

---

# EFECTO DEL NIVEL DE AGUA SOBRE EL TAMAÑO Y BIOMASA

## FOLIAR DE *Sagittaria macrophylla* (ALISMATACEAE)

---

Vicente Sánchez-Reyes, Carmen Zepeda Gómez, F. Javier Manjarrez y Laura White-Olascoaga

### RESUMEN

*Sagittaria macrophylla* Zucc. es una planta acuática endémica de México que muestra diferencias morfológicas en sus hojas emergentes. Para determinar el efecto del nivel del agua sobre el crecimiento y biomasa de las hojas de esta hidrófita, lotes de 30 plantas fueron cultivados en estanques de concreto bajo condiciones seminaturales y probando cuatro niveles de inundación (5, 15, 30 y 45cm). Durante cinco periodos de 14 días se evaluó la longitud y biomasa de las hojas completas y las estructuras (láminas y peciolas). Los valores de las plantas crecidas entre

los cuatro niveles de inundación se compararon mediante análisis de funciones discriminantes (AFD). En la mayoría de los periodos evaluados, la longitud y biomasa del peciolo se incrementó conforme el nivel de inundación fue mayor. Plantas desarrolladas en el nivel de inundación de 5cm produjeron hojas con láminas de mayor superficie en contraste con los otros niveles. En general, se encontró que el incremento de inundación implica una reducción en el área de la lámina.

---

### Introducción

Varios estudios orientados al análisis de la fenología de hidrófitas demuestran que entre los factores ambientales más importantes que influyen en su desarrollo y sobrevivencia están las características fisicoquímicas del sustrato (Wooten, 1986a, van den Brink *et al.*, 1995), el fotoperiodo (Wooten y Lamotte, 1978) y aquellas relacionadas con las fluctuaciones del nivel de agua (Lenssen *et al.*, 1999; Deegan *et al.*, 2007), tales como las variaciones en la temperatura y la concentración de algunos gases; así como la cantidad y calidad de luz (Wooten, 1986b). Los efectos de estos factores ambientales han sido investigados principalmente en las hojas debido a que son los órganos que están más expuestos

a las variaciones del ambiente. Dado que las hojas son estructuras fotosintéticas (Miller y Levine, 2004) las variaciones de su forma y tamaño modifican las tasas relativas de transpiración y asimilación de CO<sub>2</sub>, las cuales repercuten directamente en el desarrollo y asignación de biomasa para otros órganos (Gianoli, 2004).

En hidrófitas la heterofilia es una forma de expresión de plasticidad fenotípica que puede reconocerse con facilidad y se ha asociado principalmente a cambios en el nivel de agua (Wells y Pigliucci, 2000; Hayashi y Rosenberry, 2002; Dorken y Barrett, 2004). Particularmente en el género *Sagittaria*, las variaciones interespecíficas del tipo y la forma de las hojas (Bogin, 1955; Bloedel y Hirsch, 1979) dependen de la profundidad del agua en el que las plantas cre-

cen, y pueden ser una estrategia que determina la habilidad de la planta para sobrevivir en un hábitat particular (Wooten, 1986b). El efecto del nivel de agua en la asignación de biomasa sobre el suelo de las hidrófitas, se ha evaluado bajo distintas condiciones ambientales (laboratorio, invernadero, campo), en diferentes periodos (Warwick y Brock, 2003; Deegan *et al.*, 2007), o por periodos sistemáticos (Fritz *et al.*, 2004; Paillisson y Marion, 2006), así como durante la etapa de crecimiento y considerando distintos individuos. Sin embargo, conocer las variaciones morfológicas particulares que las hidrófitas presentan durante la mayor parte de su ciclo de vida, permite comprender el fenómeno de la heterofilia y sus implicaciones ecológicas (Villani y Etnier, 2008), sobre todo si se trata de

especies con rangos de distribución limitados y hábitats deteriorados.

*Sagittaria macrophylla* Zucc. es una hidrófita emergente que se distribuye en la cuenca del río Lerma y Valle de México, en la parte central del altiplano mexicano (Novelo y Lot, 2005). Es una especie que desafortunadamente está amenazada de extinción por la pérdida de su hábitat. Sus renuevos se desarrollan principalmente de tubérculos y rizomas que funcionan como estructuras de perennación (Haynes y Holm-Nielsen, 1994), e igual que el resto de los integrantes del género presenta secuencias ontogenéticas del tipo heteroblástico, con hojas lanceoladas emergentes dispuestas en roseta (Novelo y Lot, 2005).

Debido a que poco se conoce sobre la historia natural de

---

### PALABRAS CLAVE / Biomasa / Heterofilia / Hidrófita Emergente / Nivel de Agua / *Sagittaria macrophylla* /

Recibido: 15/02/2012. Modificado: 04/09/2012. Aceptado: 01/10/2012.

**Vicente Sánchez Reyes.** Maestro en Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México (UAEM), México. Estudiante de Posgrado, Facultad de Ciencias, UAEM, México. e-mail: chentes10@hotmail.com

**Carmen Zepeda Gómez.** Doctora en Ciencias Ambientales,

UAEM, México. Profesora-Investigadora, UAEM, México. Dirección: Facultad de Ciencias, UAEM. Instituto Literario No. 100 Col. Centro. CP. 50000. Toluca Estado de México. México. e-mail: zepedac@uaemex.mx

**F. Javier Manjarrez Silva.** Doctor en Ecología. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Profesor-Investigador, UAEM, México. e-mail: jsilva@ecologia.unam.mx

**Laura White Olascoaga.** Maestra en Ciencias, UNAM, México. Profesora-Investigadora, UAEM, México. e-mail: laurawhiteo@yahoo.com.mx

## EFFECT OF WATER LEVEL ON THE SIZE AND LEAF BIOMASS OF *Sagittaria macrophylla* (ALISMATACEAE)

Vicente Sánchez-Reyes, Carmen Zepeda Gómez, F. Javier Manjarrez and Laura White-Olascoaga

### SUMMARY

*Sagittaria macrophylla* Zucc. is an endemic aquatic plant of Mexico that shows morphological differences in emergent leaves. To determine the effect of water level on growth and biomass of the leaves of this hydrophyte, batches of 30 plants were grown in concrete tanks under semi-natural conditions and tested four flood levels were tested (5, 15, 3 and 45cm). During five periods of 14 days each, length and biomass of leaves (blades and petioles) were evaluated. The values for

plants grown from the four flood levels were compared using discriminant function analysis (DFA). In most of the evaluated periods petiole length and biomass increased as the flood level was raised. Plants grown in 5cm flood level produced leaves with blades of larger area in contrast to the other levels. Generally, it was found that increasing flood implies a reduction in the area of the sheet.

