a	0.30 \pm 0.02a	0.09 \pm 0.02a
<i>Paulownia elongata</i>	13.6 \pm 0.7	1.97 \pm 0.53a	0.58 \pm 0.15a	2.55 \pm 0.68a	0.28 \pm 0.06a	0.13 \pm 0.08a
<i>Paulownia elongata</i>	10.3 \pm 1.3	1.65 \pm 0.22a	0.51 \pm 0.04a	2.16 \pm 0.23a	0.28 \pm 0.04a	0.15 \pm 0.00a
<i>Paulownia fortunei</i>	25.2 \pm 0.8	2.49 \pm 0.43a	0.78 \pm 0.22a	3.27 \pm 0.63a	0.24 \pm 0.05a	0.07 \pm 0.06a
<i>Paulownia fortunei</i>	12.1 \pm 1.2	2.69 \pm 0.2a	0.79 \pm 0.04a	3.49 \pm 0.24a	0.27 \pm 0.03a	0.04 \pm 0.01a
<i>Paulownia fortunei</i>	7.4 \pm 0.8	2.43 \pm 0.57a	0.73 \pm 0.15a	3.16 \pm 0.72a	0.25 \pm 0.06a	0.07 \pm 0.02a
<i>Paulownia imperialis</i>	26.8 \pm 1.5	1.60 \pm 0.15a	0.56 \pm 0.01a	2.17 \pm 0.15a	0.31 \pm 0.03a	0.17 \pm 0.01a
<i>Paulownia imperialis</i>	12.5 \pm 0.6	2.13 \pm 0.75a	0.76 \pm 0.29a	2.89 \pm 1.04a	0.37 \pm 0.13a	0.17 \pm 0.09a
<i>Paulownia imperialis</i>	10.2 \pm 1.5	2.88 \pm 0.59a	0.97 \pm 0.15a	3.85 \pm 0.74a	0.38 \pm 0.01a	0.16 \pm 0.06a

Las letras muestran diferencias significativas entre tratamientos.

Tabla 13

Resultados de peroxidasa y prolina en hojas de *Paulownia elongata*, *Paulownia fortunei* y *Paulownia imperialis* bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo en el campo. Los valores son el promedio \pm S.D.

Especies	Humedad en el suelo %	Peroxidasa U/ml	Prolina $\mu\text{mol/DW}$
<i>Paulownia elongata</i>	25.6 \pm 1.6	0.409 \pm 0.2a	18.704 \pm 1.65a
<i>Paulownia elongata</i>	13.6 \pm 0.7	0.333 \pm 0.1a	17.180 \pm 4.03a
<i>Paulownia elongata</i>	10.3 \pm 1.3	0.544 \pm 0.25a	18.850 \pm 1.22a
<i>Paulownia fortunei</i>	25.2 \pm 0.8	2.481 \pm 1.33a	12.405 \pm 0.521a
<i>Paulownia fortunei</i>	12.1 \pm 1.2	0.427 \pm 0.2ab	9.487 \pm 1.38a
<i>Paulownia fortunei</i>	7.4 \pm 0.8	0.981 \pm 0.04 b	17.063 \pm 2.53a
<i>Paulownia imperialis</i>	26.8 \pm 1.5	0.223 \pm 0.09a	30.806 \pm 13.62a
<i>Paulownia imperialis</i>	12.5 \pm 0.6	0.403 \pm 0.11a	20.700 \pm 4.38a
<i>Paulownia imperialis</i>	10.2 \pm 1.5	0.276 \pm 0.13a	23.810 \pm 0.8a

Las letras muestran diferencias significativas entre tratamientos.

Se reportan varias posibilidades por las que se incrementa la prolina al aumentar el estrés hídrico del suelo. Stewart *et al.*, (1997), encontraron que la acumulación de prolina se presenta por la inhibición de la síntesis de ácido glutámico. Fukutoku y Yamada (1984), al trabajar con frijol soya (*Glycine max*) encontraron que la acumulación de prolina, se debe a la prolina que proviene de la degradación de las proteínas solubles de las hojas. Handa et al. (1983), al trabajar con células de tomate (*Lycopersicon esculentum*) encontraron aumento y posterior disminución de la prolina al aumentar el estrés hídrico del suelo. Las células que presentaron mayor aumento de prolina fueron las que tenían menor proteína soluble. En algunas variedades de caña de azúcar se ha encontrado aumento de prolina al incrementar el estrés hídrico en el suelo, en tanto que en otras variedades se ha encontrado disminución (Rincones, 1997). Gibon *et al.*, (2000) relacionan la acumulación de prolina con la pérdida de clorofilas y con la disminución de la actividad mitocondrial. El aumento en el contenido de la prolina puede estar relacionado con la traslocación de compuestos nitrogenados de las hojas senescentes. Killingbeck y Whitford, (2001) han encontrado traslocación de compuestos nitrogenados en hojas senescentes de alrededor de 50% en hojas de plantas del Desierto Chihuahuense. En términos generales, *P. imperialis* presentó mayor cantidad de prolina en las hojas (20.7 a 30.8 $\mu\text{mol}/\text{peso seco}$) que *P. elongata* (17.2 a 18.9 $\mu\text{mol}/\text{peso seco}$) y *P. fortunei* (9.5 a 17.1 $\mu\text{mol}/\text{peso seco}$). El mayor contenido de prolina le puede conferir a *P. imperialis* mayor resistencia a la deficiencia de agua que *P. elongata* y *P. fortunei*.

