La presente tesis es publicada a texto completo en virtud de que el autor ha dado su autorización por escrito para la incorporación del documento a la Biblioteca Digital y al Repositorio Institucional de la Universidad de Guadalajara, esto sin sufrir menoscabo sobre sus derechos como autor de la obra y los usos que posteriormente quiera darle a la misma.

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

División de Ciencias Biológicas y Ambientales

Departamento de Botánica y Zoología



Comparación de la respuesta morfológica y fotosintética de plantas C₃, C₄ y CAM cultivadas en muro verde y en maceta

Tesis Presentada por el sustentante:

C. Carlos Efraín Reyes González

Como requisito parcial para obtener el grado de:

Doctor en Ciencias de Biosistemática, Ecología y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas

Zapopan, Jalisco

Febrero 2019

DECLARATORIA DE ORIGINALIDAD

A quien corresponda:

Por este conducto el abajo firmante, autor del trabajo recepcional de (Tesis) titulado: "Comparación de la respuesta morfológica y fotosintética de plantas C₃, C₄ y CAM cultivadas en muro verde y en maceta", declaro que el contenido del mismo constituye un documento inédito y original por lo que cumple con los términos de originalidad a los que se hace mención en el Artículo 73 del Reglamento General de Posgrado y el Artículo 14 Fracción I del Reglamento General de Titulación de la Universidad de Guadalajara.

ATENTAMENTE

Zapopan, Jalisco a 5 de febrero de 2019

M. en C. Carlos Efraín Reyes González

Código: 301391011

JUNTA ACADÉMICA DEL DOCTORADO EN CIENCIAS EN BIOSISTEMÁTICA, ECOLOGÍA Y MANEJO DE RECURSOS NATURALES Y AGRÍCOLAS DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA Y ZOOLOGÍA DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

PRESENTE

Por este medio nos permitimos informar a ustedes que habiendo revisado el trabajo de Tesis de DOCTORADO, titulada: "Comparación de la respuesta morfológica y fotosintética de plantas C₃, C₄ y CAM cultivadas en muro verde y en maceta", que realizó el sustentante Carlos Efraín Reyes González con número de código 301391011, este comité abajo firmante consideramos que el trabajo ha quedado debidamente concluido, por lo que ponemos a su consideración el escrito final para autorizar su impresión y programar el examen de titulación respectivo para el día 28 de febrero de 2019.

Sin otro particular agradecemos de antemano la atención que se sirva brindar a la presente y aprovechamos la ocasión para enviarle un cordial saludo.

Atentamente

Zapopan, Jalisco a 5 de febrero de 2019

Dra. Martha Isabel Torres Morán

Directora de Tesis

Dra. Blanca Catalina Ramírez Hernández

Dr. Liberato Portillo Martínez

Asesora del comité particular

Asesora del comité particular

Dr. Miguel Angel Macías Rodríguez

Dra. Patricia Zarazúa Villaseñor

Miembro del jurado externo

Miembro del jurado externo

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA



Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

Doctorado en Ciencias en Biosistemática, Ecología y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas

Comparación de la respuesta morfológica y fotosintética de plantas C3, C4 y CAM cultivadas en muro verde y en maceta

Por

Carlos Efraín Reyes González

Tesis presentada como requisito parcial para obtener el grado de Doctor en Ciencias en Biosistemática, Ecología y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas.

Aprobada por:

Dra. Martha Isabel Torres Morán

Directora de tesis

Dra. Blanca Catalina Ramírez Hernández

Asesor del comité particular

Dr. Liberato Portillo Martínez

Asesor del comité particular

Dr. Miguel Ángel Macías Rodríguez

Miembro del jurado externo

Dra. Patricia Zarazúa Villaseñor

Miembro del jurado externo

Banca C. Practicy 24 oct 2018

Agradecimientos

A mi directora de tesis Dra. Martha Isabel Torres Morán, por su incansable labor y compromiso con este proyecto, además de su gran calidez humana.

A mis asesores internos Dra. Blanca Catalina Ramírez Hernández y al Dr. Liberato Portillo Martínez, por otorgarme su orientación constante y apoyarme en el proceso de la estancia.

A mis asesores externos Dr. Miguel Ángel Macías Rodríguez y Dra. Patricia Zarazúa Villaseñor, por los cursos que ofrecen en el doctorado y que tuve la oportunidad de tomar, además de su arduo trabajo en la revisión de este documento.

A mis amigos y colegas del CUCBA, en especial del laboratorio, Paulina, Carla Vanessa, Martha Escoto, Guillermo, Mari Cruz, Alejandro, Vero, Marcela quienes hicieron de estos años no sólo un crecimiento académico sino humano. A quienes siempre llevaré en mis pensamientos por los grandes momentos que pasamos juntos.

A mis padres Laura Estela González Cuevas y Alberto Reyes Sánchez, a quienes admiro como personas y profesionistas y a quienes agradezco por apoyarme en todas mis decisiones y personales y académicas.

A mis hermanos Andrés y Alberto, con quienes he compartido los momentos más importantes de mi vida, y este es uno de ellos.

A la Universidad de Guadalajara, que fue mi casa de estudios en licenciatura y ahora en doctorado, por permitir el desarrollo de mi investigación dentro de sus instalaciones.

A CONACyT por el apoyo como becario durante los estudios para la obtención de este grado académico.

Comparación de la respuesta morfológica y fotosintética de plantas C₃, C₄ y CAM cultivadas en muro verde y en maceta Carlos Efraín Reyes González

Resumen

La creciente necesidad de incrementar las áreas verdes ambientes urbanos en de todo el mundo, y el desarrollo de la tecnología conocida como muros verdes, ha impulsado la investigación sobre todos los elementos que componen esta tendencia. La Organización Mundial de la Salud (OMS) ha sugerido que cada ciudad debe tener un mínimo de 9 m² de espacio verde por persona. Una cantidad óptima se ubicaría entre 10 y 15 m². Sin embargo, la Organización de las Naciones Unidas (ONU) estima que, en América Latina, el 90% de la población vive en ciudades que no cumplen con este requisito. Por otra parte, se ha dejado un poco de lado la propuesta de especies que puedan adaptarse a este tipo de producción vertical. En el presente trabajo, se realizó una comparación entre especies de los grupos metabólicos C₃, C₄ y CAM, en muro verde y maceta, tomando como base variables morfológicas y fisiológicas. Se encontró que, en los tres diferentes grupos metabólicos, existen especies capaces de adaptarse sin cambio significativo en medidas de tamaño y grosor de la hoja, así como el dosel de la planta. Dentro de los parámetros fisiológicos considerados, la tasa fotosintética tuvo diferencia significativa únicamente en las especies del grupo metabólico C₃. En todos los grupos, se encontraron especies que presentaron mayores tasas fotosintéticas y se adaptaron mejor a las condiciones de muro verde frente a las condiciones de maceta. Las especies que se adaptaron mejor en muro verde, en el grupo C₃ fueron Nephrolepis exaltata var. bostoniensis y N. biserrata; en el grupo C₄ Chlorophytum comosum y Liriope spicata y finalmente en el grupo CAM, Graptopetalum macdougalli y Kalanchoe fedtschenkoi.

Comparison of morphological and photosynthetic response of plants C₃, C₄ and CAM cultivated in green wall and potted

Carlos Efraín Reyes González

Abstract

The need to increase green areas in the urban environment in cities around the world and the development of technology known as green walls, has driven research on all the elements that make up this trend. The World Health Organization has suggested that each city should have a minimum of 9 m² of green space per person. An optimal amount would be between 10 and 15 m². However, the United Nations Organization (UNO) estimates that in Latin America, 90% of the population lives in cities that do not meet this requirement. On the other hand, the proposal of species that can adapt to this type of vertical production has been left aside. In the present work, a comparison was made between species of the C3, C4, and CAM metabolic groups in green walls and pots. Comparison was based on morphological and physiological variables. Results show that in three metabolic groups there are species able to adapt without significant change in size and thickness measurements of the leaf, as well as the canopy of the plant. Within the considered physiological parameters, the photosynthetic rate had a significant difference only in the species of the C₃ metabolic group. In all groups, species adapting more easily than other to green wall were found; for C₃ were Nephrolepis exaltata var. bostoniensis and N. biserrata; in group C₄ Chlorophytum comosum and Liriope spicata, and among the CAM, Graptopetalum macdougalli and Kalanchoe fedtschenkoi.

Tabla de contenido

| Resumen | i |
|---|----|
| Abstract | |
| | |
| I. Introducción | |
| 2.1 Hipótesis | |
| 2.2 Objetivo | 2 |
| III. Marco teórico | 3 |
| 3.1 El rol de las áreas verdes en zonas urbanas | 3 |
| 3.2 Los muros verdes y sus elementos | 3 |
| 3.3 Diferencias fisiológicas entre grupos metabólicos C ₃ , C ₄ , y CAM | g |
| 3.4 Criterios de selección para especies en un muro verde | 13 |
| 3.5 Antecedentes de normatividad | 14 |
| 3.6 Características de las especies para considerarse en muros verdes | 15 |
| Grupo metabólico C₃ | 15 |
| Grupo metabólico C₄ | 16 |
| Grupo metabólico CAM | 16 |
| 3.7 Plasticidad fenotípica y los parámetros que la representan | 17 |
| 3.8 Medición de parámetros fotosintéticos | 18 |
| Mediciones de intercambio de gases | 18 |
| IV. Materiales y métodos | 21 |
| 4.1 Ubicación del experimento | 21 |
| 4.2 Material vegetal | 21 |
| 4.3 Diseño del experimento | 24 |
| 4.4 Análisis de datos | 27 |
| V. RESULTADOS Y DISCUSIÓN | 28 |
| 5.1 Variables morfológicas | 28 |
| 5.2 Estomas | 31 |
| 5.3 Variables fisiológicas | 33 |
| 5.4 Análisis de Componentes Principales por grupo metabólico | 36 |

| Grupo metabólico C₃ | 36 |
|--|------------|
| Grupo metabólico C₄ | 39 |
| Grupo metabólico CAM | 43 |
| VI. Conclusiones | 47 |
| Literatura citada | 48 |
| Anexo | 54 |
| Lista de figuras | |
| Figura 1. Procesos bióticos y abióticos y colaboraciones multidisciplinarias en la integra | ación de |
| un sistema de vegetación vertical o muro verde. Tomado de Urrestarazu y Burés (2009) | 8 |
| Figura 2. Fórmula general de la fotosíntesis (Lüttge, 2004) | 9 |
| Figura 3. Especies del grupo metabólico C ₃ . A) Nephrolepis cordifolia, B) N. exalta | ata var. |
| bostoniensis, C) N. biserrata, D) Tradescantia zebrina | 22 |
| Figura 4. Especies del grupo metabólico C ₄ . A) Chlorophytum comosum, B) Liriope spica | ıta, C) L. |
| muscari, D) Pennisetum rubrum | |
| Figura 5. Especies del grupo metabólico CAM. A) Echeveria elegans, B) E. secu | nda, C) |
| Graptopetalum macdougallii, D) Kalanchoe fedtschenkoi | 23 |
| Figura 6. Estructuras modelo para muros verdes, utilizadas en el presente estudio pa | ıra cada |
| grupo metabólico de plantas | 24 |
| Figura 7. Comparación de estomas del envés en especies de metabolismo C ₃ en | muro y |
| maceta. A1) Nephrolepis cordifolia en muro, A2) N. cordifolia en maceta; B1) N. exalta | ata var. |
| bostoniensis en muro, B2) N. exaltata var. bostoniensis en maceta; C1) N. biserrata en muro | , C2) N. |
| biserrata en maceta; D1) Tradescantia zebrina en muro, D2) T. zebrina en maceta | 31 |
| Figura 8. Comparación de estomas del envés en especies de metabolismo C ₄ en | muro y |
| maceta. A1) Chlorophytum comosum en muro, A2) C. comosum en maceta; B1) Liriope spi | icata en |

| muro, B2) L. spicata en maceta; C1) L. muscari en muro, C2) L. muscari en maceta; D1) Pennisetum |
|---|
| rubrum en muro, D2) P. rubrum en maceta |
| Figura 9. Comparación de estomas del envés en especies de metabolismo CAM en muro y |
| maceta. A1) Echeveria elegans en muro, A2) E. elegans en maceta; B1) E. secunda en muro, B2) E. |
| secunda en maceta; C1) Graptopetalum macdougalli en muro, C2) G. macdougalli en maceta; D1) |
| Kalanchoe fedstchenkoi en muro, D2) K. fedtschenkoi en maceta |
| Figura 10. Gráficas biplot de componentes principales para cada especie del grupo metabólico |
| C ₃ , donde se muestra la separación de los individuos de acuerdo al sistema de producción en maceta o |
| muro verde y basada en las variables agrupadas en el CP1 |
| Figura 11. Gráficas biplot de componentes principales para cada especie del grupo metabólico |
| C ₄ donde se muestra la separación de los individuos, de acuerdo al sistema de producción en maceta o |
| muro verde y basada en las variables agrupadas en el CP1 |
| Figura 12. Gráficas biplot de componentes principales para cada especie del grupo metabólico |
| CAM donde se muestra la separación de los individuos, de acuerdo al sistema de producción en |
| maceta o muro verde y basada en las variables agrupadas en el CP1 |
| |
| Lista de cuadros |
| Cuadro 1. Principales características de los grupos metabólicos (Leegood, 1993) 13 |
| Cuadro 2. Prueba t de Student en variables morfológicas de doce especies de diferente grupo |
| metabólico |
| Cuadro 3. Prueba T ² de Hotelling en doce especies de diferente grupo metabólico |
| Cuadro 4. Valores de las variables fisiológicas para plantas de los grupos C ₃ , C ₄ y CAM 34 |
| Cuadro 5. Correlación de Pearson entre fotosíntesis y conductancia estomática en los |
| tratamientos de muro y maceta para plantas de los grupos metabólicos C ₃ , C ₄ y CAM 35 |
| Cuadro 6. Valores principales y porcentaje de la variación observada representada en cada |
| componente en plantas del grupo metabólico C ₃ |
| |

| Cuadro 7. Vectores característicos asociados con la matriz de correlación para variables morfológicas y fisiológicas en plantas C ₃ |
|---|
| Cuadro 8. Valores principales y porcentaje de la variación observada representada en cada componente en plantas del grupo metabólico C ₄ |
| Cuadro 9. Vectores característicos asociados con la matriz de correlación para variables morfológicas y fisiológicas en plantas C ₄ |
| Cuadro 10. Valores principales y porcentaje de la variación observada representada en cada componente en plantas del grupo metabólico CAM |
| Cuadro 11. Vectores característicos asociados con la matriz de correlación para variables morfológicas y fisiológicas en plantas CAM |
| Cuadro 12. Resumen comparativo de las variables de los grupos metabólicos, que mostraron diferencia entre muro verde y maceta |

I. Introducción

La escasez de áreas verdes en las zonas urbanas y los problemas ocasionados por la contaminación ambiental han propiciado un mayor interés de la comunidad científica del mundo entero por desarrollar métodos y técnicas que permitan el incremento de plantas dentro del medio ambiente urbano. Por una parte, se tiene el aspecto de la salud pública, donde el punto focal es el ambiente creado por las plantas y su relación con la salud de los individuos. Los jardines y las áreas verdes han sido siempre importantes para la humanidad, según lo que mencionan Gasperi et al. (2015), en el jardín se encuentra una manera de relajarse, estar en contacto con la naturaleza en los tiempos libres, reflexionar y apreciar la agricultura, además de la relación que éste tiene con la salud humana. Incluso en países con un alto índice de personas que no tienen alto nivel socioeconómico, las personas disfrutan estar rodeadas de espacios verdes y cultivar plantas que proporcionen especias, condimentos, alimentos y elementos estéticos (Wolf, 2015).