## EFEITO DO NÍVEL DE ÁGUA SOBRE O TAMANHO E BIOMASSA FOLIAR DE *Sagittaria macrophylla* (ALISMATACEAE)

Vicente Sánchez-Reyes, Carmen Zepeda Gómez, F. Javier Manjarrez e Laura White-Olascoaga

### RESUMO

*Sagittaria macrophylla* Zucc. é uma planta aquática endêmica de México que mostra diferenças morfológicas em suas folhas emergentes. Para determinar o efeito do nível da água sobre o crescimento e biomassa das folhas desta hidrófita, lotes de 30 plantas foram cultivados em tanques de concreto sob condições seminaturais e provando quatro níveis de inundação (5, 15, 30 e 45 cm). Durante cinco períodos de 14 dias se avaliou a longitude e biomassa das folhas completas e as estruturas (lâminas e pecíolos). Os valores das plantas crescidas en-

tre os quatro níveis de inundação foram comparados mediante análises de funções discriminantes (AFD). Na maioria dos períodos avaliados, a longitude e biomassa do pecíolo se incrementaram conforme o nível de inundação foi maior. Plantas desenvolvidas no nível de inundação de 5cm produziram folhas com lâminas de maior superfície em contraste com os outros níveis. Em geral, se encontrou que o incremento de inundação implica uma redução na área da lâmina.

esta planta y a que su hábitat presenta un acelerado deterioro, producto de las actividades agrícolas, industriales y urbanas, el propósito de este estudio fue 1) cuantificar el efecto de la profundidad del agua sobre el tamaño y la biomasa de hojas emergentes de *S. macrophylla*, y 2) predecir las implicaciones ecológicas de la variabilidad de las hojas en un ambiente natural.

### Métodos

#### Diseño experimental

Se prepararon cuatro estanques de concreto (3,75m de longitud, 0,5m de ancho y 0,4-0,5m de profundidad), con una capa de 15cm de suelo saturado de agua. Cada estanque se subdividió en 30 celdas independientes de 25×25cm (625cm<sup>2</sup>) usando tiras plásticas de 15cm de alto. Para la obtención de plantas en cada estanque se colocaron aleatoriamente 30 tubérculos

de *S. macrophylla* a 3cm de profundidad, los cuales fueron colectados de ocho cuerpos de agua de la Cuenca Alta del Río Lerma, en el Estado de México, México.

Los estanques se mantuvieron con suelo saturado de agua hasta que más del 50% de las plantas desarrolladas presentaran hojas pecioladas. Posteriormente, tres de los cuatro estanques se inundaron gradualmente durante 30 días hasta una profundidad de 30cm, nivel de inundación que se mantuvo por una semana para la aclimatación de las plantas. Después de este tiempo, cada estanque se preparó para conservar un nivel de inundación específico. Un estanque se mantuvo con 30cm de agua, otro fue inundado hasta alcanzar un nivel de 45cm (subiendo el nivel 1cm por día) y al tercer estanque se le disminuyó diariamente el nivel de agua en 1cm, hasta llegar a 15cm de profundidad. El cuarto estan-

que se mantuvo inundado desde el inicio y hasta el final del experimento con 5cm de agua por arriba del nivel del suelo. Los niveles de inundación se mantuvieron constantes hasta el final del estudio y las plantas estuvieron sujetas a condiciones seminaturales durante el verano-otoño de 2009. El establecimiento de estos niveles de inundación se realizó tomando como base las variaciones en el nivel de agua reportada por Zepeda (2001) en poblaciones naturales de *S. macrophylla*.

A partir de que se establecieron los diferentes niveles de inundación en los estanques, se dio seguimiento al crecimiento de las plantas. Durante 10 semanas, cada 15 días se registró la longitud total de las hojas pecioladas maduras de cada planta crecida en cada nivel de inundación, así como la longitud del pecíolo y de la lámina a nivel de la vena media. Adicionalmente se estimó el área de la

lámina a partir de fotografías digitales tomadas a cada hoja con un área de referencia y analizadas mediante el software Moti Images® Plus 2.0. Las hojas maduras evaluadas en cada periodo fueron marcadas con una banda plástica.

Al término de las evaluaciones, se extrajeron 25 hojas maduras de diferentes plantas de cada estanque y a cada una se midió la longitud del pecíolo y el área de la lámina. Posteriormente cada estructura se secó en una estufa con temperatura constante de 60°C durante 72h para obtener su peso seco como estimador de biomasa.

#### Análisis de datos

Los datos obtenidos de las 100 hojas extraídas al final de la evaluación fueron empleados para estimar indirectamente la biomasa del pecíolo y la lámina de cada hoja desarrollada en los cinco periodos. Para ello se correlacionó

la longitud del peciolo y el área de la lámina con su respectivo peso seco (g). Así, las ecuaciones generadas por regresión lineal fueron sustituidas para calcular el peso seco de ambas estructuras foliares y el de la hoja completa de las plantas crecidas a diferentes niveles de inundación. Con el propósito de identificar aquellas características de las hojas que responden a la

variación en el nivel de agua y los cambios asociados a inundación prolongada, las siete variables registradas de cada hoja (longitud y biomasa de la hoja, longitud y biomasa del peciolo, longitud de la vena media, y área y biomasa de la lámina) se compararon entre los cuatro tratamientos y para los cinco periodos de evaluación mediante análisis de funciones discriminantes (AFD) por el método *Forward stepwise*. La prueba se realizó con el paquete estadístico STATISTICA 8.0. Mediante prueba de  $\chi^2$  se determinó si la producción de hojas en cada periodo de evaluación se asocia a la condición de inundación.