Las proteínas totales, solubles e insolubles se muestran en la Tabla 14 donde se observa que la proteína total aumenta significativamente en *P. elongata* y no se presentan diferencias significativas en *P. fortunei* y *P. imperialis* al disminuir la humedad en el suelo.

Tabla 14

Resultados de proteína total, soluble e insoluble en hojas de *Paulownia elongata*, *Paulownia fortunei* y *Paulownia imperialis* bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo en el campo. Los valores son el promedio \pm S.D.

Especies	Humedad en el suelo %	Proteína Total mg/ml	Proteína soluble mg/ml	Proteína insoluble mg/ml
<i>Paulownia elongata</i>	25.6 \pm 1.6	0.22 \pm 0.005b	0.199 \pm 0.01a	0.013 \pm 0.014c
<i>Paulownia elongata</i>	13.6 \pm 0.7	0.117 \pm 0.012c	0.064 \pm 0.00c	0.054 \pm 0.008b
<i>Paulownia elongata</i>	10.3 \pm 1.3	0.247 \pm 0.002a	0.141 \pm 0.00b	0.105 \pm 0.006a
<i>Paulownia fortunei</i>	25.2 \pm 0.8	0.052 \pm 0.006a	-	-
<i>Paulownia fortunei</i>	12.1 \pm 1.2	0.090 \pm 0.047a	-	-
<i>Paulownia fortunei</i>	7.4 \pm 0.8	0.074 \pm 0.049a	0.020 \pm 0.01	0.058 \pm 0.057
<i>Paulownia imperialis</i>	26.8 \pm 1.5	0.143 \pm 0.013a	0.089 \pm 0.01b	0.053 \pm 0.021a
<i>Paulownia imperialis</i>	12.5 \pm 0.6	0.119 \pm 0.02a	0.057 \pm 0.00c	0.063 \pm 0.017a
<i>Paulownia imperialis</i>	10.2 \pm 1.5	0.190 \pm 0.075a	0.167 \pm 0.01a	0.026 \pm 0.088a

Las letras muestran diferencias significativas entre tratamientos.

Brown *et al.*, (1995) encontraron que el estrés hídrico no afectó a los niveles de proteína en células de hojas de *Zea mays*. La proteína total fue mayor estadísticamente en *P. elongata* y *P. imperialis* que en *P. fortunei*.

La proteína soluble en *P. elongata* disminuyó significativamente, en tanto que en *P. imperialis* aumentó significativamente al disminuir la humedad en el suelo. El aumento en la proteína soluble puede estar relacionado con el aumento de las proteínas LEA (Late embryogenesis abundant). Estas proteínas hidrofílicas globulares aumentan al presentarse déficit de agua (Bray, 1997).

Las proteínas insolubles aumentaron significativamente en *P. elongata* en tanto que en *P. imperialis* no se observaron diferencias significativas al disminuir la humedad en el suelo. El aumento en la proteína insoluble puede deberse al incremento de proteínas GRPs (proteínas ricas en glicina) (Showalter, 1993).

Observaciones en microscopio electrónico

Invernadero

En la Tabla 15 se puede observar el número de estomas, área de los estomas y número de tricomas en hojas de *P. elongata*, *P. fortunei* y *P. imperialis* bajo diferente humedad en el suelo en el invernadero. En la Figura 16 se muestran las imágenes de las hojas bajo los diferentes tratamientos.

Se observaron diferencias significativas en el número de estomas en *P. elongata* y *P. fortunei*; en *P. imperialis* no se presentaron diferencias significativas al disminuir la

Tabla 15

Número de estomas, área estomática y número de tricomas en hojas de *Paulownia elongata*, *Paulownia fortunei* y *Paulownia imperialis* bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo en el invernadero. Los valores son el promedio \pm S.D.

Especies	Humedad del suelo %	Número de estomas mm^{-2}	Área estomática μm^2	Número de tricomas Haz mm^{-2}	Número de tricomas Envés mm^{-2}
<i>Paulownia elongata</i>	47.8 \pm 2.5	155.5 \pm 1b	194.3 \pm 50.5a	21.3 \pm 0.6ab	20 \pm 1.7b
<i>Paulownia elongata</i>	15.5 \pm 0.9	337 \pm 10.2a	157 \pm 23.3a	29.3 \pm 2.1a	49.3 \pm 2.1a
<i>Paulownia elongata</i>	8.4 \pm 0.7	151.8 \pm 1.5b	326.5 \pm 109.3a	13.3 \pm 0.6b	12 \pm 1b
<i>Paulownia fortunei</i>	47.5 \pm 2.4	362.9 \pm 5.9a	127.8 \pm 38.9a	24 \pm 2a	20 \pm 0a
<i>Paulownia fortunei</i>	15.9 \pm 0.6	200 \pm 4b	165.4 \pm 35.8a	16 \pm 2.65a	13.3 \pm 2.3a
<i>Paulownia fortunei</i>	7.8 \pm 0.5	296.3 \pm 5.7ab	161.2 \pm 5.8a	25.3 \pm 2.3a	9.3 \pm 1.2a
<i>Paulownia imperialis</i>	48.1 \pm 1.8	425.9 \pm 0.6a	165.6 \pm 27.1a	16 \pm 0a	13.3 \pm 1.2a
<i>Paulownia imperialis</i>	15.6 \pm 0.9	551.8 \pm 5.9a	145.6 \pm 60.7a	26.7 \pm 1.2a	21.3 \pm 1.5a
<i>Paulownia imperialis</i>	8.3 \pm 0.5	511.1 \pm 6.1a	138.3 \pm 21.2a	22.7 \pm 1.5a	26.7 \pm 3.1a

Las letras muestran diferencias significativas entre tratamientos.