En las grandes ciudades, como lo es Guadalajara, Jalisco, en México, se experimentan graves problemas de contaminación y por mencionar algún ejemplo en cuanto a la calidad del aire, Murillo-Tovar *et al.* (2015) realizaron mediciones diarias de partículas en suspensión de menos de 2.5 micras (PM2.5) durante 24 h y éstas excedieron el nivel recomendado por la Organización Mundial de la Salud (OMS) de 25 μg·m⁻³.

Una propuesta que contribuye a disminuir la contaminación del aire en zonas urbanas, son los muros y azoteas verdes. Actualmente hay varios tipos de estructuras reconocidas como muro verde; el tipo depende de los materiales utilizados para su construcción. Estas técnicas dieron la vuelta al mundo a partir del sistema patentado por el Francés Patrick Blanc llamado muro verde. (Blanc, 2008). La investigación y la implementación de eco-tecnologías como muros y techos verdes en Guadalajara todavía son escasas y carecen de innovaciones, estás innovaciones deberían estar

encaminadas en conocer y seleccionar materiales y especies vegetales que puedan adaptarse y sean compatibles a las condiciones climáticas de trópico seco.

En el presente trabajo, se probaron parámetros de adaptación morfológicos y fisiológicos de las plantas cultivadas en muro verde y se compararon con las plantas que crecían en maceta. Para la selección del material vegetal se consideraron plantas de metabolismo C₃, C₄ y CAM. El desarrollo de la investigación estuvo sustentado en la siguiente:

2.1 Hipótesis

Las plantas de metabolismo C_3 , C_4 y CAM responden de diferente manera a su cultivo en muro verde y maceta, y esa respuesta puede observarse en su morfología y fisiología.

2.2 Objetivo

 Comparar la respuesta morfológica y fisiológica de cuatro especies de cada grupo metabólico (C₃, C₄ y CAM) a muro verde y maceta con la finalidad de identificar cuál tipo de metabolismo se adapta mejor a muro o maceta.

III. Marco teórico

3.1 El rol de las áreas verdes en zonas urbanas

La Organización Mundial de la Salud (OMS) ha sugerido que cada ciudad debe tener un mínimo de 9 m² de espacio verde por persona. Una cantidad óptima se ubicaría entre 10 y 15 m². Sin embargo, la Organización de las Naciones Unidas (ONU) estima que, en América Latina, el 90% de la población vive en ciudades que no cumplen con este requisito. Según Carter y Butler (2008), nos encontramos ante un nuevo panorama de oportunidades para beneficiar a los componentes humanos y no humanos de los ecosistemas. Estos autores, realizaron una evaluación de los beneficios de las azoteas verdes en dos ciudades americanas y encontraron que la retención de agua de lluvia, el ahorro de energía y de temperatura, y la creación de hábitats para especies menores, son algunos de los aspectos que mejoraron cuando los edificios poseen esta área verde.

Gasperi et al. (2015) realizaron un estudio en el cual mencionan varios aspectos que se rescatan del contacto de los individuos con las plantas; en su experiencia, las áreas verdes urbanas desempeñan un rol tanto productivo, ecológico, ambiental, social, como educacional y terapéutico. De acuerdo a lo mencionado por Torres-Morán et al. (2018), son obvias las necesidades de la población humana que pueden ser solventadas por las plantas, lo cual está llamando la atención a nivel científico y técnico, lo que ha incrementado la investigación enfocada a documentar que el beneficio de las plantas va más allá de las necesidades primarias que satisfacen y de la belleza que proporcionan.

3.2 Los muros verdes y sus elementos

Cultivar plantas en áreas urbanas es posible en parte gracias a la invención del botánico francés Patrick Blanc, que utilizó el término mur végétal (muro verde) para referirse a un sistema vertical, cuya estructura está diseñada para edificios y en la cual

puede establecerse vegetación (Blanc, 2008). Este sistema está formado básicamente por cuatro elementos:

- 1. Estructura de soporte. Que puede estar formada de diversos materiales, como son el hierro, acero inoxidable o incluso madera, y que tiene la función de contener toda la estructura en donde van a crecer las plantas.
- Material impermeable. Que tiene la función de impedir el paso de la humedad al muro en donde se ubicará la paleta vegetal. Los materiales de los que puede estar formado son predominantemente termoplásticos como el policarbonato o el policloruro de vinilo (PVC).
- 3. Geotextil. Este material es quizá el más importante porque es el que permitirá tanto el desarrollo de la raíz de la planta, como el sostén y la distribución o retención de la humedad. En la patente de Blanc, se utilizan dos capas, entre las cuales se dispone la raíz de la planta y el sistema de distribución del agua y en su caso, de nutrientes. Un geotextil es una lámina permeable y flexible de fibras sintéticas, principalmente polipropileno y poliéster, las cuales se pueden fabricar de forma no tejida (non woven) o tejida (woven) dependiendo de la resistencia y capacidad de filtración deseada.
- 4. Sistema de riego controlado. Se compone de un canalón o tanque de almacenamiento al que se le agrega una mezcla de agua con nutrientes minerales hidropónicos. Dentro del tanque o canalón se coloca una bomba de agua conectada a un temporizador y a un sistema de riego por goteo y/o aspersión. La programación del riego se hace en función de las características particulares de cada muro verde, entre las cuales destacan la exposición a la luz natural o artificial, la orientación y la selección vegetal, entre otros. El riego funciona como un sistema cerrado que recupera y recicla el agua en exceso, sólo es necesario reponer el líquido que llega a evaporarse y el que consumen las plantas, así como controlar la cantidad de minerales disueltos en el agua.
- 5. Finalmente, se tiene la llamada "paleta vegetal" que se compone de las especies que se proyecte establecer en el muro.

Investigadores en geografía urbana, arquitectura y planificación del paisaje han estudiado esta forma de producción vegetal y más allá de la estructura de Blanc, han definido a los muros verdes como una red interconectada de elementos naturales y semi naturales, capaz de proporcionar funciones múltiples y servicios (Bartesaghi-Koc et al., 2017; Coma et al., 2016; Pérez et al., 2014).

Los muros verdes contribuyen a eliminar el dióxido de carbono (CO₂) del medio ambiente, reducen el ruido exterior y el uso de aire acondicionado y calefacción, en fin, los beneficios de los edificios ecológicos con muros y techos verdes, han sido estudiados, principalmente en relación con el uso del agua y el ahorro de energía en climas extremos (McFarland, 2017; Timur y Karaca, 2013; Van den Berg y Van den Berg, 2015).

Bolaños y Moscoso (2011), definen al muro verde como atrayente de avifauna (alimento, lugar de nidación, refugio), poco se ha estudiado sobre el valor de ésta tecnología como hábitat para la vida silvestre, sin embargo la presencia de sistemas de vegetación vertical aumenta significativamente la población de aves e insectos, Chiquet, et al. (2013) señalan en investigaciones realizadas en Gran Bretaña, que especies de aves como el gorrión común (*Passer domesticus*) y estornino pinto (*Sturnus vulgaris*) buscaron en estos espacios, alimento, refugio y un sitio de anidamiento.

La investigación sobre esta tecnología en Guadalajara y su relación con los procesos bióticos podría dirigirse a elaborar un registro de interacciones de artrópodos, aves, mamíferos pequeños como ardillas, entre otras especies que puedan verse beneficiadas de este sistema de vegetación vertical.

Por otra parte, el concepto de sistema de vegetación vertical incluye un gran número de variables como es la diversidad de especies vegetales, tipo de materiales de soporte, control del agua y nutrientes en un sistema de riego (Perini *et al.*, 2011). La técnica que controla la irrigación y por tanto la nutrición es la hidroponía, mediante la preparación de soluciones nutritivas que contienen fertilizantes diluidos. Estudios en muros verdes realizados por Urrestarazu y Burés (2009), muestran que el propio dosel

vegetal puede mimetizar el sistema de riego, hacerlo pasar desapercibido e integrarlo en el paisaje urbano, esto permite disfrutar de sus ventajas sin que aparezcan visibles al observador, ya que normalmente éste prefiere ver un ambiente más "natural" y agreste, tal como ocurre en los ecosistemas naturales. Las diferencias que podemos encontrar entre la hidroponía de un muro vegetal y la hidroponía en un invernadero de hortalizas, es el grado de especialización y profundidad referente a la nutrición por especie, etapa fenológica, clima, sustratos, reciclajes de soluciones nutritivas, etc. Mientras que, en las hortalizas con mayor producción en hidroponía, como son el jitomate, pepino, lechuga y chile, existe bastante información disponible, en la hidroponía de ornamentales la información disponible es todavía insuficiente. Se ha reportado que en muros verdes es posible introducir una estructura simple y no costosa basada en un sistema hidropónico con sustrato de baja densidad y plantas de cobertura como una solución para las áreas urbanas debido a que no hay muchas maneras de aumentar la superficie de la vegetación al medio ambiente urbano, ya que es muy difícil encontrar superficies disponibles (Salas *et al.*, 2009).

En cuanto a los requerimientos relativos al medio ambiente donde pueden ser integrados los muros verdes, se pueden mencionar:

- Lumínicos, que dependen de si se dispondrá el muro en exterior (sol) o interior (sombra). Existen plantas que requieren para su desarrollo lugares con plena exposición solar, otras se desarrollan en ambientes sombreados, y algunas pueden soportar sombra y plena exposición. Este factor es determinante para ubicar la planta de acuerdo a la orientación dentro del proyecto.
- Demanda hídrica: necesidades de agua de la planta. Es un factor muy importante pues a partir de éste, el diseño podría necesitar mecanismos de riego y drenaje y una mayor complejidad en la estructura.
- Clima: incluye aspectos sobre la adaptabilidad de la planta a condiciones de temperatura y humedad, así como la resistencia a cambios extremos como heladas, granizadas, entre otros. La variable clima se relaciona con el rango

altitudinal. Algunas plantas pueden tener amplia distribución y soportar variedad de climas, por lo que se considera importante su uso; otras en cambio, necesitan climas y/o microclimas específicos, por lo que se pueden utilizar en algunos espacios puntuales de la construcción (por ejemplo: plena exposición solar y generación de sombra). Se recomienda el uso de especies locales, habituadas al clima local.

- Rango altitudinal: altura en metros sobre el nivel del mar en la que la planta se desarrolla. Dependiendo de la especie, las plantas pueden tener un amplio rango altitudinal o por el contrario, limitarse a una altitud específica.
- Conductividad eléctrica y pH: En la solución nutritiva cada grupo de plantas requiere un pH y CE específicos en el caso de hortalizas el pH óptimo es de 5.5 a 6.5.
- Nutrición: soluciones nutritivas específicas para cada grupo de planta y etapas fenológicas.
- Impacto al viento: Es importante conocer la capacidad de la planta para tolerar el viento. Debido a que las construcciones en las ciudades pueden causar cambios en la dinámica de los vientos (por ejemplo: provocando el efecto Venturi), es vital conocer si la especie seleccionada puede soportar estas condiciones que se presentarán de acuerdo al diseño y contexto geográfico aledaño al proyecto.
- Características del sistema radicular de la planta: estructura, tipo y penetrabilidad de la raíz, lo cual incidirá en las capas de geotextil que sean necesarias.
- Oxigenación: Los sistemas de vegetación vertical pueden contener un sitio de almacenaje de solución nutritiva, para la cual es recomendable utilizar una bomba de recirculación (movimiento y flujo del agua) para favorecer la oxigenación que recibirán las raíces de las plantas.
- Mantenimiento: está relacionado con la periodicidad o frecuencia con la que se debe atender al material vegetal, se buscan plantas que requieran pocas

podas (aquellas plantas con tasas de crecimiento bajas son preferidas) y baja demanda de nutrimentos (poca fertilización) y que requieran poco deshierbe.