## Resultados

### Modelos de regresión lineal para estimación indirecta de biomasa

Para estimar indirectamente la biomasa de la lámina y el peciolo de las hojas de los diferentes tratamientos se elaboraron dos modelos de regresión simple (Figura 1). El área de la lámina se correlacionó positivamente con su respectivo peso seco ( $p < 0,0001$ ) explicando casi en su totalidad la varianza de los datos (Figura 1a). También se encontró una correlación positiva entre la longitud y el peso

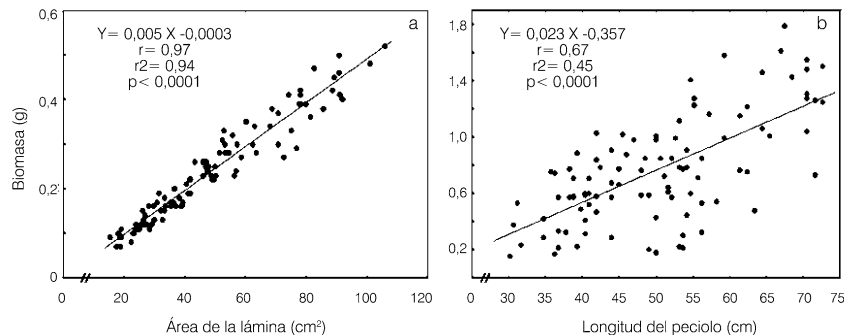


Figura 1. Modelos de regresión lineal para la estimación de biomasa de láminas y peciolos (n= 100).

seco del peciolo ( $p < 0,0001$ ), aunque la varianza explicada fue del 45% (Figura 1b). Las

ecuaciones de regresión generadas se usaron para estimar la biomasa de la lámina y el

peciolo de todas las hojas desarrolladas y evaluadas durante el experimento, lo cual permitió la comparación de la biomasa alojada en la hoja completa y en cada estructura, tanto de los diferentes periodos como de los niveles de inundación evaluados.

### Efecto de la profundidad de agua sobre el tamaño y biomasa foliar

Los AFD realizados revelan respuestas en las hojas de *S. macrophylla* para los diferentes niveles de inundación y durante los cinco periodos de evaluación. Las primeras dos funciones de los modelos obtenidos para cada periodo de evaluación fueron estadísticamente significativas ( $p < 0,05$ ) y explicaron casi el 100% de la varianza total. Los valores de Wilks' lambda para la primera función se redujeron sucesivamente de 0,52 en el primer periodo, hasta 0,08

en el quinto periodo, lo cual denota un incremento del poder discriminatorio de los modelos generados (Tabla I) y, por consiguiente, un incremento en el número de elementos (hojas) clasificados acorde al tratamiento.

En el primer periodo de evaluación, de las siete variables usadas la biomasa de la lámina mostró la mayor variación entre los tratamientos (Tabla II). Las hojas desarrolladas a 5cm de profundidad produjeron láminas de mayor biomasa que aquellas crecidas en profundidades de 15, 30 y 45cm (Tablas III y IV; Figura 2a). En los niveles de agua de 30 y 15cm se manifestaron hojas con áreas de lámina similares ( $p > 0,05$ ); mientras que para aquellas desarrolladas

TABLA I  
RESULTADOS GENERALES DE LOS ANÁLISIS DE FUNCIONES DISCRIMINANTES EN LOS CINCO PERIODOS DE EVALUACIÓN Y EL APOORTE DE CADA FUNCIÓN A LA VARIACIÓN TOTAL

Periodos de evaluación (días)	Función	Eigenvalor	Wilks' lambda	X <sup>2</sup>	g.l.	% Varianza explicada	p
1-14	1	0,83	0,52	154,59	9	94,3	0,001
	2	0,05	0,95	11,61	4	5,6	0,021
15-28	1	1,57	0,36	285,75	9	95,1	0,001
	2	0,08	0,93	21,69	4	4,8	0,001
29-42	1	2,46	0,22	340,39	9	89,1	0,001
	2	0,29	0,77	59,50	4	10,8	0,001
43-56	1	5,93	0,11	413,63	12	94,8	0,001
	2	0,30	0,75	53,34	6	5,1	0,001
57-70	1	7,72	0,08	352,58	9	96,1	0,001
	2	0,29	0,76	39,55	4	3,8	0,001

TABLA II  
SUMARIO DE LOS MODELOS GENERADOS POR ANÁLISIS DE FUNCIONES DISCRIMINANTES, VARIABLES SIGNIFICATIVAS Y APOORTE DE CADA VARIABLE A SU RESPECTIVA FUNCIÓN

Periodos de evaluación (días)	Radio de F del modelo	Variables en el modelo	Correlación variable-raíz canónica	
			Función 1	Función 2
1-14	F <sub>9, 574</sub> = 19,58*	Biomasa de la lámina <sup>2*</sup>	0,35	-0,93
		Longitud de la hoja <sup>1*</sup>	-0,09	-0,86
		Biomasa de la hoja <sup>2*</sup>	-0,06	-0,94
		Biomasa del peciolo <sup>2*</sup>	-0,48	-0,65
15-28	F <sub>9, 676</sub> = 39,26*	Biomasa de la lámina <sup>2*</sup>	0,16	-0,85
		Longitud de vena media <sup>1*</sup>	0,01	-0,48
		Biomasa del peciolo <sup>2*</sup>	-0,64	-0,65
29-42	F <sub>9, 547</sub> = 51,99*	Área de la lámina <sup>3*</sup>	0,13	-0,64
		Longitud de vena media <sup>1*</sup>	-0,06	0,16
		Longitud del peciolo <sup>1</sup>	0,63	0,39
		Área de la lámina <sup>3*</sup>	-0,11	0,76
43-56	F <sub>12, 487</sub> = 53,48*	Longitud de la hoja <sup>1</sup>	0,48	0,33
		Longitud de vena media <sup>1</sup>	0,06	0,11
		Biomasa del peciolo <sup>2*</sup>	0,68	-0,59
57-70	F <sub>9, 348</sub> = 66,75*	Longitud de la hoja <sup>1*</sup>	0,56	-0,54
		Biomasa de la hoja <sup>2*</sup>	0,56	-0,80

\* $p < 0,001$ . Unidades: <sup>1</sup>cm, <sup>2</sup>g, <sup>3</sup>cm<sup>2</sup>.