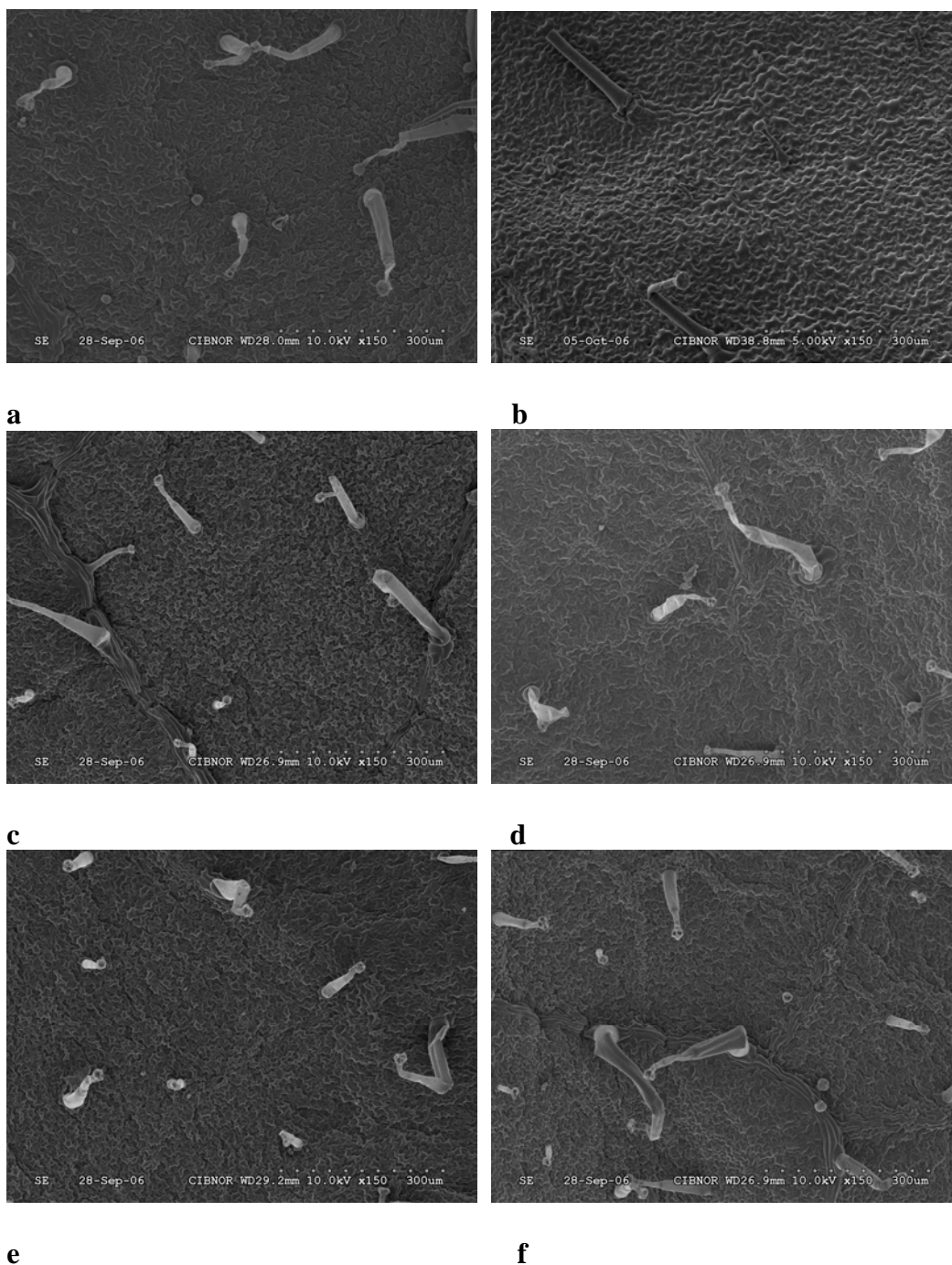


Figura 16. Imagen digital de *Paulownia* en condiciones de Invernadero (Envés). a: *P. elongata* (47.8% humedad del suelo), b: *P. elongata* (8.4% humedad del suelo), c: *P. fortunei* (47.5% humedad del suelo), d: *P. fortunei* (7.8% humedad del suelo), e: *P. imperialis* (48.1% humedad del suelo), f: *P. imperialis* (8.3% humedad del suelo).

humedad en el suelo. En *Paulownia elongata* el número de estomas fue mayor en la humedad del suelo 15.5%. En *Paulownia fortunei* el número de estomas fue mayor al aumentar la humedad en el suelo en tanto que el número de estomas fue menor a humedad del 15.9% en el suelo. El número de estomas fue mayor estadísticamente en *P. imperialis* que en *P. elongata* y *P. fortunei*.

En los resultados sobre área estomática no se presentaron diferencias significativas entre los tratamientos. El área estomática fue mayor estadísticamente en *P. elongata* que en *P. imperialis*.

Se observaron diferencias significativas en el número de tricomas en el haz en *Paulownia elongata*. El número de tricomas fue mayor a humedad del 15.5% y fue menor al 8.4% de humedad en el suelo. Se presentaron diferencias significativas en el número de tricomas en el envés en *Paulownia elongata*, siendo mayor el número de tricomas a humedad del 15.5% en suelo .