Urrestarazu y Burés (2009) mencionan colaboraciones multidisciplinares para el desarrollo de la tecnología de muros verdes (Figura 1), sugieren que el ser humano pretende integrar arquitectura y paisajismo o lo que es en realidad la ingeniería agronómica o cultivos sin suelo aplicados al entorno urbano. Para conseguir esta pluralidad multidisciplinar, que incluyen varias técnicas y ciencias, los equipos integrantes deben poseer esta variedad de conocimientos y habilidades.

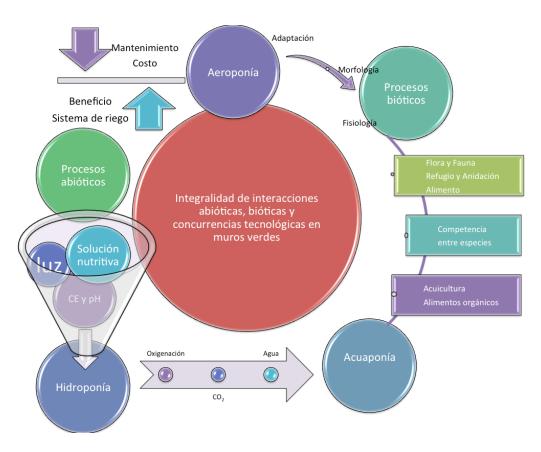


Figura 1. Procesos bióticos y abióticos y colaboraciones multidisciplinarias en la integración de un sistema de vegetación vertical o muro verde. Tomado de Urrestarazu y Burés (2009).

Más allá del desarrollo de estas técnicas, la adaptación de las plantas a esta nueva forma de producción, no se ha estudiado a profundidad y tomando en cuenta la gran diversidad de plantas que existen, quizá sería interminable el monitoreo de la capacidad de cada especie. Lo que ha sucedido en la práctica, implica el uso de especies introducidas que se encuentran disponibles en los lugares de uso de los muros y se tiende básicamente a elaborar una paleta vegetal acorde a las circunstancias medioambientales del muro verde.

3.3 Diferencias fisiológicas entre grupos metabólicos C₃, C₄, y CAM

Metabolismo C₃. La fotosíntesis de todas las plantas requiere de dióxido de carbono (CO₂), agua (H₂O) y luz; y se lleva a cabo en dos etapas: (1) la fase lumínica en donde participan la luz y el agua para la formación de dos compuestos energéticos necesarios para la formación de carbohidratos para la planta: el Adenosina trifosfato (ATP) y el Nicotinamida adenina dinucleótido fosfato (NADPH₂); y (2) la fase enzimática, en donde el ATP y el NADPH₂ se utilizan para la formación de azúcares a partir del CO₂ (Pessarakli, 1997), como se muestra en la Figura 2.

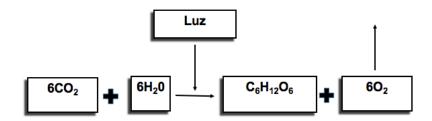


Figura 2. Fórmula general de la fotosíntesis (Lüttge, 2004).

En la fase lumínica de la fotosíntesis, la luz sirve para excitar a los electrones que se encuentran en la clorofila, estos electrones salen de la clorofila y pasan por una cadena de electrones, en la cual se forma NADPH₂ y ATP. Del agua también se obtiene el hidrógeno (H) y es aquí cuando se libera el oxígeno (O₂) a la atmósfera (Boixaderas, *et al.* 1994). En la fase enzimática, el CO₂ se une a una molécula llamada

ribulosa 1,5-difosfato, lo cual se llama fijación del CO₂, así, se obtienen dos moléculas de tres carbonos llamadas 3-PGA y con ayuda del NADPH₂ y el ATP se formarán otras dos moléculas llamadas G3P. Estas moléculas se modifican hasta la formación de la glucosa. Este proceso es llamado Ciclo de Calvin. También se caracteriza porque la captación de luz y CO₂ es durante el día, cuando los estomas están abiertos. Seis vueltas al Ciclo de Calvin forman una molécula de glucosa. Otra particularidad de este proceso, es que la planta pierde CO₂ durante el proceso de la fotosíntesis debido a la apertura de los estomas (no se cierran cuando ocurre la fotosíntesis), lo que da como resultado la fotorrespiración (Boixaderas *et al.*, 1994; Pessarakli, 1997).

Valladares, et al. (2004) mencionan que algunas especies C₃ se ven afectadas en su respuesta fisiológica al ser sometidas a estrés hídrico, disminuyendo significativamente la capacidad para secuestrar carbono atmosférico, esta característica debe considerarse en ciudades como Guadalajara, México que de acuerdo al sistema de clasificación climática de Köppen tiene un clima templado subhúmedo (García, 2004).

Metabolismo C₄. En las plantas con metabolismo C₄ el gasto energético para fijar una molécula de CO₂ requiere de 5 ATP y 2 NADPH₂, mientras que en las plantas C₃ se requieren de tres moléculas de ATP y 2 de NADPH₂. Esto puede hacer ver muy ineficientes a las plantas C₄ y CAM, sin embargo, las plantas C₃ dejan escapar la mayor parte del CO₂ que toman, y esto tiene un costo energético, resultando al final, que las plantas CAM tengan una fijación neta de CO₂ mayor a las plantas C₃ y como resultado de esto, un menor gasto de energía, pero 10 % menos eficientes que las plantas C₄. De estos tres tipos de fotosíntesis, las plantas CAM son un intermedio entre las plantas C₃ y las C₄, en lo que se refiere al gasto de energía para la fijación de CO₂. La fotosíntesis en C₄, a menudo se piensa que es sólo una adaptación que permite la eficiencia fotosintética en entornos de alta temperatura, sin embargo, hay otras características que también son necesarias (Berry y Bjorkman, 1980). En las plantas que presentan fotosíntesis C₄ o CAM, Dirks *et al.* (2016) mencionan que tienen un sistema hidráulico protector que permite el crecimiento en condiciones secas. Estudios

comparativos en zonas urbanas de Europa entre plantas con metabolismo fotosintético C_3 y C_4 señalan que ante un calentamiento urbano y mayores temperaturas, las plantas con metabolismo C_4 se han visto favorecidas.

Metabolismo CAM. El proceso de formación de alimento de este grupo de plantas es conocido como Metabolismo Ácido de las Crasuláceas (CAM). La mayoría de especies CAM, mantienen cerrados sus estomas durante el día, evitando así la pérdida de agua por evaporación, y los abren durante la noche, cuando hacen la toma de CO₂. En la noche, la planta al tomar el CO₂ del ambiente, inmediatamente lo une con una molécula llamada PEP, con la cual se transforma en un ácido de cuatro carbonos: el ácido málico. Este ácido se almacena en las grandes vacuolas y se queda ahí hasta que sea de día. En el día, el ácido málico libera el CO₂ y se transforma a un compuesto llamado piruvato. El CO2 pasa al Ciclo de Calvin normal (a partir de su unión con la molécula 1,5-difosfato de ribulosa). Debido a que los estomas están cerrados, no hay pérdida de CO₂ de ningún tipo, por lo que el sistema se hace más eficiente en cuanto al uso del agua. En sus hojas se encuentra una cantidad reducida de estomas, por lo que se reduce la pérdida de agua (Apezteguía y Rodríguez, 1999; Meyrán y López, 2003). El ATP y el NADPH₂, se forman igual que en las otras plantas no suculentas. En este grupo metabólico el gasto energético para fijar una molécula de CO₂ requiere 5.5 a 6.5 ATP y 2 NADPH₂. En el gasto de agua, son las plantas CAM las que poseen una mayor eficiencia ya que mientras una planta CAM gasta de 50 a 100 mL de agua para formar 1 g de materia seca, una planta C₄ usa 250 a 300 mL, y una planta C₃ de 400 a 500 mL (Pessarakli, 1997; Mohanty et al., 2000; Taiz y Zeiger, 2002). Las plantas CAM tienen una fijación neta mayor de CO₂ que las C₃ y solamente un 10% menor que las C₄. Aunado a esto no todas las plantas CAM son obligadas a este metabolismo, sino que existen un gran número de especies CAM facultativas a C₃, (Herrera, 2009) lo cual les da una ventaja adaptativa a cambios ambientales. En invierno, las crasuláceas se protegen de las bajas temperaturas al entrar en un estado de dormancia, en el cual reducen su respiración y por lo tanto su crecimiento. La dormancia comienza a finales del otoño y termina a inicios de la primavera, y durante este tiempo, la planta produce hormonas que inhiben el crecimiento, evitando así que sus brotes mueran por el frío. La dormancia desaparece conforme los días se alargan y desaparece el frío, junto con la aparición de hormonas que favorecen el crecimiento (March, 1988; Eichhorn et al., 1986). Experimentos realizados en relación a estrés hídrico y fotosíntesis en ambientes urbanos, Starry et al. (2014) han demostrado que, en azoteas verdes, diferentes plantas suculentas presentan distintos grados de metabolismo entre C₃ y CAM. Esto plantea cuestiones fundamentales sobre las implicaciones ecofisiológicas entre la fotosíntesis C₃ y CAM. Dos especies de metabolismo CAM ampliamente utilizadas en techos verdes, Sedum album y Sedum kamtschaticum, fueron sometidas a estrés hídrico, con el fin de comparar la ganancia diaria de carbono, las tasas de evapotranspiración Uso Eficiente del Agua (UEA) y el efecto del metabolismo CAM en el ciclo de la UEA con el aumento del estrés hídrico. Los resultados de ese experimento mostraron que S. kamtschaticum exhibió la fotosíntesis C₃ durante los primeros 14 días sin agua y superó a S. album en términos de ganancia de carbono, S. album fue la especie más tolerante a la sequía, ganando al menos tanto carbono y utilizando agua de manera más eficiente. Una de las principales funciones del metabolismo CAM en la adaptación y fotosíntesis es prolongar el agua disponible en la planta y mantener un nivel consistente, de aumento de carbono. Muchas plantas del desierto (xerófitas), con metabolismo CAM, reaccionan a la exposición al estrés ambiental, como altas temperaturas, altas radiaciones (estrés lumínico), sequía (estrés hídrico) y salinidad, presentando adaptaciones únicas de supervivencia en la fotosíntesis y otros aspectos fisiológicos, basadas en metabolitos secundarios (Dirks et al., 2016).

Cuadro 1. Principales características de los grupos metabólicos (Leegood, 1993).

| Característica | C_3 | C ₄ | CAM | |
|--|---|---|--------------------------------------|--|
| Porcentaje de la flora mundial en número de especies | 89% | <1% | 10% | |
| Hábitat típico | Distribución amplia | Sitios cálidos y praderas | Sitios xéricos y epifíticos | |
| Primer producto estable de la fijación de CO ₂ | Ácido 3-fosfoglicérico (PGA) | Malato | Malato | |
| Anatomía | Vaina del haz vascular no presente o sin cloroplastos | Vaina del haz vascular con cloroplastos (Kranz) | Suculencia celular de los tejidos | |
| Fotorrespiración | Hasta 40% de la fotosíntesis | No detectable | No detectable | |
| Punto de compensación para la asimilación de CO ₂ | 40 – 100 μL·L ⁻¹ | 0- 10 μL·L ⁻¹ | 0-10 μL·L ⁻¹ | |
| CO ₂ intracelular en luz de día | 200 | 100 | 10,000 | |
| Frecuencia estomática (estomas mm ⁻²) | 40 - 300 | 50 - 160 | 1 – 8 | |
| Gramos de CO ₂ fijado por kg de H ₂ O transpirada | 1 - 3 | 2 - 5 | 10 – 40 | |
| Tasa máxima de crecimiento (g·m²² d⁻¹) | 5-20 | 40-50 | 0.2 | |

3.4 Criterios de selección para especies en un muro verde.

Bolaños y Moscoso (2011) mencionan que la selección de especies vegetales en techos, muros y terrazas verdes, deben ser evaluadas de acuerdo a parámetros establecidos para que sean funcionales, tanto en aspectos estructurales, como en aspectos de valor agregado, limpieza del aire, controles térmicos, acústicos y estéticos, entre otros. Por otra parte, Cameron *et al.* (2014) y Salas *et al.* (2009) mencionan que la selección de las plantas debe realizarse principalmente en función de las características morfológicas y fisiológicas de la planta. Con esta base, los parámetros a tener en cuenta según esos autores, son los siguientes:

- Fenología (plantas de crecimiento lento, combinar especies con floración en distintas épocas del año y altura final de las plantas a establecer)
- Competencia entre especies
- Perenne
- Raíces pequeñas (en los jardines verticales, la mayoría de las especies de cobertura tienen un pequeño volumen radical y su manejo es mínimo)
- Resistentes a bajas temperaturas y poca intensidad lumínica
- Resistentes a la acción del viento
- Resistentes a las temperaturas extremas de la zona.
- Resistentes a radiaciones solares elevadas.
- Resistentes a niveles de contaminación de la zona urbana
- Adaptada al clima y microclima de la zona
- Bajo mantenimiento (pocas podas, lo cual está relacionado con el crecimiento lento que se busca en las plantas).

No se debe dejar a un lado el comportamiento del consumidor, oferta y demanda de especies ornamentales. Una de las razones que podrían explicar la limitada oferta de material ornamental, se debe a que el productor y el consumidor desconocen la gran diversidad de especies vegetales que existen. Al respecto, Kanuk (2005) menciona que se deben incluir estudios de mercadotecnia y comportamiento del consumidor para generar una mayor demanda.

3.5 Antecedentes de normatividad

La ausencia de una normativa para los sistemas de naturación en el estado de Jalisco, que regule la obtención del material vegetal podría aumentar el saqueo de las plantas de sus áreas naturales. Esta regulación existe solamente en la Ciudad de México donde la Norma Ambiental NADF-013-RNAT-2007 menciona que las plantas deberán ser producidas en vivero y no obtenidas de áreas naturales. La empresa proveedora de la planta deberá cumplir con lo establecido por la Ley Federal de Sanidad Vegetal, la Ley General del Equilibrio Ecológico y Protección al Ambiente, la Ley Ambiental del D.F. y las disposiciones vigentes al respecto.