TABLA III  
 PROMEDIO  $\pm$ d.e. DE LAS VARIABLES INCLUIDAS  
 EN CADA MODELO GENERADO POR ANÁLISIS DE FUNCIONES  
 DISCRIMINANTES (POR NIVEL DE INUNDACIÓN) Y MEDIAS  
 GLOBALES DE CADA VARIABLE (TODOS LOS NIVELES  
 DE INUNDACIÓN) DE LOS CINCO PERIODOS EVALUADOS

Primer periodo				n	
Nivel de inundación	Longitud de hoja <sup>1</sup>	Biomasa de la lámina <sup>2</sup>	Biomasa de la hoja <sup>2</sup>		
5	34,5 $\pm$ 9,2	0,12 $\pm$ 0,09	0,32 $\pm$ 0,22	72	
15	34,5 $\pm$ 9,1	0,06 $\pm$ 0,05	0,30 $\pm$ 0,19	48	
30	35,0 $\pm$ 9,9	0,06 $\pm$ 0,05	0,32 $\pm$ 0,21	58	
45	39,1 $\pm$ 10,0	0,09 $\pm$ 0,08	0,42 $\pm$ 0,23	64	
Media global	35,82	0,09	0,34		
Segundo periodo					
	Biomasa del peciolo <sup>2</sup>	Longitud de vena media <sup>1</sup>	Biomasa de lámina <sup>2</sup>		
5	0,37 $\pm$ 0,14	13,11 $\pm$ 2,99	0,22 $\pm$ 0,12	89	
15	0,44 $\pm$ 0,12	12,48 $\pm$ 3,68	0,14 $\pm$ 0,10	68	
30	0,57 $\pm$ 0,16	12,67 $\pm$ 3,57	0,14 $\pm$ 0,09	61	
45	0,58 $\pm$ 0,16	13,74 $\pm$ 3,26	0,20 $\pm$ 0,14	66	
Media global	0,48	13,01	0,18		
Tercer periodo					
	Biomasa del peciolo <sup>2</sup>	Longitud de vena media <sup>1</sup>	Área de lámina <sup>3</sup>		
5	0,62 $\pm$ 0,13	16,3 $\pm$ 1,9	71,1 $\pm$ 24,1	67	
15	0,66 $\pm$ 0,10	15,8 $\pm$ 3,1	41,7 $\pm$ 20,0	59	
30	0,85 $\pm$ 0,12	16,7 $\pm$ 3,2	48,0 $\pm$ 24,3	51	
45	0,97 $\pm$ 0,16	16,8 $\pm$ 2,8	56,8 $\pm$ 31,6	54	
Media global	0,76	16,41	55,17		
Cuarto periodo					
	Área de lámina <sup>3</sup>	Longitud del peciolo <sup>1</sup>	Longitud de la hoja <sup>1</sup>	Longitud de vena media <sup>1</sup>	
5	71,06 $\pm$ 24,80	41,95 $\pm$ 4,70	58,74 $\pm$ 6,08	16,78 $\pm$ 1,78	46
15	42,48 $\pm$ 17,88	45,80 $\pm$ 5,58	62,48 $\pm$ 7,78	16,67 $\pm$ 2,63	53
30	46,68 $\pm$ 24,05	57,63 $\pm$ 6,48	74,89 $\pm$ 9,25	17,28 $\pm$ 3,23	51
45	50,78 $\pm$ 22,72	64,67 $\pm$ 5,89	82,37 $\pm$ 7,83	17,69 $\pm$ 2,62	41
Media global	52,27	52,08	69,16	17,08	
Quinto periodo					
	Longitud de hoja <sup>1</sup>	Biomasa de la hoja <sup>2</sup>	Biomasa de peciolo <sup>2</sup>		
5	53,4 $\pm$ 5,9	0,86 $\pm$ 0,17	0,50 $\pm$ 0,10	15	
15	54,3 $\pm$ 7,6	0,71 $\pm$ 0,19	0,54 $\pm$ 0,13	35	
30	73,9 $\pm$ 7,7	1,15 $\pm$ 0,22	0,94 $\pm$ 0,14	55	
45	81,7 $\pm$ 6,8	1,32 $\pm$ 0,21	1,11 $\pm$ 0,12	44	
Media global	69,56	1,07	0,85		

Unidades: <sup>1</sup> cm, <sup>2</sup> g, <sup>3</sup> cm<sup>2</sup>.

en los niveles de 30 y 45cm la diferencia fue mínima ( $F_{3,236} = 3,12$ ;  $p < 0,05$ ), aunque las láminas de mayor biomasa se produjeron a 45cm de profundidad. Las hojas crecidas a 15cm de profundidad tuvieron en promedio una longitud de 34,5cm y biomasa de 0,30g; mientras que a 45cm de profundidad estos valores se incrementaron ligeramente (39,1cm y 0,42g; respectivamente).

El modelo de AFD para el segundo periodo explicó el 95% de la varianza en la primera función (Wilks' lambda= 0,36) y mostró que la biomasa del peciolo (Tabla II y Figura 2b) se incrementa con la profundidad (Tabla III). La biomasa de la lámina y la longitud de la vena media se correlacionaron principalmente con la segunda función; sin embargo, la varianza explicada por esta úl-

tima fue mínima (4,8%). En promedio la biomasa de la lámina fue mayor para hojas desarrolladas en los niveles de agua extremos (5 y 45cm) y menor en los niveles intermedios (15 y 30cm), mientras que la longitud de la vena media fue menor a 15cm de profundidad y mayor a 45cm (Tablas III).