Campo

En la Tabla 16 se puede observar el número de estomas, área de los estomas y número de tricomas en hojas de *Paulownia elongata*, *Paulownia fortunei* y *Paulownia imperialis* bajo diferente humedad en el suelo en el campo, donde no se presentaron diferencias significativas en el número de estomas en las tres especies. En la Fig. 17 se muestran las imágenes de las hojas bajo los diferentes tratamientos.

Esto tal vez es debido a que la variación en el número de estomas se presenta a largo plazo y las mediciones en el campo se llevaron a efecto en 8 días. Jones (1992) menciona que el estrés hídrico hace que el índice estomático disminuya. En el experimento que se realizó se

Tabla 16

Número de estomas, área estomática y número de tricomas en hojas de *Paulownia elongata*, *Paulownia fortunei* y *Paulownia imperialis* bajo diferentes condiciones de humedad en el suelo en el campo. Los valores son el promedio \pm S.D.

Especies	Humedad en el suelo %	Número de estomas mm ⁻²	Area estomática μm^2	Número de tricomas Haz mm ⁻²	Número de tricomas Envés mm ⁻²
<i>Paulownia elongata</i>	25.6 \pm 1.6	362.9 \pm 6.5a	204.4 \pm 15.4a	17.3 \pm 1.5b	66.7 \pm 2.5a
<i>Paulownia elongata</i>	13.6 \pm 0.7	366.6 \pm 11.5a	154.2 \pm 7.8ab	30.7 \pm 0.6a	65.3 \pm 2.1a
<i>Paulownia elongata</i>	10.3 \pm 1.3	218.5 \pm 7.8a	144 \pm 36.1b	30.7 \pm 0.6a	77.3 \pm 0.6a
<i>Paulownia fortunei</i>	25.2 \pm 0.8	496.3 \pm 8.5a	189.7 \pm 33.9a	73.3 \pm 5a	129.3 \pm 2.3b
<i>Paulownia fortunei</i>	12.1 \pm 1.2	437 \pm 10.3a	121.9 \pm 2.1a	73.3 \pm 2.9a	229.3 \pm 13.1a
<i>Paulownia fortunei</i>	7.4 \pm 0.8	444.4 \pm 8.7a	215.7 \pm 76.6a	49.3 \pm 0.6a	56 \pm 5.3c
<i>Paulownia imperialis</i>	26.8 \pm 1.5	496.3 \pm 9.9a	200 \pm 20a	70.7 \pm 0.6a	64 \pm 4a
<i>Paulownia imperialis</i>	12.5 \pm 0.6	285.2 \pm 0.6a	284.2 \pm 23.4a	48 \pm 4.4a	49.3 \pm 6.5a
<i>Paulownia imperialis</i>	10.2 \pm 1.5	514.8 \pm 11.2a	184.3 \pm 73.4a	52 \pm 3.6a	38.7 \pm 2.1a

Las letras muestran diferencias significativas entre tratamientos.