Por otra parte, Bolaños y Moscoso (2011), mencionan que se debe tener en cuenta el contexto cultural, el cual genera aceptación, apropiación y disfrute de la vegetación en el proyecto. Aspectos como el valor agregado que puedan tener las especies, generarán mejoras en la forma que el usuario disfrute el proyecto, es decir, especies que tengan propiedades como aislamiento térmico y acústico, capacidad de repeler insectos, atraer avifauna, generar aromas agradables, entre otros, elevarán el sentido de pertenencia de los habitantes, mejorarán las condiciones ambientales del proyecto y la calidad de vida de sus usuarios.

3.6 Características de las especies para considerarse en muros verdes

Grupo metabólico C₃

Las especies con metabolismo C₃, comúnmente son utilizadas en muro verde de interior o en lugares donde la humedad relativa del aire es alta, un ejemplo de ellas son los helechos. Moran (2004) señala que algunos factores que podrían afectar la diversidad de helechos, aunque con efectos parcialmente conocidos son enfermedades, alta radiación solar, diversidad de nichos y ecosistemas. Algunas de las especies de helechos utilizadas en muros verdes son Nephrolepis cordifolia "helecho peine" y N. exaltata var. bostonensis "helecho Bostón", a este último se le cataloga como una de las diez mejores plantas fitorremediadoras de interior para remover agentes contaminantes del aire como es el benceno (Liu et al., 2007). Existen investigaciones en muros verdes en las cuales se han evaluado las propiedades de absorción sonora para mitigar la contaminación auditiva (D'Alessandro et al., 2015). Las investigaciones de Wright et al. (2005) trabajando con distintas clases de helechos señalan que el grupo metabólico C₃ tiene una capacidad fotosintética mucho menor que las angiospermas, en las actuales condiciones de CO₂ atmosférico. Por otra parte, Carriquí et al. (2015) mencionan que en promedio, la tasa fotosintética de los helechos es menor que el de las angiospermas, y además tienen una menor conductancia estomática y mesófila a CO2 (gm), velocidad máxima de carboxilación y velocidad de transporte de electrones. Un análisis de limitación cuantitativa realizado por Carriquí et al. (2015) revelaron que las conductancias estomáticas y mesófilas eran coresponsables de la fotosíntesis inferior de los helechos en comparación con las angiospermas, sin embargo, el g_m sólo fue el factor más restrictivo para la fotosíntesis en los helechos, aunado a esto en la anatomía foliar mostró diferencias importantes entre las angiospermas y los helechos, especialmente en el espesor de la pared celular y la superficie de los cloroplastos expuestos a los espacios intercelulares.

Grupo metabólico C₄

A la fecha, son pocas las especies con metabolismo C₄ que se han utilizado en muro verde. Por lo tanto, la oferta de especies con potencial para usarse en muros verdes es poca en México. Muy probablemente, la forma de las plantas de este tipo, no ha sido considerada con potencial estético en muchos de los muros, ya que se tiende a combinar texturas (blanda, coriácea, rígida o dura, plana, ondulada, enroscada, nervada, etc.) y colores cuya variedad es más probable encontrar en las especies con metabolismo C₃. Sin embargo, es importante mencionar que dentro de este grupo, se encuentra un gran número de especies cuyas espigas cuando florecen, pueden ofrecer una gama de texturas poco común con los otros grupos metabólicos, ya que en la selección de especies en muro verde se debe considerar la morfología, fisiología y área foliar de la planta (Bolaños y Moscoso, 2011; Cameron *et al.*, 2014).

Grupo metabólico CAM

En esta investigación todas las especies de plantas con metabolismo CAM pertenecen a la familia Crasulaceae, una de sus características más notables es su suculencia, es decir, su capacidad para almacenar agua en hojas y tallos, tal como lo hacen los cactus. A estas plantas también se les llama "crasas", pero este término es incorrecto porque no almacenan grasa, el grosor del mesófilo sólo corresponde a la acumulación del agua. Pueden ser anuales, viviendo sólo una temporada y muriendo después de la floración; o perennes, viviendo por un largo periodo de tiempo. (Güemes 2004). Estás características biológicas de las crasuláceas, les dan ventajas adaptativas

en un sistema de cultivo con poco sustrato, a la intemperie y pobre en nutrimentos, el cual puede ser el caso de los muros verdes.

Las especies de suculentas nativas pueden además presentar la ventaja de tolerar mejor las condiciones climáticas locales y poseen una tasa de supervivencia del 100% en comparación con otras especies. La familia Crasulaceae ofrece un potencial creativo y estético, así como una gran capacidad de adaptación (Lüttge, 2004), además las plantas suculentas pueden resistir períodos de sequía prolongada (Nagase y Dunnett, 2010). El crecimiento de la planta y la capacidad competitiva de las suculentas dependen no sólo de la tasa fotosintética de las hojas individuales, sino también de la geometría y la dinámica de su dosel (Givnish, 1988). Las plantas de metabolismo CAM pueden crecer en muro con baja demanda de agua y un ambiente seco, además existe un interés especial de aumentar la diversidad vegetal que pueden llegar a albergar estos espacios como lo señala Güemes (2004).

3.7 Plasticidad fenotípica y los parámetros que la representan

Nicotra *et al.* (2010) sugirieron variables o rasgos morfológicos claves para la investigación adaptativa de una amplia gama de especies, la elección de estas variables claves de adaptación en las especies variará de acuerdo a la forma de crecimiento, etapa fenológica, si se evalúan en un ambiente controlado o campo, todo esto en particular en trabajos comparativos. Dentro de las variables de adaptación, destacan los estomas (largo, ancho), grosor del mesófilo de la hoja. La forma de la hoja, es crucial para el crecimiento, el balance del carbono y la fotosíntesis. La significancia biológica de los estomas dependerá de su tamaño y número o densidad es decir su distribución en la hoja, ya que estos controlan la pérdida de agua y la absorción de CO₂ (Sultan, 1995).

En general, la adaptación de las plantas presupone que ante un cambio climático o en este caso, cambio drástico en las condiciones en las que se desarrolla, se produce una alteración en los entornos que produce una reacción visible en todos los organismos. Las especies de plantas pueden ajustarse a estas nuevas condiciones a través de la plasticidad fenotípica, que según lo definen Nicotra et al. (2010), es el

rango de fenotipos que un solo genotipo puede expresar como una función de su entorno, adaptarse a través de la selección natural o migrar para seguir las condiciones a las que se adaptan; estas opciones no son mutuamente excluyentes. Para cualquier especie o población de plantas dada, la determinación de las respuestas a los cambios ambientales requerirá una comprensión de la variación inducida por el medio ambiente en el fenotipo de las plantas individuales. La plasticidad fenotípica es genéticamente controlada, hereditaria y de importancia potencial para la evolución de las especies. Con la creciente evidencia de la biología molecular y del desarrollo, nos encontramos ahora en el umbral de obtener una comprensión sofisticada de los mecanismos de plasticidad fenotípica, que será crucial para predecir cambios en la distribución de especies, la composición de la comunidad y la productividad de los cultivos bajo climas cambiantes.

3.8 Medición de parámetros fotosintéticos

Mediciones de intercambio de gases

La medición del intercambio de gases es la técnica más comúnmente utilizada en la actualidad para medir la fotosíntesis y obtener datos a nivel comercial o de investigación. Esta técnica es utilizada para medir la fotosíntesis de hojas individuales, plantas enteras o dosel de la planta y proporciona una medida directa de la tasa neta de asimilación del carbono fotosintético. La principal ventaja de esta técnica, es que se trata de un método instantáneo, no destructivo y directo (Bellasio *et al.*, 2016).

Los sistemas de intercambio de CO₂ usan métodos que implican disponer la hoja en una cámara. La tasa de CO₂ fijada por la hoja encerrada se determina midiendo el cambio en la concentración de CO₂ del aire que fluye a través de la cámara. Debido a que la concentración de CO₂ atmosférico es sólo del 0.04% (400 ppm), es difícil medir la absorción fotosintética de CO₂ y se necesitan sensores y un suministro adicional del gas. Las moléculas de gas heteroatómicas absorben radiación en bandas de ondas infrarrojas (IR) específicas, cada gas tiene un espectro de absorción característico. Por ejemplo un analizador de gases infrarrojos (IRGA por sus siglas en inglés infrared gas analizer) mide la reducción en la transmisión de bandas de ondas IR causada por la

presencia de CO₂ entre la fuente de radiación y un detector. La reducción en la transmisión es una función de la concentración de CO₂. El único gas normalmente presente en el aire con un espectro de absorción que se superpone al del CO₂ es el vapor de agua. Dado que el vapor de agua suele estar presente en el aire a concentraciones mucho más altas que el CO₂, esta interferencia es importante, pero puede superarse simplemente secando el aire o midiendo la concentración de H₂O mediante otro IRGA (Ehleringer y Cook, 1980).

Las mediciones más comunes de parámetros fisiológicos y que dan un panorama general del funcionamiento de las plantas, son: Tasa fotosintética (µmol * $CO_2 * m^{-2} * s^{-1}$), conductancia estomática $(molH_2O * m^{-2} * s^{-1})$, déficit de presión de vapor basado en la temperatura de la hoja (kPa) y contenido de CO2 subestomático $(\mu \text{mol} * CO_2 * mol^{-1})$. Como se mencionó, los parámetros de adaptación fisiológicos en plantas suelen ser analizados mediante un IRGA (Nishida et al., 2015). Es importante escoger hojas que hayan alcanzado la madurez fisiológica. Con base en experimentos realizados por Yoshida (1972) en hojas de plátano, la captación de energía solar se vio influenciada por la edad, forma y tamaño de la hoja. Andrianasolo et al. (2016) señalan que la fotosíntesis de las plantas muestra grandes variaciones con la edad de la hoja. A medida que la hoja se desarrolla y los cloroplastos son organizados, la actividad fotosintética se incrementa rápidamente hasta alcanzar una tasa máxima después de la expansión total de la lámina foliar y pierde gradualmente su capacidad fotosintética durante la senescencia. Wang et al. (2014) mencionan que la edad de la hoja y la intensidad de la luz afectan dramáticamente la capacidad fotosintética de la hoja en los estudios realizados en papaya.

En el grupo metabólico C_3 , Nishida *et al.* (2015), realizaron mediciones con un Analizador de Gases al Infrarrojo (IRGA) de la marca LI-COR $^{\circ}$ modelo 6400 y evaluaron dos especies de metabolismo C_3 , estás especies fueron: *Pteridium aquilinum* y *Thelypteris dentata*, fue fijada una hoja madura completamente expandida en una cámara de diodo emisor de luz azul (LED), en dicho experimento la densidad de flujo de fotones fotosintéticos se ajustó a 500 μ mol·m $^{-2}$ · s $^{-1}$.

En el grupo metabólico C₄, Christin *et al.* (2013) señalan que la fotosíntesis C₄ es una serie de modificaciones anatómicas y bioquímicas que aumenta la productividad de las plantas en condiciones cálidas, soleadas y secas. Estudios realizados por Chi *et al.* (2015), en especies C₄, en algunas plantas como (*Lolium perenne* y *Medicago sativa* L.), en un día medio el PAR (Radiación Fotosintéticamente Activa) fue de 1173 µmol·m⁻²· s⁻¹. Rawson *et al.* (1983) mencionan que las tasas fotosintéticas en plantas C₄ aumentan generalmente después de la emergencia de lígulas o de hojas jóvenes, después señala que hay un estancamiento en las tasas fotosintéticas y finalmente hay una disminución de las tasas fotosintéticas con el envejecimiento de las hojas.

Nobel (1991) realizó comparaciones fisiológicas entre plantas C₃, C₄ y CAM, sus comparaciones fueron una guía para ajustar el PAR en 1000 µmol m⁻² s⁻¹. En la investigación realizada por Nobel (1991), las plantas CAM tuvieron una fijación de CO₂, 15% superior más eficiente que las plantas C₃ y 10% menos eficiente que las plantas C₄. Sin embargo, el uso eficiente del agua favoreció a las CAM. Fleta-Soriano *et al.* (2015) señalan en investigaciones en *Aptemia cordifolia* (Aizoaceae), una planta con metabolismo CAM, que la edad y turgencia de la hoja son importantes para la toma de datos fisiológicos.

IV. Materiales y métodos

4.1 Ubicación del experimento

El estudio fue realizado de abril a junio de 2017 en un inmueble ubicado entre los 20°42'03" Norte y 103°21'58" Oeste, dentro de la zona metropolitana de Guadalajara. Este sitio está a 1564 m sobre el nivel del mar, el cual cuenta con una precipitación anual promedio de 906 mm y una temperatura máxima anual de 27°C y mínima de 11°C. Datos reportados por la estación meteorológica: 766120, CONAGUA (2015).

4.2 Material vegetal

El material vegetal consistió en 15 plantas de cuatro especies de cada uno de los grupos metabólicos comparados. En el grupo C_3 (Figura 3) se incluyeron las especies *Nephrolepis cordifolia* (L.) C. Presl., *N. exaltata* var. *bostoniensis* Davenp., *N. biserrata* Schott., (Nephrolepidaceae) y *Tradescantia zebrina* hort. Ex Bosse (Commelinaceae).