El AFD del tercer periodo explicó el 89,1% de la varianza en la primera función (Wilks' lambda= 0,22). Al igual que en el periodo de evaluación previo, las hojas mostraron mayor variación en la biomasa del peciolo (Tabla II) incrementándose conforme el nivel de inundación fue mayor (promedio mínimo= 0,62g y máximo= 0,97g; Tabla III) y con diferencias entre los cuatro niveles de inundación (Tabla IV; Figura 2c). Al igual que en el periodo previo, en promedio la longitud de la vena media fue menor en hojas desarrolladas a 15cm (15,8cm) y mayor a 45cm (16,8cm). El área de la lámina se correlacionó principalmente con la segunda función que explicó casi el 11% de la varianza total; la mayor diferencia se presentó entre las láminas de hojas desarrolladas a 5 y 15cm de profundidad (Tabla III).

El modelo del cuarto periodo incluyó cuatro variables morfológicas (longitud del peciolo, longitud total de la hoja, longitud de la vena media de la lámina y el área de la lámina). A pesar de que la longitud del peciolo y de la hoja se correlacionaron principalmente con la primera función (Figura 2d) que explicó el 94,8% de la varianza total (Wilks' lambda= 0,11), únicamente el área de la lámina mostró variación significativa

entre los tratamientos (Tabla II). Durante este periodo varias hojas desarrolladas en profundidades de 30 y 45cm presentaron láminas de áreas ligeramente más pequeñas con respecto al periodo previo, lo cual repercutió en el promedio (Tabla III). Este periodo de evaluación coincidió con el pico de floración para los niveles de 15, 30 y 45cm.

Previo a la senescencia de las plantas, los valores obtenidos en el AFD muestran que la primera función explicó el 96,1% de la varianza total e indican que las variaciones en la biomasa del peciolo están determinadas por su longitud (Figura 2e). La biomasa promedio del peciolo mostró diferencias en los cuatro niveles de inundación (Tabla IV). Fue menor en hojas desarrolladas a 5 y 15cm de profundidad (0,50 y 0,54g) en contraste con aquellas desarrolladas a 30 y 45cm, (0,94 y 1,11g). Durante este último periodo la longitud de la hoja siguió siendo menor a 5cm y mayor a 45cm de profundidad, sin embargo en todos los niveles de inundación hubo una reducción en la longitud promedio de la hoja con respecto al periodo previo (Tabla III). La biomasa de hojas desarrolladas a 15cm de profundidad fue menor en comparación con los demás niveles (mayor biomasa a 45cm). La diferencia de biomasa entre las hojas desarrolladas a 15cm de profundidad y aquellas desarrolladas a 5cm radicó en la biomasa de la lámina; el promedio de biomasa de láminas de hojas crecidas a 15cm fue de 0,17g y para láminas de hojas crecidas a 5cm fue más del doble (0,35g).

En general, durante todo el estudio las plantas desarrolladas con nivel de agua de 5cm produjeron hojas con características muy similares en cada periodo evaluado, como lo muestra el porcentaje de clasificación el cual se mantuvo elevado (83-93%). Las plantas en el tratamiento de 15cm desarrollaron hojas