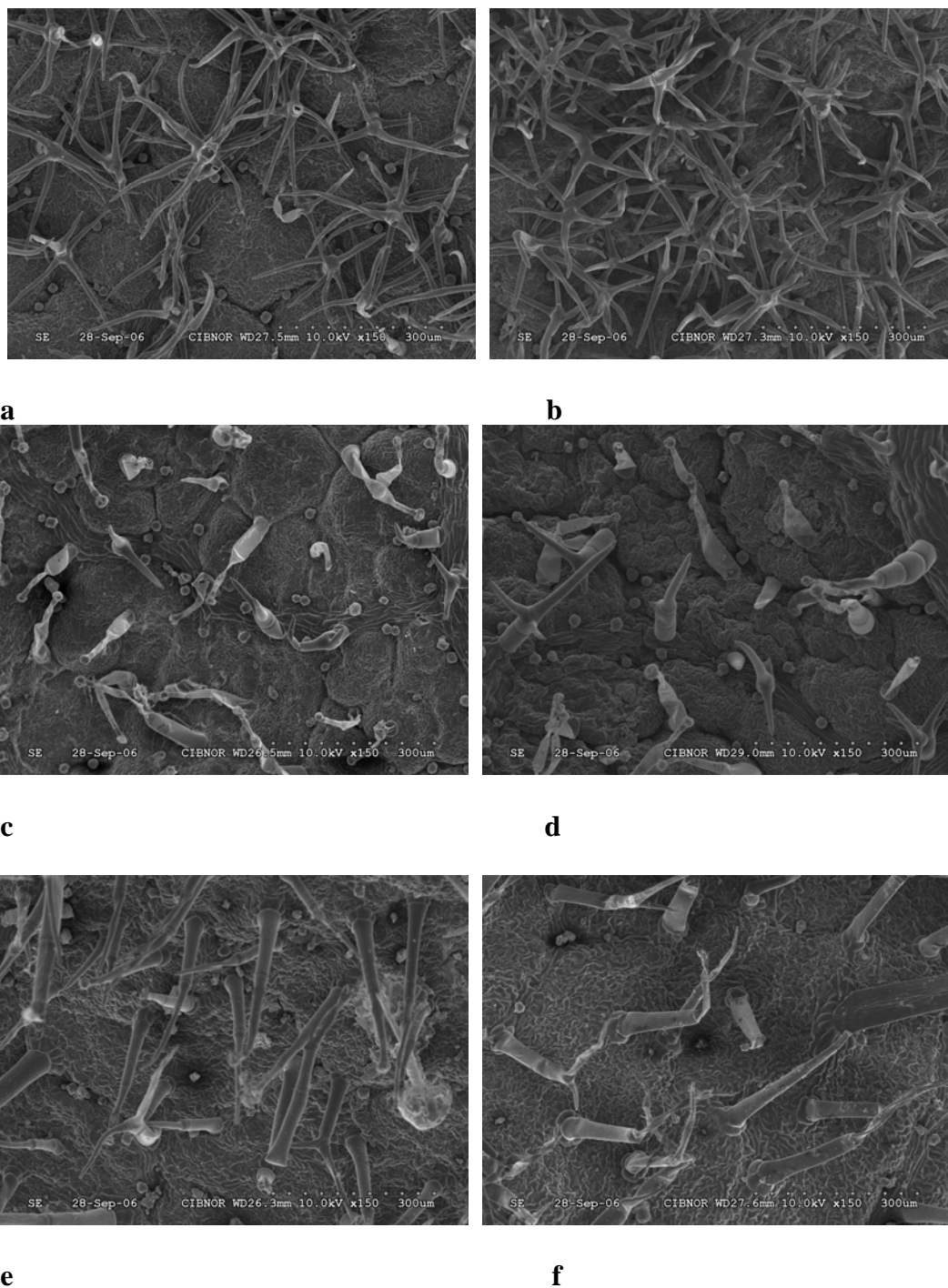


Figura 17. Imagen digital de *Paulownia* en condiciones de Campo (Envés). a: *P. elongata* (25.6% humedad del suelo), b: *P. elongata* (10.3% humedad del suelo), c: *P. fortunei* (25.2% humedad del suelo), d: *P. fortunei* (7.4% humedad del suelo), e: *P. imperialis* (26.8% humedad del suelo), f: *P. imperialis* (10.2% humedad del suelo).

tenía mayor radiación en el campo que en el invernadero. En el campo se presentó mayor cantidad de estomas en el campo por el efecto de la radiación. El número de los estomas fue mayor estadísticamente en *P. fortunei* que en *P. elongata*.

Los resultados obtenidos del área de los estomas fue menor en forma significativa en *P. elongata* a capacidad de campo y humedad al 10.3% en el suelo. En tanto que en *P. fortunei* y *P. imperialis* no se presentaron diferencias significativas al disminuir la humedad en el suelo.

Se presentaron diferencias significativas en el número de tricomas en el haz en *Paulownia elongata*. Siendo mayor el número de tricomas en humedad de 13.6% y 10.3%. El número de tricomas en el haz fue mayor estadísticamente en *Paulownia fortunei* y *Paulownia imperialis* que en *Paulownia elongata*.

Se presentaron diferencias significativas en el número de tricomas en el envés en *P. fortunei* al presentarse disminución en la humedad del suelo. El número de tricomas fue menor a humedad de 7.4% en el suelo, en tanto que fue mayor a humedad en el suelo del 12.1%. El número de tricomas en el envés fue mayor significativamente en *P. fortunei*, seguido de *P. elongata* y fue menor en *P. imperialis*.

En *Paulownia imperialis* el número de tricomas en el haz y el envés tendió a ser menor al disminuir la humedad en el suelo. Jones (1992) menciona que el estrés hídrico provoca que el número de tricomas aumente a largo plazo.

En general se observó que hubo mayor cantidad de tricomas en las hojas de las plantas que crecieron en el campo que las que crecieron en el invernadero. Lo anterior puede permitir que se presente mayor reflexión de la radiación.

Las determinaciones en el invernadero mostraron un mayor control en las condiciones experimentales controlando así, la humedad del suelo, iluminación y la temperatura ambiental en forma estable. Ayudando a comprender mejor la respuesta de las especies bajo estrés hídrico. Las determinaciones en el campo mostraron que los resultados son diferentes a los del invernadero pero nos muestran la respuesta al estrés hídrico bajo condiciones de cultivo en campo.

CONCLUSIONES

Fisiología de *Paulownia* bajo estrés hídrico.- En el laboratorio la capacidad fotosintética mostró variaciones. En *P. elongata* cambió de 9.33 ± 1.43 a $3.23 \pm 1.19 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ y *P. imperialis* cambió de 10.78 ± 1.29 a $4.17 \pm 2.37 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ de acuerdo al grado de estrés hídrico. La transpiración fue similar en ambas especies e incrementó con el aumento de la humedad en el suelo. La fotorespiración no presentó diferencias significativas en los tratamientos probados en ambas especies.

La eficiencia de uso del agua en el invernadero fue mayor en *P. elongata* que en *P. fortunei* y *P. imperiales*, en esta última fue negativa.

La eficiencia de uso del agua en el campo fue menor en *P. fortunei* que *P. elongata* y *P. imperialis*.

Las mas tolerantes al estrés de acuerdo con estos resultados son *P. imperialis* y *P. elongata*.

Bioquímica de *Paulownia* bajo estrés hídrico.- En el campo la proteína total y la proteína soluble se relacionaron en forma positiva con la fotosíntesis en las tres especies.

En el invernadero las peroxidasas no presentaron diferencias significativas entre las tres especies, en tanto que, en el campo las peroxidasas presentaron diferencias significativas siendo *P. fortunei* la que presentó mayor concentración entre las especies analizadas.