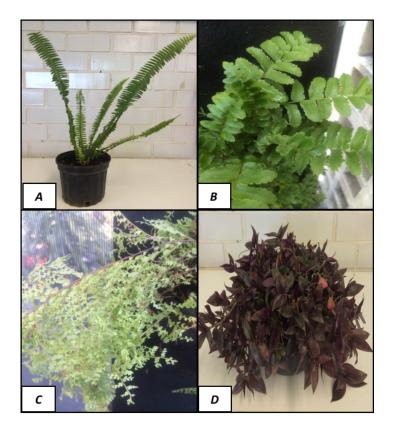


Figura 3. Especies del grupo metabólico C_3 . A) Nephrolepis cordifolia, B) N. exaltata var. bostoniensis, C) N. biserrata, D) Tradescantia zebrina.

Las especies del grupo metabólico C₄ (Figura 4) fueron *Chlorophytum comosum* (Thunb.) Jacques (Asparagaceae), *Liriope spicata*, *L. muscari* var.variegata L. h. Bailey (Liliaceae) y *Pennisetum setaceum* (Forssk.) Chlor. (Poaceae) y finalmente las plantas CAM todas de la familia Crasulácea, fueron: *Echeveria elegans* Rose, *E. secunda* Booth ex Lindl., *Graptopetalum macdougallii* Alexander y *Kalanchoe fedtschenkoi* Raym.-Hamet & H. Perrier, representadas en la figura 5.

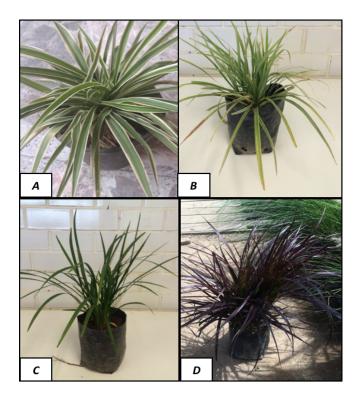


Figura 4. Especies del grupo metabólico C_4 . A) Chlorophytum comosum, B) Liriope spicata, C) L. muscari, D) Pennisetum rubrum.

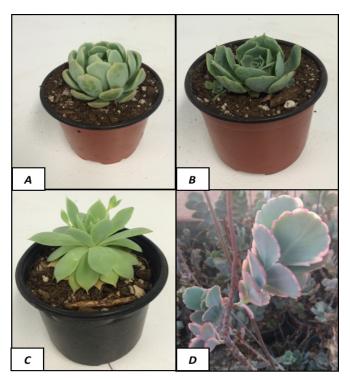


Figura 5. Especies del grupo metabólico CAM. A) Echeveria elegans, B) E. secunda, C) Graptopetalum macdougallii, D) Kalanchoe fedtschenkoi.

La elección de las especies se basó en el uso empírico que se ha hecho de las C₃ y C₄ en muros verdes cuya industria es incipiente en esta ciudad. Las plantas CAM han sido muy poco utilizadas para esta tecnología. Además de lo anterior, se realizó un experimento preliminar con plantas de la familia Crasulaceae, cuyos resultados ya han sido publicados (ver anexo).

4.3 Diseño del experimento

El experimento consistió en comparar las plantas en muro verde y en maceta, tanto parámetros fisiológicos y morfológicos de las especies C₃, C₄ y CAM descritas en el punto anterior.

T1. Muro Verde (MV). Se construyó una estructura modelo para muro verde, donde se consideraron los cuatro componentes del muro que patentó Patrick Blanc. Se dispuso una estructura por cada grupo metabólico, formada cada una por una base metálica de solera plana (25.4 X 3.17 mm) con dimensiones 1 X 1.51 m; como aislante se utilizó panel de policarbonato (material termoplástico que da soporte al muro y funciona como aislante de la humedad) y para permitir el crecimiento de las plantas, se usaron dos capas de geotextil entre las que se dispusieron las raíces de las plantas. Se utilizaron grapas metálicas para fijar las raíces entre las dos capas de geotextil. Los detalles de los muros modelo, se presentan en la Figura 6.



Figura 6. Estructuras modelo para muros verdes, utilizadas en el presente estudio para cada grupo metabólico de plantas.

El acomodo de las plantas en cada muro se realizó a partir de una aleatorización de las especies dentro de cada muro, para bloquear el efecto de la luz.

T2. Maceta. Para el segundo tratamiento, se usaron macetas de plástico negras de 10.16 cm de diámetro con un volumen de 800 cm 3 de sustrato. Para las plantas C_3 y C_4 fue 100% de tierra de hoja y para las plantas CAM se preparó una mezcla de sustrato de 70% de turba de musgo (peat moss) y 30% de jal. Se usó un sustrato diferente en especies CAM debido a la susceptibilidad de estas plantas al exceso de humedad.

El experimento se mantuvo bajo condiciones de malla sombra 50% con riegos según las condiciones del muro y el sustrato de las macetas, manteniendo una frecuencia de tres riegos por día en los muros y una vez por día en las macetas, tal como se describe en Reyes-González *et al.* (2018). No se consideró fertilización en ninguno de los tratamientos.

Se midieron las siguientes variables morfológicas:

- 1. Longitud inicial de la hoja (cm)
- 2. Longitud final de la hoja (cm)
- 3. Incremento de la longitud foliar (diferencia entre inicial y final)
- 4. Grosor inicial de la hoja (cm)
- 5. Grosor final de la hoja (cm)
- 6. Incremento del grosor (cm)
- 7. Ancho inicial de la hoja (cm)
- 8. Ancho final de la hoja (cm)
- 9. Incremento del ancho de la hoja (diferencia entre inicial y final)
- 10. Diámetro inicial de la planta (cm)
- 11. Diámetro final de la planta (cm)
- 12. Incremento del diámetro de la planta (diferencia entre inicial y final)
- 13. Número, longitud y ancho de estomas abaxiales

Todas las variables de los estomas abaxiales se hicieron con un microscopio óptico, las imágenes de los campos se tomaron con el objetivo 40X, se utilizó el programa AxioVision Rel. 4.8 para medir y registrar las dimensiones de los estomas.

Las variables fisiológicas que se evaluaron fueron:

- 1. Tasa fotosintética (μ mol * CO₂ * m⁻² * s⁻¹)
- 2. Conductancia estomática (mol * $H_2O * m^{-2} * s^{-1}$)
- 3. Déficit de presión de vapor basados en la temperatura de la hoja (kPa)
- 4. Contenido de CO_2 subestomático ($\mu mol * CO_2 * mol^{-1}$)

Estas mediciones se realizaron con un analizador de gases al infrarrojo (IRGA) modelo LI-6400 (LICOR). Las fórmulas usadas en cada medición fueron:

Photo out (tasa fotosintética) =
$$(CO_2R - CO_2S * (1000 - H_2OR)(1000 - H_2OS) * fda$$

 $S = muestra$, $R = referencia$, $a = tasa$ de asimilación neta,
 $f = flujo$ molar del aire que entra a la cámara de la hoja (µmol * s⁻¹),
 $Cond$ out = $conductancia$ Tleaf (CndTotal $<> 0,1/(1$ CndTotal $- 1/B$ LCond)
 $VpdL = déficit$ de $presión$ de $vapor$ ($SVT_{leaf} - vp_{kPa}$)

$$\label{eq:content} \begin{split} \textit{Ci out} &= \textit{Contenido de CO}_2 \, \textit{subestom\'atico} \, \left((\textit{CndCO}_2 - \frac{\textit{Trans}}{2} * \textit{CO}_2 \textit{S} \right. \\ &\left. - \textit{Photo} \right) / (\textit{CndCO}_2 + \frac{\textit{Trans}}{2}) \right) \end{split}$$

Las mediciones en las plantas C_3 y C_4 se realizaron durante el día y mediciones para las plantas CAM se realizaron durante la noche. Se utilizó una cámara con lámpara LED y una radiación fotosintética activa (PAR) de 500 μ mol * m^{-2} * s^{-1} para plantas C_3 y 1000 μ mol * m^{-2} * s^{-1} para plantas C_4 , lo anterior por los horarios específicos de toma de datos. En las plantas CAM se consideró un PAR de cero, debido a que se realizaron mediciones nocturnas.

Para las mediciones en las plantas de los tres grupos metabólicos, se seleccionaron doce hojas con madurez fisiológica de quince individuos de cada especie, de la parte media de cada planta.

4.4 Análisis de datos

Para comparar los tratamientos entre Muro y Maceta, se realizaron pruebas de t de Student y con el fin de generalizar la prueba al caso multivariado (dado las variables descritas en la sección anterior) se realizó una prueba de T^2 de Hotelling como método de utilidad en el control estadístico de procesos para el monitoreo de múltiples variables (Chiñas-Sánchez *et al.*, 2014), para lo cual fue utilizado el programa Excel. La hipótesis nula (Ho) probada fue la igualdad para todos los vectores, siendo los vectores las medias de las variables probadas en muro y maceta. Posteriormente, se realizaron correlaciones entre las medidas de tasa fotosintética y conductancia estomática como indicador del estrés hídrico en las plantas.

Con el objetivo de mostrar gráficamente las diferencias entre los tratamientos, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) utilizando el software NTSYS-pc versión 2.21 (Rohlf, 2009). Los resultados se muestran en gráficas biplot por grupo metabólico.

V. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1 Variables morfológicas

Las pruebas de *t* realizadas de manera individual, indican la respuesta de cada especie, basada en la diferencia de medias de cada variable medida (Cuadro 2). Tanto de manera individual, como en los resultados de la prueba T² de Hotelling (Cuadro 3), se muestra que *Nephrolepis biserrata* fue la única especie sin diferencias significativas entre las plantas cultivadas en muro o en maceta. La hipótesis de igualdad entre los vectores (H₀) fue rechazada en el resto de las especies, que es la primera señal del comportamiento diferencial de las plantas en un sistema de vegetación vertical como es el muro.

El análisis detallado de los valores que se muestran en el Cuadro 2, indica que las especies tuvieron diferencias significativas en al menos una de las características medidas y en este mismo cuadro se muestra si la característica obtuvo un mayor valor de media en el muro o en la maceta.

Para la especie *N. cordifolia* el grosor de la hoja fue mayor en muro que en maceta, *Liriope spicata* mayor número de estomas y hojas más anchas. *L. muscari* más estomas largos y anchos; *Penisetum setaseum* mayor número de estomas y más anchos y del grupo CAM, ninguna especie tuvo valores de medias más altos en el tratamiento muro. Los resultados muestran la relación entre el uso del agua y la modificación de la anatomía de la hoja, tal como ha sido reportado por Silva *et al.* (2014) en sus estudios hechos con la especie *Aloe vera*.

Cuadro 2. Prueba t de Student en variables morfológicas de doce especies de diferente grupo metabólico.

| | Plan Dos (cm | el 1) | Ları (cm | | H And (CI | | | sor m) | Nún | nero | Es Lar <i>μτ</i> | _ | | incho μm |
|----------------------|-------------------------------|----------|-------------|-----|-----------------|------|------|-----------|------|------|------------------------|------|------|-------------|
| Nephrol | epis cor | difol | ia | | | | | | | | | | | |
| Muro | 23.4 | NS | 15.0 | NS | 4.2 | NS | 0.08 | * | 15.6 | NS | 33.9 | ** | 27.4 | NS |
| Maceta | 17.3 | | 10.0 | | 3.4 | | 0.04 | | 15.5 | | 41.5 | | 27.4 | |
| | N. exaltata var. bostoniensis | | | | | | | | | | | | | |
| Muro | 31.8 | ** | 18.8 | NS | 3.4 | * | 0.1 | NS | 7.0 | NS | 62.0 | NS | 39.9 | NS |
| Maceta | 36.9 | | 18.9 | | 3.8 | | 0.1 | | 7.2 | | 58.5 | | 38.6 | |
| N. biserrata | | | | | | | | | | | | | | |
| Muro | 57.5 | NS | 39.2 | NS | 4.2 | NS | 0.1 | NS | 9.0 | NS | 53.1 | NS | 31.4 | NS |
| Maceta | 60.4 | | 39.5 | | 4.7 | | 0.1 | | 8.7 | | 57.1 | | 31.5 | |
| Tradeca | ntia zeb | rina | | | | | | | | | | | | |
| Muro | 54.5 | ** | 31.8 | ** | 12.2 | NS | 0.1 | NS | 4.7 | ** | 59.9 | ** | 28.5 | NS |
| Maceta | 81.2 | | 43.8 | | 13.1 | | 0.1 | | 9.8 | | 54.6 | | 31.2 | |
| Chlorophytum comosum | | | | | | | | | | | | | | |
| Muro | 38.4 | NS | 19.9 | NS | 1.5 | NS | 0.1 | NS | 27.5 | NS | 27.5 | NS | 4.78 | * |
| Maceta | 41.0 | | 21.0 | | 1.5 | | 0.1 | | 32.1 | | 32.1 | | 6.06 | |
| Liriope s | spicata | | | | | | | | | | | | | |
| Muro | 45.3 | NS | 23.1 | NS | 0.6 | * | 0.1 | NS | 53.3 | * | 17.3 | NS | 9.23 | NS |
| Maceta | 44.6 | | 23.5 | | 0.5 | | 0.1 | | 37.8 | | 16.4 | | 8.79 | |
| L. musc | ari | | | | | | | | | | | | | |
| Muro | 50.2 | NS | 25.6 | NS | 0.5 | NS | 0.1 | NS | 56.6 | NS | 18.5 | * | 13.4 | ** |
| Maceta | 54.5 | .,, | 29.2 | .,, | 0.6 | | 0.1 | 110 | 46.9 | .,, | 16.4 | | 11.4 | |
| Pennise | tum seta | aceu | m | | | | | | | | | | | |
| Muro | 34.0 | ** | 18.4 | ** | 0.2 | ** | 0.07 | NS | 27.6 | ** | 38.6 | ** | 27.6 | ** |
| Maceta | 79.4 | | 40.5 | | 0.4 | | 0.10 | 110 | 20.0 | | 43.8 | | 20.0 | |
| Echever | ia elega | ns | | | | | | | | | | | | |
| Muro | 5.9 | ** | 2.9 | NS | 1.5 | NS | 2.7 | ** | 3.2 | NS | 81.4 | NS | 62.7 | NS |
| Maceta | 7.6 | | 2.9 | 110 | 1.6 | 110 | 4.1 | | 3.0 | 110 | 85.7 | 110 | 60.1 | 140 |
| E. secur | nda | | | | | | | | | | | | | |
| Muro | 8.4 | NS | 2.7 | * | 1.8 | NS | 1.3 | * | 5.2 | ** | 71.5 | NS | 60.7 | NS |
| Maceta | 8.8 | . 10 | 3.7 | | 1.9 | . •0 | 1.9 | | 3.3 | | 70.6 | . •0 | 64.1 | 140 |
| Graptop | Graptopetalum macdougalli | | | | | | | | | | | | | |
| Muro | 7.0 | ** | 3.1 | ** | 1.4 | ** | 2.2 | ** | 1.0 | NS | 88.9 | NS | 63.2 | NS |
| Maceta | 9.8 | | 3.9 | | 1.7 | | 2.9 | | 1.4 | 110 | 94.6 | 140 | 70.2 | 140 |
| Kalanch | oe fedts | cher | ıkoi | | | | | | | | | | | |
| Muro | 3.2 | * | 1.9 | * | 1.5 | NS | 1.3 | NS | 5.1 | NS | 58.1 | NS | 49.4 | NS |
| Maceta | 4.4 | | 2.4 | | 1.7 | 110 | 1.9 | - 140 | 5.8 | 110 | 60.8 | | 48.0 | INO |