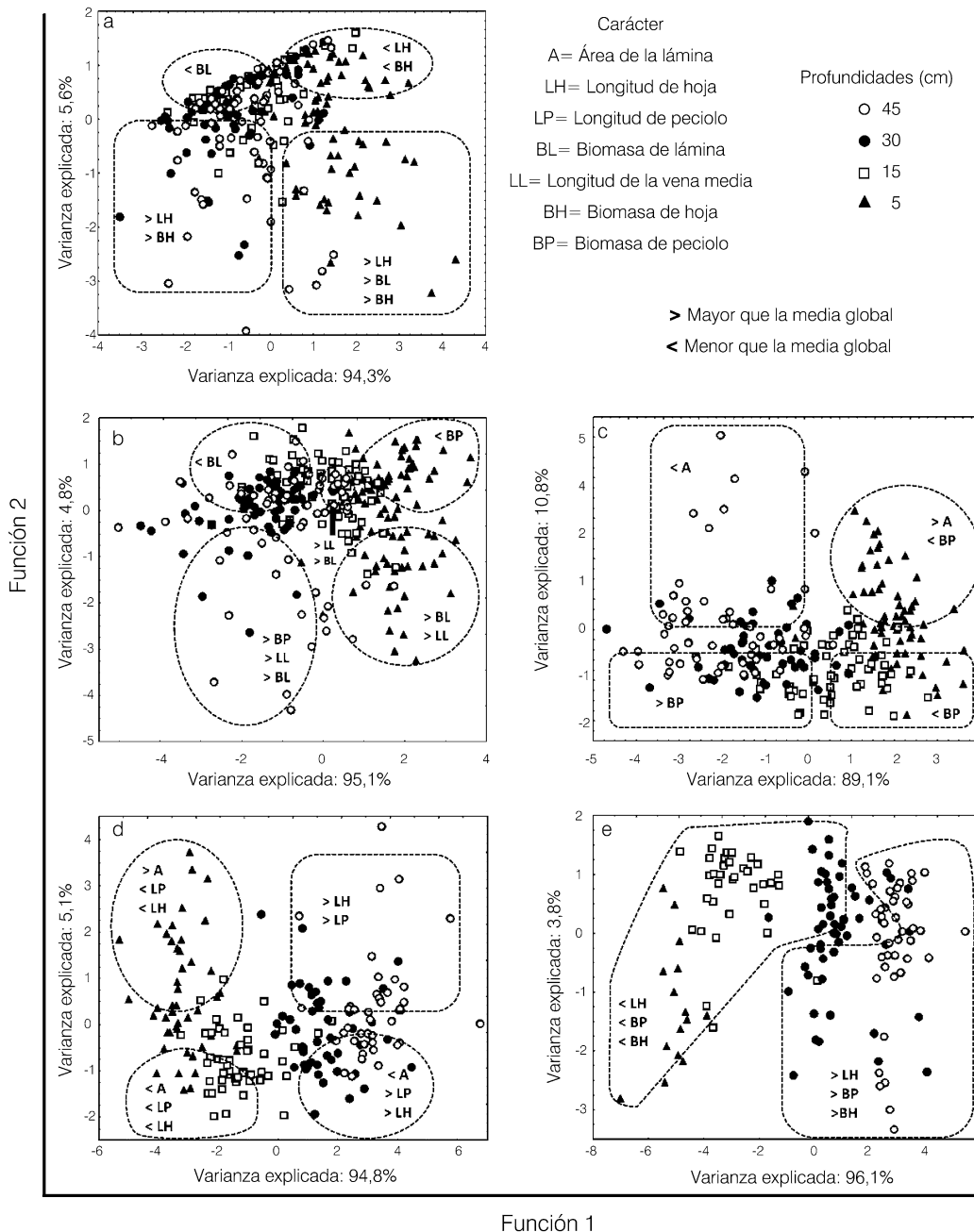


Figura 2. Gráficos de scores de las primeras dos funciones para las variables analizadas por el método *Forward stepwise*. a: primer periodo, b: segundo, c: tercer, d: cuarto, y e: quinto periodo. El área punteada encierra los elementos evaluados que se ajustan a la condición del carácter abreviado.

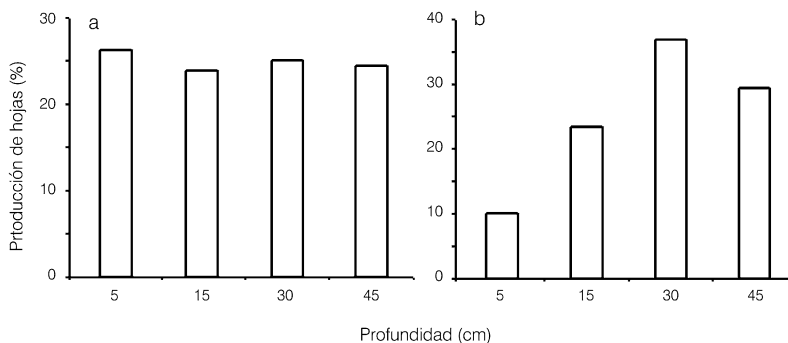


Figura 3. Producción de hojas evaluadas por nivel de inundación. a: durante los cinco periodos (n= 1097), y b: en el quinto periodo (n= 149).

que mostraron durante todo el estudio áreas de la lámina pequeñas en contraste con los otros tratamientos; como consecuencia de esto se presentó una relativa disminución en la productividad de biomasa foliar.

Por otra parte, las variables que aportaron la mayor variación en la primera función

también se correlacionaron en gran medida con la segunda función, probablemente influenciada por diferencias entre las hojas maduras producidas por planta durante cada periodo. En cada nivel de inundación los organismos produjeron entre una y tres hojas maduras durante cada periodo, y todas fueron integradas al análisis (Figura 2).

La producción de hojas por nivel de inundación durante los cinco periodos de evaluación fue similar ( $X^2_{(3)} = 0,12$ ;  $p > 0,05$ ; Figura 3a). Sin embargo, las plantas sujetas a inundación de 5cm produjeron más hojas durante los primeros tres periodos, y posteriormente la producción disminuyó hasta mostrar diferencias significativas en el quinto periodo, con respecto a las hojas producidas por plantas en los otros niveles de inundación ( $X^2_{(3)} = 15,51$ ;  $p < 0,01$ ; Tabla III y Figura 3b).

## Discusión

Los resultados indican que las hojas de *Sagittaria macrophylla* se ven afectadas por el nivel de agua en el cual crecen, de tal forma que las variaciones de este factor determinan la heterofilia de la especie.

En cada tratamiento y durante los diferentes periodos de evaluación las hojas de *S. macrophylla* respondieron de manera particular. En el primer periodo evaluado, donde las plantas se encuentran en etapas tempranas de crecimiento, se observa el primer ajuste morfológico; ello ocurre en el tamaño de las láminas, destacado por diferencias en su biomasa ante cambios en el nivel de agua. Sin embargo, en los periodos subsiguientes, además de diferencias en el tamaño de las láminas, la longitud del peciolo y su biomasa fueron las características más sensibles a la condición de inundación, ya que presentaron una tendencia a incrementarse conforme la profundidad de agua fue mayor. Este resultado es congruente

TABLA IV  
 COMPARACIÓN ENTRE LOS NIVELES DE INUNDACIÓN  
 DE CADA PERIODO EVALUADO SEGÚN LOS MODELOS  
 OBTENIDOS POR ANÁLISIS DE FUNCIONES DISCRIMINANTES

Periodo	Grados de libertad	Nivel de inundación (cm)	Valores de F		
			5	15	30
1-14	3236	15	31,67***		
		30	49,55***	1,33	
		45	40,82***	3,20*	3,12*
15-28	3278	15	41,10***		
		30	122,14***	14,51***	
		45	82,60***	24,52***	6,37***
29-42	3225	15	34,15***		
		30	93,33***	29,45***	
		45	155,15***	80,48***	12,52***
43-56	4184	15	34,24***		
		30	141,44***	56,32***	
		45	219,29***	121,68***	16,77***
57-70	3143	15	28,90***		
		30	144,18***	107,05***	
		45	242,34***	228,53***	35,78***

\*p < 0,05; \*\*\*p < 0,001.

con lo hallado por Wooten (1986b) en hojas previas a la antesis para seis especies de *Sagittaria*; su estudio revela que la longitud y ancho de las láminas disminuyen cuando las plantas están sumergidas; mientras que, la longitud de los peciolo aumenta.