En el invernadero la prolina se presentó diferencias significativas entre las tres especies. La prolina en *P. fortunei* fue mayor que en *P. elongata* y *P. imperialis*. En el campo la prolina fue mayor en *P. imperialis* que en *P. elongata* y *P. fortunei*.

La mas tolerante al estrés de acuerdo con estos resultados es *P. imperialis*.

En el análisis estructural mediante microscopía electrónica observamos: En el invernadero el número de tricomas en el haz y en el envés no presentaron diferencias significativas. En el campo el número de tricomas en el haz fue mayor estadísticamente en *P. fortunei* y *P. imperialis* que en *P. elongata* y el número de tricomas en el envés fue mayor estadísticamente en *P. fortunei* que en *P. elongata* y *P. imperialis*.

En el invernadero el número de estomas fue mayor estadísticamente en *P. imperialis* que en *P. elongata* y *P. fortunei*. En el campo el número de estomas fue mayor estadísticamente en *P. fortunei* que en *P. elongata*, mientras que *P. imperialis* no presentó diferencias significativas entre *P. fortunei* y *P. elongata*.

La mas tolerante al estrés de acuerdo con estos resultados es *P. elongata*. Ya que *P. elongata* presenta menos tricomas pero muy ramificados y tiene menos estomas, por lo que la transpiración es menor

Así mismo, se observó que al comparar los resultados obtenidos en el invernadero y el campo *P. elongata* y *P. imperialis* resisten mejor en condiciones de campo que *P. fortunei*, sin embargo esta última se adaptó mejor en condiciones de invernadero de acuerdo a los resultados obtenidos de los datos a nivel fisiológico y bioquímico.

En general podemos concluir con base en los resultados obtenidos en este trabajo que *P. fortunei* es menos tolerante al estrés hídrico que *P. imperialis* y *P. elongata*. Por lo que en futuros trabajos sobre siembra y cultivo de *Paulownia* en zonas con baja precipitación

pluvial y agua de riego limitada se propone experimentar con el cultivo de *P. imperialis* y *P. elongata*.



LITERATURA CITADA

- Agrodesierto Programas Agroforestales (2002). (en: <http://www.agrodesierto.com/paulownia.html>).
- Alcaraz-Meléndez, L., Real-Cosío, S., Llano-Sotelo J.M. y Duarte-Anaya J.A. (2004). Investigación sobre el cultivo de *Paulownia* (*Paulowia* sp.) un árbol de interés para las zonas áridas de México. IV Simposio Internacional sobre Flora Silvestre en Zonas Áridas. Cd. Delicias, Chihuahua. 13-15 Sept.
- Asada, K. (1999). The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol.* 50:601-639.
- Barnett, N.M. and A.W. Taylor (1966). Amino Acid and Protein Metabolism in Bermuda Grass During Water Stress. *Plant Physiology.* 41:1222-1230.
- Bates, L., R.P. Waldren, I.D. Teare (1973). Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant Soil.* 39:205-207.
- Bergmeyer, H.U. (1974). *Methods of enzymatic analysis.* Ed. Verlag Chemie Int., U.S.A. Vol.2. pp. 685-689.
- Blankenship, R.E. (2002). *Molecular Mechanisms of Photosynthesis.* Blackwell Science. Great Britain. pp. 92.
- Bradford, M.M. (1976). A rapid and sensitive for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry.* 72:248-254.
- Bray, E.A. (1993). Molecular Responses to Water Deficit. *Plant Physiol.* 103: 1035-1040.
- Bray, E.A. (1997). *Trends Plant Sci.* 2(2):48-54.

- Brown, P.S., D.P. Knievel and E.J. Pell (1995). Effects of moderate drought on ascorbate peroxidase and glutathione reductase activities in mesophyll and bundle sheath cells of maize. *Physiologia Plantarum*. 95:274-280.
- Bryce, J.H. and S.A. Hill (1999). Energy Production in Plant Cells. In: *Plant Biochemistry and Molecular Biology*. Lea, P.J. and R.C. Leegood Ed. Second Edition. Wiley. Great Britain. pp. 1-6.
- Cochard, H., Coll, X. Le Roux and T. Ameglio (2002). Unraveling the effects of plant hydraulics on stomatal closure during water stress in walnut. *Plant Physiology*. 128:282-290.
- Demmig, B., K. Winter, A. Kruger and F. Czygan (1988). Zeaxanthin and the heat dissipation of excess light energy in *Nerium oleander* exposed to a combination of high light and water stress. *Plant Physiol*. 87:17-24.
- Dure L. III (1993). Structural Motifs in Lea Proteins. In: *Plant Responses to Cellular Dehydration During Environmental Stress*. Close, T.J. and E.A. Bray Ed. The American Society of Plant Physiologists. pp. 91-103.
- Ehleringer, J., O., Bjorkman and H.A. Mooney (1976). Leaf Pubescence: Effects on Absorbance and Photosynthesis in a Desert Shrub. *Science*. 192:376-377.
- Ehleringer, J.R. and C.S. Cook (1984): Photosynthesis in *Encelia farinosa* Gray in response to Decreasing Leaf Water Potential. *Plant. Physiol*. 75:688-693.
- Elfadl M.A. and O. Luukkanen (2006). Field studies on the ecological strategies of *Prosopis juliflora* in a dryland ecosystem. A leaf gas exchange approach. *Journal of Arid Environments*. 66:1-15.