Los resultados muestran que todas las especies presentaron respuesta al estrés hídrico al ser cultivadas en un sistema vertical como son los muros verdes. Al analizar la significancia individual de las medias de los tratamientos, se puede resumir que las plantas del grupo metabólico CAM reaccionan en el corto plazo a la producción en muros verdes, deteniendo su crecimiento, lo cual es evidente en la especie *G. macdougalli*, que redujo el tamaño de sus hojas y la planta en general (dosel) probablemente por la disponibilidad reducida de agua con respecto a las plantas en maceta.

Cuadro 3. Prueba T² de Hotelling en doce especies de diferente grupo metabólico.

| Especie | T ² de | F | P-value | H ₀ |
|-------------------------------|-------------------|-----------|-----------------------|----------------|
| | Hotelling | Calculada | | |
| Grupo metabólico C₃ | | | | |
| Nephrolepis cordifolia | 78493.22 | 1902.87 | 1.6039 ⁻¹² | Rechazada |
| N. exaltata var. bostoniensis | 32288.24 | 782.74 | 5.6751 ⁻¹¹ | Rechazada |
| N. biserrata | 127.24 | 3.08 | 0.05611419 | Aceptada |
| Tradescantia zebrina | 3114.42 | 75.50 | 6.1839 ⁻⁰⁷ | Rechazada |
| Grupo metabólico C₄ | | | | |
| Chlorophytum comosum | 3195.25 | 77.46 | 5.5906 ⁻⁰⁷ | Rechazada |
| Liriope spicata | 2488.59 | 60.33 | 1.4925 ⁻⁰⁶ | Rechazada |
| L. muscari `Variegata' | 646.62 | 15.67 | 0.00026127 | Rechazada |
| Pennisetum setaceum `Rubrum' | 1026.19 | 24.88 | 4.6068^{-05} | Rechazada |
| Grupo metabólico CAM | | | | |
| Echeveria elegans | 19689.85 | 477.32 | 4.0873 ⁻¹⁰ | Rechazada |
| E. secunda | 64976.10 | 1575.17 | 3.4714 ⁻¹² | Rechazada |
| Graptopetalum macdougalli | 2678.17 | 64.92 | 1.1191 ⁻⁰⁶ | Rechazada |
| Kalanchoe fedtschenkoi | 1749.07 | 42.40 | 5.9124 ⁻⁰⁶ | Rechazada |

Típicamente, la eficiencia del uso del agua de las plantas CAM, expresada como CO₂ fijado por unidad de agua perdida, puede ser tres veces mayor que la de las plantas C₄ y al menos seis veces mayor que para las especies C₃ (Borland *et al.*, 2009). Esto puede explicar la aparente reducción de tamaño de las plantas CAM en muro, expresado en el grosor de las hojas (Cuadro 2) que sin embargo se presentó también en *Pennisetum setaceum*.

5.2 Estomas

Las características medidas en los estomas, pueden también ser un indicador de las modificaciones que las plantas realizan para adaptarse a un cambio en las condiciones de cultivo o en el entorno de crecimiento. En las figuras 7, 8 y 9 se observan las diferencias en el aspecto de los estomas de las especies en muro y maceta. Puede observarse a simple vista los cambios en forma y tamaño en los tres grupos metabólicos. Según lo reportado por Nicotra *et al.* (2010), los estomas representan un buen indicador de la plasticidad de una especie. Debido a que éstos son estructuras epidérmicas especializadas que regulan el intercambio de CO₂, O₂ y vapor de agua entre las plantas y su entorno, los cambios observados en las especies pueden ser por lo tanto, considerados como respuesta tanto a la adaptación como a la respuesta de la disponibilidad limitada de recursos como H₂O, nutrimentos y luz. (Silva *et al.*, 2009). En el caso de los grupos metabólicos C₃ y C₄ se observó una modificación en el largo y grosor de los estomas en *N. Cordifolia*, *T. zebrina y P. setaseum* (Cuadro 1).

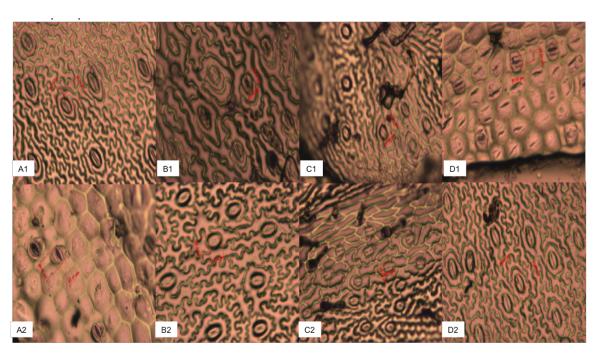


Figura 7. Comparación de estomas del envés en especies de metabolismo C_3 en muro y maceta. A1) Nephrolepis cordifolia en muro, A2) N. cordifolia en maceta; B1) N. exaltata var. bostoniensis en muro, B2) N. exaltata var. bostoniensis en maceta; C1) N. biserrata en muro, C2) N. biserrata en maceta; D1) Tradescantia zebrina en muro, D2) T. zebrina en maceta.

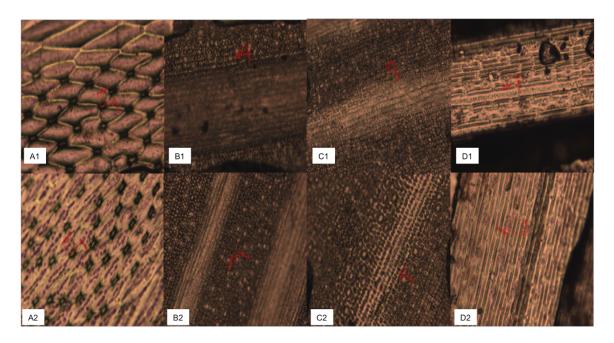


Figura 8. Comparación de estomas del envés en especies de metabolismo C_4 en muro y maceta. A1) Chlorophytum comosum en muro, A2) C. comosum en maceta; B1) Liriope spicata en muro, B2) L. spicata en maceta; C1) L. muscari en muro, C2) L. muscari en maceta; D1) Pennisetum rubrum en muro, D2) P. rubrum en maceta.

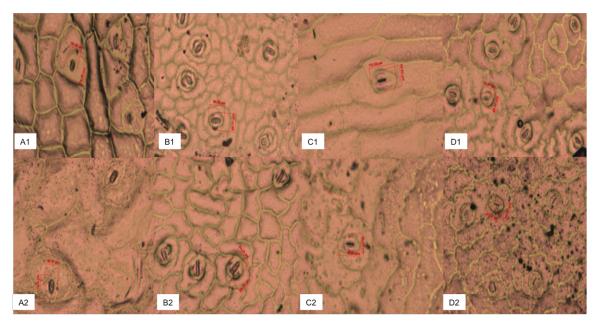


Figura 9. Comparación de estomas del envés en especies de metabolismo CAM en muro y maceta. A1) *Echeveria elegans* en muro, A2) *E. elegans* en maceta; B1) *E. secunda* en muro, B2) *E. secunda* en maceta; C1) *Graptopetalum macdougalli* en muro, C2) *G. macdougalli* en maceta; D1) *Kalanchoe fedstchenkoi* en muro, D2) *K. fedtschenkoi* en maceta.

Las especies que mostraron cambios significativos en el tamaño de sus estomas, fueron *Nephrolepis exaltata*, *Tradescantia zebrina*, *Liriope muscari* y *Pennisetum setaceum*. En estas especies se confirma lo mencionado por Hetherington y Woodward (2003), acerca de la sensibilidad de los estomas a los cambios medioambientales.

5.3 Variables fisiológicas

En el Cuadro 4 se muestran los valores obtenidos con el analizador de gases al infrarrojo, para las variables fisiológicas medidas en los tres grupos metabólicos. La tasa fotosintética, es quizá la más objetiva de las medidas del comportamiento fisiológico de una planta (Ehleringer y Cook, 1980), al comparar los tratamientos en muro y en maceta, los resultados muestran que las especies que reaccionaron incrementando su tasa fotosintética en el muro, son *Nephrolepis cordifolia*, *N. exaltata* (C₃), *Chlorophytum comosum* (C₄), *Graptopetallum macdougalli y Kalanchoe fedtschenkoi* (CAM). Estas mediciones de las tasas fotosintéticas en situaciones de diferencias entre muro y maceta, pueden proporcionar una idea de las especies que se adaptan más fácilmente a su cultivo en muro verde, que en el caso del presente trabajo, son las mencionadas anteriormente y en las que están representadas los tres grupos metabólicos.

Cuadro 4. Valores de las variables fisiológicas para plantas de los grupos C₃, C₄ y CAM.

| Especies | | Tasa fotosintética | | Conductancia estomatica | Contenido de carbono subestomático | Deficit de presión de vapor |
|--------------------------------|-----------------------|-----------------------|-------------|----------------------------|------------------------------------|-----------------------------|
| Grupo metabólico (| C ₃ | | | | | |
| Nephrolepis | Muro | 0.948 | * | 0.056 | 3.47 | 2.23 |
| cordifolia N. exaltata var. | Maceta Muro | 0.847 3.998 | | 0.012 0.014 | -74.84 -392.23 | 2.57 2.977 |
| bostoniensis | Maceta | 3.996 4.175 | NS | 0.005 | -392.23 -1180.659 | 3.007 |
| | Muro | 5.889 | | -0.007 | 1313.005 | 2.52 |
| N. biserrata | Maceta | 5.711 | * | -0.006 | 1510.827 | 2.484 |
| | Muro | 2.643 | | 0.009 | -476.216 | 3.017 |
| Tradecantia zebrina | Maceta | 2.856 | ** | | | |
| Grupa matabálica (| | 2.000 | | -0.007 | -2427.406 | 3.126 |
| Grupo metabólico (| | 40.44 | | | | |
| Chlorophytum | Muro | 13.14 | ** | -0.032 | 324.508 | 2.35 |
| comosum | Maceta | 6.148 | | 0.033 | -264.796 | 2.201 |
| Liriope spicata | Muro | 12.06 | ** | -0.032 | 623.11 | 2.225 |
| Emopo oproata | Maceta | 12.10 | | -0.012 | 311.824 | 2.214 |
| L. muscari | Muro | 11.54 | NS | -0.049 | 385.757 | 2.137 |
| L. IIIuSCall | Maceta | 12.57 | | -0.019 | 1089.424 | 2.16 |
| Pennisetum | Muro | 13.73 | ** | -0.04 | 616.552 | 2.252 |
| setaceum | Maceta | 13.97 | | -0.051 | 451.006 | 2.255 |
| Grupo metabólico (| CAM | | | | | |
| Fabayaria alamana | Muro | 7.728 | NC | -0.037 | 348.451 | 2.142 |
| Echeveria elegans | Maceta | 7.714 | NS | 0.807 | 11.816 | 1.663 |
| C accounts | Muro | 4.187 | ** | 0.0005 | -2038.869 | 2.119 |
| E. secunda | Maceta | 4.654 | | 0.043 | -142.957 | 2.07 |
| Graptopetalum | Muro | 4.638 | ** | 0.155 | -21.102 | 2.019 |
| macdougalli | Maceta | 4.403 | *** | 0.007 | 457.457 | 2.03 |
| Kalanchoe | Muro | 3.613 | * | -0.02 | 306.851 | 2.258 |
| fedtschenkoi | Maceta | 3.537 | * | -0.017 | 351.769 | 2.063 |
| | | | | | | |

Tasa fotosintética ($\mu mol*CO_2*m^{-2}*s^{-1}$), Conductancia ($mol*H_2O*m^{-2}*s^{-1}$), Contenido de Carbono subestomático ($\mu mol*CO_2*mol^{-1}$), Déficit de presión de vapor (kPa).

Según Bonan et al. (2014), existen muchos modelos de arquitectura hidráulica de plantas que representan explícitamente el movimiento del agua hacia y desde la hoja, así como modelos numéricos de conductancia estomática basados en los principios de la optimización de la eficiencia del uso del agua y a pesar de esto, los esfuerzos por explicar la física y la fisiología acopladas del transporte de agua a lo

largo del continuo suelo-planta-atmósfera en los modelos de superficie terrestre han sido limitados. Los datos que se muestran en el Cuadro 4 proporcionan una visión general del comportamiento de las especies estudiadas y permiten una comparación *a priori* entre plantas de los tres diferentes grupos metabólicos.