El alargamiento de hojas o de tallos es una respuesta conocida en muchas hidrófitas para contrarrestar la hipoxia que predomina en la zona de la raíz en suelos inundados, ya que esta condición es la responsable de inhibir la respiración aeróbica y de producir toxinas por compuestos reducidos que limitan la sobrevivencia (Sculthorpe, 1967; Crawford, 1982; Schussler y Longstreth, 1996; Voesenek, 2006). En algunas especies subacuáticas se conoce que cuando crecen bajo condiciones de anoxia incrementan la expresión de genes relacionados con el alargamiento de tallos y el metabolismo de azúcares, para mantener su crecimiento (Das y Uchimiya, 2002), a diferencia de las hidrófitas sumergidas, que activan genes involucrados en eventos fisiológicos que controlan la producción energética, regulación del pH y crecimiento celular (Harada *et al.*, 2005). El alargamiento del

peciolo de *S. macrophylla*, asociado al aumento de la profundidad del agua, es una estrategia para satisfacer la demanda de oxígeno en las partes subterráneas (vía aerénquima) y evitar la muerte de las plantas. Como en otras plantas (Das *et al.*, 2005; Fukao *et al.*, 2006), es probable que en *S. macrophylla* existan controles químicos relacionados con la activación de ciertos genes y que estén determinando las respuestas de alargamiento y desarrollo de la heterofilia.

En hidrófitas emergentes el seguimiento de los órganos fotosintéticos desarrollados durante la mayor parte de su ciclo vital permite estimar la producción primaria sobre el suelo, que evidentemente repercute en la asignación de biomasa para órganos desarrollados bajo el suelo. Villani y Etnier (2008) observaron en *Nymphaea odorata* Aiton que la mayor productividad de hojas ocurre durante la etapa de crecimiento, sugiriendo que ello favorece el desarrollo de nuevos órganos ajustados a las condiciones ambientales predominantes. Las plantas de *S. macrophylla* crecidas a 5cm de profundidad presentaron la mayor producción de hojas durante el segundo periodo de evaluación, cuando ocurrió el

pico de floración. En plantas con niveles de agua de 15, 30 y 45cm el mayor número de hojas se observó en el tercer periodo evaluado, y después de esto tuvo lugar una disminución en el número de hojas por planta y en sus dimensiones, lo que coincidió con la aparición de los escapes. En algunas plantas anfibias se ha observado que la tasa de crecimiento declina después de la floración debido a que el potencial hídrico en los individuos decrece, provocando estrés hídrico (Robe y Griffiths, 2000). Aunado a variaciones en

el nivel de agua también es probable que el fotoperiodo estacional participe en la inducción de cambios en el tamaño de las hojas de *S. macrophylla*, tal como se ha observado en *N. odorata* (Villani y Etnier, 2008).

La exhibición de láminas foliares de mayor tamaño por plantas desarrolladas en agua somera (5cm de profundidad) puede estar relacionado con el acceso al CO<sub>2</sub> atmosférico, ya que las plantas en los otros tratamientos evidentemente sufrieron diversos cambios funcionales y demandas fisiológicas en las hojas, producto de las modificaciones en el nivel de agua durante la etapa temprana de crecimiento. Aunque las plantas crecidas a 5cm de profundidad presentaron peciolo cortos, es posible que las láminas de mayor tamaño favorecieran la producción de un mayor número de rametos en comparación con los demás niveles de inundación (dos por planta en el nivel de 5cm y uno por planta en los tratamientos de 15, 30 y 45cm). Bajo este diseño experimental los modelos estadísticos generados indican que las variaciones en el tamaño de las láminas (tanto en área como en la longitud de la vena media) por efecto del nivel de agua son

explicadas en un bajo porcentaje, lo cual permite suponer que existen otros factores que participan en la determinación del tamaño de las láminas, como son las variaciones estacionales (Caye y Meinesz, 1985) o el acceso a los nutrientes del suelo (Dorken y Barrett, 2004).

Por otra parte, se conoce que las hidrófitas emergentes transpiran en exceso durante el día, por lo que una reducción en la disponibilidad de agua, aún en sequías incipientes, activa la biosíntesis de ácido abscísico (ABA) como medida de protección contra la pérdida de agua, incrementando el cierre estomático y reduciendo a su vez la captura de CO<sub>2</sub> (Young y Horton, 1985; Arriaga *et al.*, 2010). Al respecto, es muy probable que las plantas de *S. macrophylla* reduzcan el tamaño de sus láminas por acción del ABA al experimentar una reducción en el nivel de agua, tal y como se observó en las plantas desarrolladas en el nivel de agua de 15cm, ya que este nivel se estableció después de que las plantas estuvieron sometidas a 30cm de inundación.

Las hidrófitas han desarrollado en sus historias de vida estrategias en respuesta a la inundación natural (Bunn y Arthington, 2002) por lo que ciertos autores como Minorsky (2003) y Gianoli (2004) han sugerido que la heterofilia en hidrófitas es una respuesta que puede incrementar el *fitness* con el fin de reducir el daño de hojas por fuerzas mecánicas o bien para disminuir la pérdida de agua y hacer más eficiente la fotosíntesis. La formación de un dosel denso de hojas de *S. macrophylla* en los cuerpos de agua someros proporcionaría un excelente refugio para diversas especies de insectos, anfibios y reptiles; sin embargo, el alargamiento del peciolo en respuesta al incremento de la profundidad puede resultar en una situación difícil para afrontar otras condiciones de estrés como, por ejemplo, la acción del viento, el oleaje o la desecación en cuerpos de agua temporales o

intermitentes, por lo que el balance de costos por la planta hacia otros órganos (flores, frutos y estructuras bajo el suelo) potencialmente puede afectarse de forma negativa (Brock *et al.*, 1987), convirtiéndose en un factor determinante de sobrevivencia.

#### AGRADECIMIENTOS

El primer autor agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada (N° 329168/234064 y a Crystian S. Venegas Barrera por el apoyo en los análisis estadísticos.