- Evans, J.R. (1989). Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia*. 78:9-19.
- Field, C. (1983). Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: Leaf age as a control on the allocation program. 56:341-347.
- Foyer, C.H., P. Descourvieres and K.J. Kunert (1994). Protection against oxygen radicals: an important defence mechanism studied in transgenic plants. *Plant, Cell and Environment*. 17:507-523.
- Friedrich J.W. and R.C. Huffaker (1980). Photosynthesis, leaf resistances, and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase degradation in senescing barley leaves. *Plant Physiology*. 65:1103-1107.
- Fukutoku, Y. and Y. Yamada (1984). Sources of proline-nitrogen in water-stressed soybean (*Glycine max*). II. Fate of ¹⁵N-labelled protein. *Physiol. Plant*. 61:622-628.
- Gao, Q., P. Zhao, X. Zeng, X. Cai and W. Shen (2002). A model of stomatal conductance to quantify the relationship between leaf transpiration, microclimate and soil water stress. *Plant, Cell and Environment*. 25:1373-1381.
- Gibon, Y., R. Sulpice and F. Larher (2000). Proline accumulation in canola leaf discs subjected to osmotic stress is related to the loss of chlorophylls and to the decrease of mitochondrial activity. *Physiologia Plantarum*. 110:469-476.
- Gimenez, C., V.J., Mitchell, and D.W. Lawlor (1992). Regulation of photosynthetic rate of two sunflower hybrids under water stress. *Plant Physiology*. 98:516-524.

- Goicoechea, N., S. Merino and M.D. Sánchez (2004). Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) to the adaptations exhibited by the deciduous shrub *Anthyllis cytisoides* under water deficit. *Physiologia Plantarum*. 122:453-464.
- Hall, N.P. and A.J. Keys (1983). Temperature Dependence of the Enzymic Carboxylation and Oxygenation of Ribulose 1,5-Bisphosphate in Relation to Effects of Temperature on Photosynthesis. *Plant Physiology*. 72:945-948.
- Handa, S., R.A. Bressan, A.K. Handa, N.C. Carpita and P.M. Hasegawa (1983). Solutes Contributing to Osmotic Adjustment in Cultured Plant Cells Adapted to Water Stress. *Plant Physiol*. 73:834-843.
- Haupt-Herting, S., K. Klug and H.P. Fock (2001). A new approach to measure gross CO₂ fluxes in leaves. Gross CO₂ assimilation, photorespiration, and mitochondrial respiration in the light in tomato under drought stress. *Plant Physiology*. 126:388-396.
- Hayat, M.A. (1972). *Basic Electron Microscopy Techniques*. Van Nostrand. Reinhold. U.S.A.
- Hendry, G.A. (1999). Plant Pigments. In: *Plant Biochemistry and Molecular Biology*. Lea, P.J. and R.C. Leegood. Ed. Second Edition. Wiley. Pp. 219-234.
- Hu, S. (1960). The Economic Botany of the Paulownias. *Economic Botany*. 14(1):11-27.
- Johnson, F.A. and J.N. Owens (1985). Peroxidase activity in relation to suberization and respiration in white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) seedling roots. *Plant Physiology*. 79:103-107.
- Jones, G.H. (1992). *Plants and Microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology*. Second Edition. Cambridge University Press. Great Britain. pp. 190-267.

- Jordan, W.R., K.W., Brown, and J.C., Thomas (1975). Leaf age as a determinant in stomatal control of water loss from cotton during water stress. *Plant Physiology*. 56:595-599.
- Killingbeck, K.T. and W.G. Whitford (2001). Nutrient resorption in shrubs growing by design, and by default in Chihuahuan Desert arroyos. *Oecologia* 128: 351-359.
- Larcher, W. (1980). *Physiological Plant Ecology*. Second Edition. Springer, Heidelberg, Germany.
- Larcher, W. (1995). *Physiological Plant Ecology*. Third Edition. Springer, Heidelberg, Germany.
- Lea, P.J. (1999). Nitrogen Metabolism. In: *Plant Biochemistry and Molecular Biology*. Lea, P.J. and R.C. Leegood Ed. Second Edition. Wiley. Great Britain. pp. 182-183.
- Leegood, R.C. (1999). Photosynthesis in C₃ Plants: The Benson–Calvin Cycle and Photorespiration. In: *Plant Biochemistry and Molecular Biology*. Lea, P.J. and R.C. Leegood (Ed.). Second Edition. Wiley. U.S.A. pp. 29-50.
- López, T.M. (1995). *Resistencia de las Plantas*. Ed. Trillas. México. Pp. 68 y 69.
- Lyer, S. and A. Caplan (1998). Products of Proline Catabolism can Induce Osmotically Regulated Genes in Rice. *Plant Physiology*. 116:203-211.
- MacAdam, J.W., R.E. Sharp and C.J. Nelson (1992). Peroxidase activity in the leaf elongation zone of tall fescue. *Plant Physiology*. 99:879-885.
- Mathews, Ch.K., and K.E. van Holde (1990). *Biochemistry*. The Benjamin Cummings. United States. pp. 139-148.
- Matthews, M.A., E., Van Volkenburgh and J.S. Boyer (1984). Acclimation of leaf growth to low water potentials in sunflower. *Plant Cell Environ*. 7:199-206.