De acuerdo con lo reportado por Dell'Amico y Morales-Guevara (2017), la correlación de Pearson calculada entre la tasa fotosintética y la conductancia estomática en las especies en muro y maceta (Cuadro 5), muestra la respuesta de cada especie para equilibrarse ante el estrés por sequía, las plantas cierran sus estomas para garantizar la turgencia y mantener el metabolismo celular. En la medida que éstos se cierran, se reduce la tasa fotosintética, las plantas deben ajustar de forma constante su conductancia estomática para permitir suficiente entrada de CO₂ y evitar pérdidas de agua innecesarias durante el estrés. Los valores de correlación son altos en ambos tratamientos sólo para las especies *Pennisetum setaceum* y *Echeveria elegans*. Los valores negativos de correlación indican una tendencia a reducir la tasa fotosintética, a mayor conductancia estomática.

Cuadro 5. Correlación de Pearson entre fotosíntesis y conductancia estomática en los tratamientos de muro y maceta para plantas de los grupos metabólicos C₃, C₄ y CAM.

| Especies | Muro verde | Maceta | |
|-------------------------------|--------------------|--------------|--|
| G | rupo metabólico C₃ | | |
| Nephrolepis cordifolia | -0.698619435 | -0.147228913 | |
| N. exaltata var. bostoniensis | -0.125147746 | -0.714778011 | |
| N. biserrata | -0.129792837 | -0.139815029 | |
| Tradecantia zebrina | -0.37841 | -0.598471 | |
| G | rupo metabólico C₄ | | |
| Chlorophytum comosum | 0.362574035 | -0.312105523 | |
| Liriope spicata | 0.66496351 | -0.123788897 | |
| L. muscari | 0.229765967 | 0.726898748 | |
| Pennisetum setaceum | -0.782122727 | -0.781021002 | |
| Gre | upo metabólico CAM | | |
| Echeveria elegans | -0.73319672 | -0.712281357 | |
| E. secunda | -0.92536686 | 0.065644423 | |
| Graptopetalum macdougalli | 0.324882725 | -0.874904909 | |
| Kalanchoe fedtschenkoi | 0.402991993 | 0.621903084 | |

Los datos presentados en los cuadros anteriores, evidencian que las diferentes condiciones ambientales que suponen el cultivo en muro verde y en maceta, pueden provocar un déficit de agua en las plantas. Estas diferencias no sólo están basadas en la disponibilidad de agua, sino también en la presencia de altas concentraciones de sales en el sustrato en maceta o a las temperaturas que inducen deficiencia hídrica en el muro verde.

5.4 Análisis de Componentes Principales por grupo metabólico

Como se mencionó en el apartado de materiales y métodos, una manera de conjuntar en un solo análisis todas las variables utilizadas en este estudio, es el análisis de componentes principales, que permite ver en una sola vista la influencia de todas las variables en cada especie y en una sola gráfica comparar el comportamiento específico en muro verde y en maceta. Se realiza a continuación un análisis por grupo metabólico.

Grupo metabólico C₃

El análisis en las especies con metabolismo C₃ muestra que los tres primeros componentes explicaron el 94.056 % de la variación observada (Cuadro 6). En el primer componente (CP1) se agruparon las variables: Longitud final de la hoja, incremento de la longitud foliar, incremento del grosor de la hoja, diámetro final de la planta, longitud de los estomas abaxiales, tasa fotosintética y déficit de presión de vapor (r >0.5), lo cual se muestra en el Cuadro 7. En la Figura 10, se muestra la ubicación de los individuos en cada tratamiento, en donde se hace evidente la separación basada en las variables mencionadas para el CP1. En este grupo, las especies *Nephrolepis cordifolia* y *Tradescantia zebrina* tuvieron valores de carga al componente muy diferentes en cada variable mencionada que las ubica totalmente separadas en la gráfica biplot. Esto quiere decir que el comportamiento en los dos tratamientos fue contrastante. En las especies que se muestran mezcladas en las gráficas, puede inferirse que se adaptan muy fácilmente al cultivo en ambos sistemas.

Las características estudiadas representan ventajas para un gran número de especies C_3 en condiciones de bajas temperaturas y humedades relativas altas, lo cual concuerda por lo reportado por Johnson *et al.* (2000), quienes estudiaron las adaptaciones de una especie de helecho con metabolismo C_3 (*Trichomanes speciosum*).

 $\mathsf{Cuadro}\ \mathsf{6}.\ \mathsf{Valores}\ \mathsf{principales}\ \mathsf{y}\ \mathsf{porcentaje}\ \mathsf{de}\ \mathsf{la}\ \mathsf{variación}\ \mathsf{observada}\ \mathsf{representada}\ \mathsf{en}\ \mathsf{cada}\ \mathsf{componente}\ \mathsf{en}\ \mathsf{plantas}\ \mathsf{del}\ \mathsf{grupo}\ \mathsf{metabólico}\ \mathsf{C}_3.$

| i | Eigenvalue | Porcentaje | Acumulativo |
|----------|----------------|----------------|------------------|
| 1 | 6.698 | 51.528 | 51.528 |
| 2 | 3.757 | 28.902 | 80.430 |
| 3 | 1.771 | 13.627 | 94.056 |
| 4 | 0.397 | 3.059 | 97.116 |
| 5 | 0.259 | 1.993 | 99.110 |
| 6 | 0.111 | 0.856 | 99.967 |
| 7 | 0.004 | 0.032 | 100.000 |
| 8 | 0.000 | 0.000 | > 100% |
| 9 | 0.000 | 0.000 | > 100% |
| 10 | 0.000 | 0.000 | > 100% |
| 11 | 0.000 | 0.000 | > 100% |
| 12 13 | 0.000 0.000 | 0.000 0.000 | > 100% > 100% |

 $\mbox{\sc Cuadro}$ 7. Vectores característicos asociados con la matriz de correlación para variables morfológicas y fisiológicas en plantas $\mbox{\sc C}_3.$

| Variable | CP1 | CP2 | CP3 | CP4 |
|----------------------------------|--------|--------|--------|--------|
| Longitud inicial de la hoja | 0.345 | 0.477 | 0.685 | 0.024 |
| Longitud final de la hoja | 0.859 | 0.033 | 0.236 | 0.153 |
| Incremento de la longitud foliar | 0.519 | -0.061 | -0.597 | 0.099 |
| Grosor inicial de la hoja | -0.072 | -0.323 | 0.140 | -0.892 |
| Grosor final de la hoja | -0.139 | -0.622 | 0.026 | -0.684 |
| Incremento del grosor de la hoja | -0.513 | 0.397 | -0.377 | -0.012 |
| Diámetro inicial de la planta | 0.432 | 0.634 | 0.438 | -0.253 |
| Diámetro final de la planta | 0.922 | 0.075 | -0.140 | -0.033 |
| Incremento diámetro de planta | 0.496 | -0.302 | -0.673 | 0.176 |
| Número de estomas abaxiales | -0.294 | -0.594 | 0.494 | 0.408 |
| Longitud de estomas abaxiales | -0.868 | -0.167 | -0.236 | -0.138 |
| Ancho de estomas abaxiales | -0.850 | -0.493 | 0.187 | 0.149 |
| Tasa fotosintética | -0.866 | -0.115 | 0.269 | 0.181 |
| Conductancia | -0.403 | 0.851 | -0.240 | -0.141 |
| Déficit de presión de vapor | -0.631 | 0.718 | -0.179 | -0.133 |

Tasa fotosintética (μmol CO² m-² s-¹), Conductancia (mol H₂O m⁻² s⁻¹), Déficit de presión de vapor (kPa).

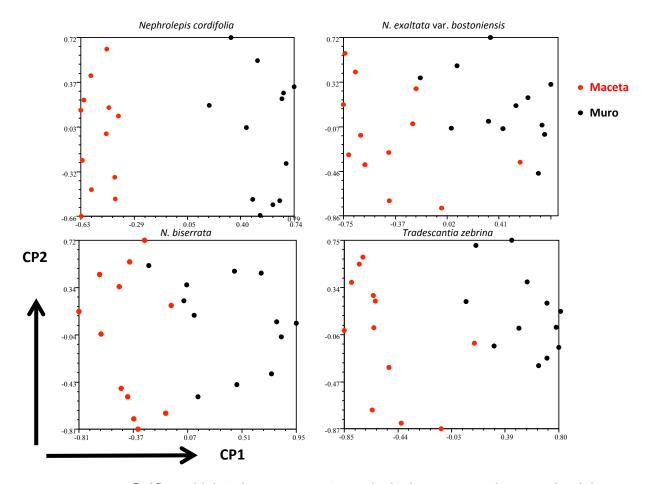


Figura 10. Gráficas biplot de componentes principales para cada especie del grupo metabólico C_3 , donde se muestra la separación de los individuos de acuerdo al sistema de producción en maceta o muro verde y basada en las variables agrupadas en el CP1.

Grupo metabólico C₄

Para las plantas con metabolismo C₄, el análisis muestra que los dos primeros componentes explicaron la variación observada en un 98.59% (Cuadro 8). En el Componente Principal (CP1) se agrupan 11 variables entre las que se encuentran tanto morfológicas como fisiológicas (Cuadro 9). Las variables son: longitud inicial de hoja, incremento del largo de la hoja, grosor inicial y final de la hoja, incremento del grosor de la hoja, diámetro inicial de la planta, incremento del diámetro de la planta, longitud de los estomas, ancho de estomas, conductancia y déficit de presión de vapor. Esto probablemente sea debido a que son plantas de rápido crecimiento (Leegood, 1993).

 ${\sf Cuadro\ 8.\ Valores\ principales\ y\ porcentaje\ de\ la\ variación\ observada\ representada\ en\ cada\ componente\ en\ plantas\ del grupo\ metabólico\ C_4.}$

| Variable | Eigenvalue | Porcentaje | Acumulativo |
|----------|------------|------------|-------------|
| 1 | 7.522 | 94.029 | 94.029 |
| 2 | 0.365 | 4.569 | 98.599 |
| 3 | 0.083 | 1.039 | 99.638 |
| 4 | 0.020 | 0.256 | 99.895 |
| 5 | 0.006 | 0.076 | 99.971 |
| 6 | 0.001 | 0.017 | 99.989 |
| 7 | 0.000 | 0.008 | 99.997 |
| 8 | 0.000 | 0.002 | 100.000 |
| | | | |

Las especies probadas en este experimento tendrían una ventaja en climas con temperatura altas y humedades relativas altas. Existe un alto potencial para este grupo de plantas, sobre todo para aquellas nativas de México que tengan alta tolerancia a temperaturas elevadas y humedades relativas bajas, sin embargo la oferta en vivero en Guadalajara es casi nula, las pocas especies disponibles se adaptan de forma óptima al clima de la ciudad, pero tienen una demanda hídrica alta, lo cual las hace dependientes de un sistema de riego.

 ${\tt Cuadro}$ 9. Vectores característicos asociados con la matriz de correlación para variables morfológicas y fisiológicas en plantas $C_4.$

| Variable | CP1 | CP2 | CP3 | CP4 |
|----------------------------------|--------|--------|--------|--------|
| Longitud inicial de la hoja | 0.654 | 0.593 | 0.230 | 0.147 |
| Longitud final de la hoja | -0.491 | 0.640 | -0.133 | 0.379 |
| Incremento de la longitud foliar | -0.712 | -0.073 | -0.406 | 0.227 |
| Grosor inicial de la hoja | 0.962 | 0.101 | -0.171 | -0.104 |
| Grosor final de la hoja | 0.946 | 0.123 | -0.171 | -0.152 |
| Incremento del grosor de la hoja | 0.925 | 0.046 | -0.157 | 0.125 |
| Diámetro inicial de la planta | 0.602 | 0.610 | 0.388 | 0.128 |
| Diámetro final de la planta | -0.489 | 0.645 | -0.343 | 0.135 |
| Incremento diámetro de planta | -0.694 | -0.080 | -0.620 | 0.016 |
| Número de estomas abaxiales | 0.442 | -0.849 | -0.081 | -0.057 |
| Longitud de estomas abaxiales | 0.539 | 0.378 | 0.339 | -0.573 |
| Ancho de estomas abaxiales | -0.733 | -0.065 | 0.568 | -0.001 |
| Tasa fotosintética | -0.068 | -0.494 | 0.520 | 0.587 |
| Conductancia | 0.927 | 0.021 | -0.153 | 0.163 |
| Déficit de presión de vapor | 0.976 | -0.012 | -0.054 | -0.017 |

Tasa fotosintética (μmol CO₂ m s), Conductancia (mol H₂O m s), Déficit de presión de vapor (kPa).

En la Figura 11 se muestra el comportamiento de cada especie y cada indivo en los tratamientos muro verde y maceta. Para el caso de este grupo metabólico, las especies *Liriope spicata*, *L. muscari* y *Pennisetum setaceum* mostraron diferencia significativa observable en la gráfica para su cultivo en muro verde, mientras que *Chlorophytum comosum* se adaptó al cultivo en muro verde sin cambio evidente.

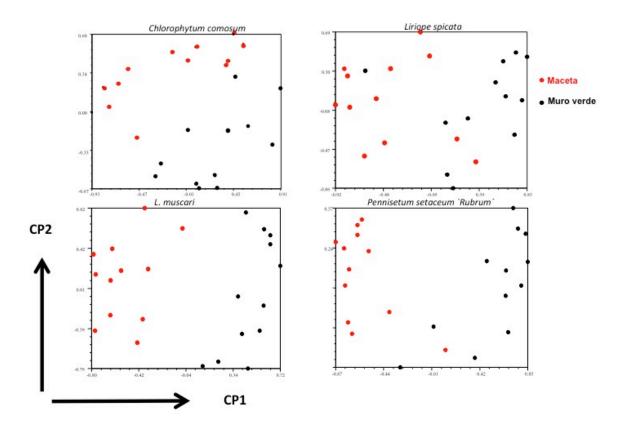


Figura 11. Gráficas biplot de componentes principales para cada especie del grupo metabólico C_4 donde se muestra la separación de los individuos, de acuerdo al sistema de producción en maceta o muro verde y basada en las variables agrupadas en el CP1.