#### REFERENCIAS

- Arriaga A, De la Cruz GH, Ortiz JG (2010) *Relaciones Hídricas en las Plantas*. Universidad Nacional Autónoma de México. Iztacala, México. . FES Iztacala, México. 123 pp.
- Bloedel CA, Hirsch AM (1979) Developmental studies of the leaves of *Sagittaria latifolia* and their relationship to the leaf-base theory of monocotyledonous leaf morphology. *Can. J. Bot.* 57: 420-434.
- Bogin C (1955) Revision of the genus *Sagittaria* (Alismataceae). *Mem. N. Y. Bot. Gard.* 9:179-233.
- Brock TC, van der Velde G, van de Steeg HM (1987) The effects of extreme water level fluctuations on the wetland vegetation of a nymphaeid-dominated oxbow lake in The Netherlands. *Arch. Hydrobiol.* 27: 57-73.
- Bunn SE, Arthington AH (2002) Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Env. Manag.* 30: 492-507.
- Caye G, Meinesz A (1985) Observations on the vegetative development, flowering and seeding of *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson on the Mediterranean coasts of France. *Aquat. Bot.* 22: 277-289.
- Crawford RMM (1982) Physiological responses to flooding. En Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H (Eds.) *Encyclopedia of Plant Physiology*. Vol. 12B. *Physiological Plant Ecology II*. Springer. Berlin, Alemania. pp. 453-477.
- Das A, Uchimiya H (2002) Oxygen stress and adaptation of a semi-aquatic plant: rice (*Oryza sativa*). *J. Plant Res.* 115: 315-320.
- Das KK, Sarkar RK, Ismail AM (2005) Elongation ability and non-structural carbohydrate levels in relation to submergence tolerance in rice. *Plant Sci.* 123: 1468-1479.
- Deegan BM, White SD, Ganf GG (2007) The influence of water level fluctuations on the growth of four emergent macrophyte species. *Aquat. Bot.* 86: 309-315.
- Dorken ME, Barrett SCH (2004) Phenotypic plasticity of vegetative and reproductive traits in monoecious and dioecious populations of *Sagittaria latifolia* (Alismataceae): a clonal aquatic plant. *J. Ecol.* 92: 32-44.
- Fritz KM, Evans MA, Feminella JW (2004) Factors affecting biomass allocation in the riverine macrophyte *Justicia americana*. *Aquat. Bot.* 78: 279-288.
- Fukao T, Xu KN, Ronald PC, Bailey-Serres J (2006) A variable cluster of ethylene response factor-like genes regulates metabolic and developmental acclimation responses to submergence in rice. *The Plant Cell.* 18: 2021-2034.
- Gianoli E (2004) Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. En Marino H (Ed.) *Fisiología Ecológica en Plantas, Mecanismos y Respuestas a Estrés en los Ecosistemas*. EUV. Valparaíso, Chile. pp. 13-25.
- Harada T, Satoh S, Yoshioka T, Ishizawa K (2005) Expression of sucrose synthase genes involved in enhanced elongation of pondweed (*Potamogeton distinctus*) turions under anoxia. *Ann. Bot.* 96: 683-692.
- Hayashi M, Rosenberry DO (2002) Effects of ground water Exchange on the hydrology and ecology of surface water. *Ground Water* 40: 309-316.
- Haynes RR, Holms-Nielsen LB (1994) The Alismataceae. *Flora Neotropica. Mon.* 64: 1-112.
- Lenssen JPM, Menting FBJ, van der Putten WH, Blom CWPM (1999) Effects of sediment type and water level on biomass production of wetland plant species. *Aquat. Bot.* 64: 151-165.
- Miller KR, Levine J (2004) *Biología*. Prentice Hall. Boston, MA, EEUU. 1128 pp.
- Minorsky PV (2003) Heterophylly in aquatic plants. *Plant Physiol.* 133: 1671-1672.
- Novelo A, Lot A (2005) Alismataceae. En Rzedowski J, de Rzedowski GC (Eds.) *Flora Fanerogámica del Valle de México*. Instituto de Ecología. México, D.F. pp. 992-996.
- Paillasson JM, Marion L (2006) Can small water level fluctuations affect the biomass of *Nymphaea alba* in large lakes? *Aquat. Bot.* 84: 259-266.
- Robe WE, Griffiths H (2000) Physiological and photosynthetic plasticity in the amphibious, freshwater plant, *Littorela uniflora*, during the transition from aquatic to dry terrestrial environments. *Plant Cell Env.* 23: 1041-1054.
- Schussler EE, Longstreth DJ (1996) Aerenchyma develops by cell lysis in roots and cell separation in leaf petioles in *Sagittaria lancifolia* (Alismataceae). *Amer. J. Bot.* 83: 1266-1273.
- Sculthorpe CD (1967) *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Arnold. Londres, RU. 610 pp.
- Van den Brink FWB, van den Velde G., Bosman WW, Coops H (1995) Effects of substrate parameters on growth responses of eight helophytes species in relation to flooding. *Aquat. Bot.* 50: 79-97.
- Villani PJ, Etnier SA (2008) Natural history of heterophylly in *Nymphaea odorata* ssp. *Tuberosa* (Nymphaeaceae). *Northeast. Nat.* 15: 177-188.
- Voesenek LACJ, Colmer TD, Pierik R, Millenaar FF, Peeters AJM (2006) How plants cope with complete submergence. *New Phytol.* 170: 213-226.
- Warwick NWM, Brock MA (2003) Plant reproduction in temporary wetland: the effects of seasonal timing, depth, and duration of flooding. *Aquat. Bot.* 77: 153-167.
- Wells CL, Pigliucci M (2000) Adaptive phenotypic plasticity: the case of heterophylly in aquatic plants. *Persp. Plant Ecol. Evol. Systemat.* 3: 1-18.
- Wooten JW (1986a) Edaphic factors associated with eleven species of *Sagittaria* (Alismataceae). *Aquat. Bot.* 24: 35-41.
- Wooten JW (1986b) Variation in leaf characteristics of six species of *Sagittaria* (Alismataceae) caused by various water levels. *Aquat. Bot.* 23: 321-327.
- Wooten JW, Lamotte CE (1978). Effects of photoperiod, light intensity, and stage of development on flower initiation in *Sagittaria graminea* Michx. (Alismataceae). *Aquat. Bot.* 4: 245-255.
- Young JP, Horton RF (1985). Heterophylly in *Ranunculus flabellaris* Raf.: The effect of abscisic acid. *Ann. Bot.* 55: 899-902.
- Zepeda C (2001) Distribución, caracterización ecológica y etnobotánica de *Sagittaria macrophylla* y *S. latifolia* en la Cuenca Alta del Río Lerma, Estado de México. Tesis. Universidad Nacional Autónoma de México. 91 pp.