- Munné-Bosch, S. and L. Alegre (2000). The xanthophyll cycle is induced by light irrespective of water status in field-grown lavender (*Lavandula stoechas*) plants. *Physiologia Plantarum*. 108:147-151.
- NCSS 2000 (2000). Statistical Software. Kaysville, Utah.
- Opik, H. and S. Rolfe (2005). *The Physiology of Flowering Plants*. Fourth Edition. Cambridge University Press. United Kingdom. pp. 24-352.
- Parsons, L.R. (1987). Respuestas de la planta a la deficiencia de agua. En: Mejoramiento de plantas en ambientes poco favorables. Christiansen, M.N. y Ch. F. Lewis Eds. Editorial Limusa. México. pp. 211-231.
- Pic, E., B., Teyssendier de la Serve, F., Tardieu and O. Turc (2002). Leaf senescence induced by mild water deficit follows the same sequence of macroscopic, biochemical, and molecular events as monocarpic senescence in pea. *Plant Physiology*. 128:236-246.
- Pressey, R. (1990). Anions activate the oxidation of indolacetic acid by peroxidases from tomato and other sources. *Plant Physiol*. 93:798-804.
- Quiroga, M., C. Guerrero, M.A. Botella, A. Barceló, I. Amaya, M.I. Medina, F.J. Alonso, S. Milrad, H. Tigier and V. Valpuesta (2000). A tomato peroxidase involved in the synthesis of lignin and suberin. *Plant Physiology*. 122:1119-1127.
- Randall, S.A., J.T. Philip and E.L. Fiscus (1977). Water stress effects on the content and organization of chlorophyll in mesophyll and bundle sheath chloroplasts of maize. *Plant Physiol*. 59:351-353.

- Reimers, P.J., A. Guo and J.E. Leach (1992). Increased activity of a cationic peroxidase associated with an incompatible interaction between *xanthomonas oryzae* pv *oryzae* and Rice (*Oriza sativa*). *Plant Physiol.* 99:1044-1050.
- Rincones, C. (1997). Variación del contenido de prolina en ocho variedades de caña de azúcar a cuatro niveles de humedad en el suelo. *Caña de Azúcar.* 15(1):3-16.
- Roden, J.S. and M.C. Ball (1996). The effect of elevated [CO₂] on growth and photosynthesis of Two *Eucalyptus* species exposed to high temperatures and water deficits. *Plant Physiology.* 111:909-919.
- Rodríguez, M.M.A., A. Maurer, A.H. Rodríguez and J.G. Perry (2003). Glutathione Peroxidase genes in *Arabidopsis* are ubiquitous and regulated by abiotic stresses through diverse signaling pathways. *The Plant Journal.* 36:602-615.
- Rodriguez, R. and R. Redman (2005). Balancing the generation and elimination of reactive oxygen species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 102(9):3175-3176.
- Sairam, R.K. and D.C. Saxena (2000). Oxidative Stress and Antioxidants in Wheat Genotypes: Possible Mechanism of water Stress Tolerance. *J. Agronomy & Crop Science.* 184:55-61.
- Shinozaki, K. and K. Yamaguchi-Shinozaki (1997). Gene Expression and Signal Transduction in Water-Stress Response. *Plant Physiol.* 115:327-334.
- Showalter, A.M. (1993). Structure and Function of Plant Cell Wall Proteins. *The Plant Cell.* 5:9-23.
- Stewart, C.R., S.F. Boggess, D., Aspinall and L.G. Paleg (1977). Inhibition of proline oxidation by water stress. *Plant Physiol.* 59:930-932.

Stuart, T.D., S. Wilkinson, M.A. Bacon and W.J. Davies (1997). Multiple signals and mechanisms that regulate leaf growth and stomatal behaviour during water deficit.

Physiologia Plantarum. 100: 303-313.

Taiz, L. and E. Zeiger (1991). *Plant Physiology*. Benjamin Cummings. First Edition.

U.S.A. pp. 229-350.

Tezara, W., V.J. Mitchell, S.D. Driscoll and D.W. Lawlor (1999). Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature*. 401:914-917.

Tuzet, A., A. Perrier and R. Leuning (2003): A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Plant, Cell and Environment*. 26:1097-1116.

Vidussi, F., H. Claustre, J.G. Bustillos, C. Cailliau and J.C. Marty (1996). Determination of chlorophylls and carotenoids of marine phytoplankton: separation of chlorophyll a from divinyl-chlorophyll a and zeaxanthin from lutein. *Journal of Plankton Research*. Vol. 18(12):2377-2382.

Virgin, H.I. (1965). Chlorophyll formation and water deficit. *Physiol. Plant*. 18:994-1000.

Wilson, K.B., D.D. Baldocchi and P.J. Hanson (2001). Leaf age affects the seasonal pattern of photosynthetic capacity and net ecosystem exchange of carbon in a deciduous forest. *Plant Cell and Environment*. 24:571-583.

Wingler, A., W.P. Quick, R.A. Bungard, K.J. Bailey, P.J. Lea and R.C. Leegood (1999).

The role of photorespiration during drought stress: an analysis utilizing barley mutants with reduced activities of photorespiratory enzymes. *Plant, Cell and Environment*. 22:361-373.

Yao, G.X. (1990). Final Technical Report of *Paulownia* Project (Phase II). International Development Research Centre (IDRC). Canada. The Chinese Academy of Forestry. China.

Zhao, H.Z., J.Ch. Ching, Y.L. Xin and G.X. Yao (1986). Paulownia in China: Cultivation and Utilization (1986). Chinese Academy of Forestry staff, Asian Network for Biological Sciences and IDRC.