Grupo metabólico CAM

En el caso de las especies con metabolismo CAM, los dos primeros componentes, explicaron el 99.769% de la variación observada (Cuadro 10) y en el CP1 se agruparon las variables: longitud inicial de la hoja, grosor inicial y final de la hoja, incremento del grosor de la hoja, diámetro final de la planta, longitud y ancho de estomas abaxiales, conductancia y déficit de presión de vapor (Cuadro 11).

Las plantas CAM, en este caso especies de la familia Crassulaceae destacan por ser un grupo de plantas en el cual la hoja y sus características desempeñan un papel muy importante en su adaptación. Por otra parte las características de los estomas (largo y ancho) también agrupados en el CP1, influyen en la toma de agua de las plantas de acuerdo a Nicotra et al. (2010), los estomas controlan la conductancia estomática y afectan positivamente o negativamente el déficit de presión de vapor, esto está relacionado con la tolerancia al estrés hídrico que les proporciona la suculencia de las hojas a este grupo de plantas, el cual asegura su supervivencia cuando no hay presencia de agua en su medio (Brickmann et al., 1992; Nessman, 1994; Apezteguía y Rodríguez, 1999). Este grupo de plantas puede sobrevivir en un sistema de muro verde incluso sin un sistema de riego y sobrevivir con las lluvias de temporal cuando se encuentren en exteriores.

Cuadro 10. Valores principales y porcentaje de la variación observada representada en cada componente en plantas del grupo metabólico CAM.

| <u>i</u> | Eigenvalue | Porcentaje | Acumulativo |
|---------------------|------------|------------|-------------|
| 1 | 7.965 | 99.565 | 99.565 |
| 2 | 0.016 | 0.204 | 99.769 |
| 3 | 0.011 | 0.147 | 99.917 |
| 4 | 0.004 | 0.054 | 99.971 |
| 5 | 0.001 | 0.018 | 99.989 |
| 6 | 0.000 | 0.006 | 99.995 |
| 7 | 0.000 | 0.003 | 99.999 |
| 8 | 0.000 | 0.000 | 100.000 |
| Suma de eigenvalues | = 8.000 | | |

Cuadro 11. Vectores característicos asociados con la matriz de correlación para variables morfológicas y fisiológicas en plantas CAM.

| _ Variable | CP1 | CP2 | CP3 | CP4 |
|----------------------------------|--------|--------|--------|--------|
| Longitud inicial de la hoja | 0.670 | 0.243 | 0.192 | 0.429 |
| Longitud final de la hoja | -0.233 | 0.438 | -0.663 | -0.046 |
| Incremento de la longitud foliar | -0.142 | 0.440 | -0.716 | -0.359 |
| Grosor inicial de la hoja | 0.817 | 0.028 | 0.160 | 0.342 |
| Grosor final de la hoja | 0.662 | -0.343 | -0.330 | -0.026 |
| Incremento del grosor de la hoja | 0.639 | 0.134 | -0.436 | -0.129 |
| Diámetro inicial de la planta | -0.447 | 0.533 | 0.561 | 0.127 |
| Diámetro final de la planta | -0.795 | 0.460 | 0.088 | 0.309 |
| Incremento diámetro de planta | -0.153 | 0.119 | -0.697 | 0.312 |
| Número de estomas abaxiales | 0.103 | -0.845 | 0.118 | -0.081 |
| Longitud de estomas abaxiales | 0.615 | 0.596 | 0.084 | -0.019 |
| Ancho de estomas abaxiales | -0.594 | -0.611 | -0.093 | 0.024 |
| Tasa fotosintética | 0.287 | 0.187 | 0.498 | -0.631 |
| Conductancia | 0.743 | 0.473 | 0.136 | -0.100 |
| Déficit de presión de vapor | 0.808 | -0.376 | -0.206 | 0.137 |

Tasa fotosintética (μ mol * CO₂ * m⁻² * s⁻¹), Conductancia (mol * H₂O * m⁻² * s⁻¹), Déficit de presión de vapor (kPa).

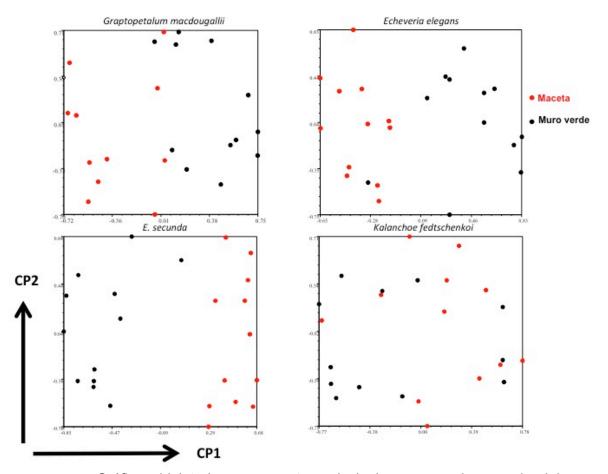


Figura 12. Gráficas biplot de componentes principales para cada especie del grupo metabólico CAM donde se muestra la separación de los individuos, de acuerdo al sistema de producción en maceta o muro verde y basada en las variables agrupadas en el CP1.

En la Figura 12, se muestra la adaptación de *Graptopetalum macdougalli* y *Kalachoe fedtschenkoi* al cultivo en muro verde, mientras que *Echeveria elegans* y *E. secunda* se comportaron de manera diferente. Esto basado en las variables que fueron significativas para el CP1 (r > 0.5). A nivel fisiológico, tal como lo mencionan Dell'Amico y Morales-Guevara (2017) el cierre estomático constituye un mecanismo fundamental de tolerancia al estrés hídrico, ya que son responsables de la mayor pérdida de agua en las plantas, por lo que se esperaría valores más elevados de conductancia estomática para el grupo CAM específicamente, sin embargo, se presentaron valores más altos de esta variable en *Nephrolepis cordifolia* (C₃), *Pennisetum setaceum* (C₄) y *Echeveria elegans* (CAM).

Las plantas CAM demuestran requerimientos hídricos menores que las C₃ y C₄ bajo condiciones ambientales de estrés (Winter y Holtum, 2014) y éstas son una mejor opción que las C₃ y C₄ para condiciones semiáridas, además de ser una opción más económica por no requerir de un sistema de riego en condiciones de exterior, esto afectaría la calidad de la planta pero no su supervivencia, frente a las plantas C₃ y C₄ que requieren un sistema de riego, en un clima templado subhúmedo de acuerdo al sistema de clasificación de Köppen (García, 2004) para la ciudad de Guadalajara.

En el Cuadro 12 se muestra un resumen comparativo de las variables que definieron la diferencia en muro verde, en el cual se hacen evidentes las respuestas tanto morfológicas como fisiológicas de cada especie con el cambio específico en este experimento. Dentro de las variables morfológicas, el grosor de las hojas se vio significativamente modificado en las especies de los grupos C₄ y CAM, mientras que la tasa fotosintética se modificó prácticamente sólo en las especies del grupo metabólico C₃.

Cuadro 12. Resumen comparativo de las variables de los grupos metabólicos, que mostraron diferencia entre muro verde y maceta.

| | C ₃ | C ₄ | CAM |
|---------------------------|---|--|--|
| Variables | Hoja: | Ноја: | Ноја: |
| morfológicas | Longitud finalIncremento en longitud | Longitud inicialIncremento del largoGrosor inicial | Longitud inicial de la hoja,Grosor inicial |
| | Incremento del grosor | Grosor final Incremento del grosor | Grosor finalIncremento del grosor |
| | Planta: | Planta: | Planta: |
| | Diámetro final | Diámetro inicialIncremento del diámetro | Diámetro final |
| | Estomas: | Estomas: | Estomas: |
| | • Longitud | LongitudAncho | LongitudAncho |
| Variables fisiológicas | Tasa fotosintéticaDéficit de presió de vapor | ConductanciaDéficit de presión de vapor | ConductanciaDéficit de presión de vapor |

VI. Conclusiones

Los resultados obtenidos en los experimentos realizados para el presente proyecto, permiten dar un panorama generalizado de la diferente respuesta de algunas especies representativas de los grupos metabólicos C₃, C₄ y CAM en muro verde. Lo anterior está basado en indicadores de adaptación como son las variables medidas en hoja y aquellas que atañen directamente a la fisiología de cada grupo de plantas.

Los análisis estadísticos realizados, permitieron inferir que el comportamiento de las especies de cada grupo metabólico no fue uniforme dentro de los grupos y que se identificaron especies en cada grupo que se adaptan más fácilmente al cultivo en el sistema de muro verde.

Dentro del grupo metabólico C_3 se pudo determinar que son plantas que dependerán de un sistema de riego para su supervivencia en muro verde y esto se hizo patente en la medida de tasa fotosintética, que tuvo diferencias significativas entre muro y maceta. A pesar de ello, la especie *Nephrolepis biserrata*, presentó la ventaja de no cambiar su forma (Diámetro de planta, tamaño de la hoja) en muro verde.

Cada tipo de metabolismo está relacionado con una morfología foliar específica, sin embargo, las características que determinaron las diferencias a nivel de grupo metabólico fueron longitud y grosor de la hoja, así como diámetro de la planta.

En todos los grupos, se encontraron especies que se adaptan más fácilmente en el muro verde. Para C₃ fueron *Nephrolepis exaltata* var. *bostoniensis* y *N. biserrata*; en el grupo C₄ *Chlorophytum comosum* y *Liriope spicata* y finalmente en el grupo CAM, *Graptopetalum macdougalli* y *Kalanchoe fedtschenkoi*.

Literatura citada

- Andrianasolo, F. N., Casadebaig, P., Langlade, N., Debaeke, P., and Maury, P. 2016. Effects of plant growth stage and leaf aging on the response of transpiration and photosynthesis to water deficit in sunflower. *Functional Plant Biology*, 43(8): 797-805.
- Apezteguía, C. R. R., y Rodríguez, L. G. 1999. *Cactos y otras suculentas en Cuba*. Editorial Científico Técnica. La Habana, Cuba. 213 p.
- Bartesaghi-Koc, C., Osmond, P., and Peters, A. 2017. Towards a comprehensive green infrastructure typology: A systematic review of approaches, methods and typologies. *Urban Ecosystems*. 20:15–35.
- Bellasio, Ch., Beerling, D. J., and Griffiths, H. 2016. An Excel tool for deriving key photosynthetic parameters from combined gas exchange and chlorophyll fluorescence: theory and practice. *Plant, Cell and Environment.* 39:1180–1197
- Berry, J., and Bjorkman, O. 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 31(1): 491-543.
- Blanc, P. 2008. The vertical garden: From nature to the city. W.W. Norton, New York, NY.
- Boixaderas, N., Cuello, J., Domínguez, A., y Vidal, A. 1994. *Enseñanza superior: Química, Biología, Geología.* NAUTA. Barcelona, España. 390 p.
- Bolaños, T., y Moscoso, A. 2011. Consideraciones y selección de especies vegetales para su implementación en ecoenvolventes arquitectónicos: una herramienta metodológica. *Revista Nodo*, 5(10):20-25.
- Bonan, M., Williams, R. A., Fisher, R. A., and Oleson, K. W. 2014. Modeling stomatal conductance in the earth system: linking leaf water-use efficiency and water transport along the soil–plant–atmosphere continuum. *Geoscientific Model Development.* (7):2193–2222.
- Borland, A., Griffiths, H., Hartwell, J., and Smith, J. A. C. 2009. Exploiting the potential of plants with crassulacean acid metabolism for bioenergy production on marginal lands. *Journal of Experimental Botany*. 60(10):2879–2896.
- Brickmann, E. B., Eller, M., Ihlenfeldt, H, D., Von Willert, D, J., and Weger, A, J, A. 1992. *Life strategies of succulents in deserts*. Cambridge University. Great Britain. 340 p.
- Cameron, R. W., Taylor, J. E., and Emmett, M. R. 2014. What's 'cool' in the world of green façades? How plant choice influences the cooling properties of green walls. *Building and Environment*. 73:198-207.
- Carriquí, M., Cabrera, H. M., Conesa, M. À., Coopman, R. E., Douthe, C., Gago, J., and Flexas, J. 2015. Diffusional limitations explain the lower photosynthetic capacity

- of ferns as compared with angiosperms in a common garden study. *Plant, Cell and Environment*, 38(3): 448-460.
- Carter, T. and Butler, C. 2008. Ecological impacts of replacing traditional roofs with green roofs in two urban areas. *Cities and the environment*, 1(2):1-17.
- Chi, Y. K., Xiong, K. N., Zhao. Di., P., Wang, Y. S., and Zhang, J. H. 2015. The difference of photosynthesis between monoculture grass and mixed sowing grass in rocky desertification area, southwest China. (In) *Environment, Energy and Applied Technology*: Proceedings of the 2014 International Conference on Frontier of Energy and Environment Engineering (ICFEEE 2014), Taiwan, December 6-7, 2014 (p. 65). CRC Press.
- Chiquet, C., Dover, J. W., and Mitchell, P. 2013. Birds and the urban environment: the value of green walls. *Urban Ecosystems*, 16(3):453-462
- Chiñas-Sánchez, P., López-Juárez, I., y Vázquez-López, J. A. 2014. Reconocimiento de variables multivariantes empleando el estadístico T² Hotelling y MEWMA mediante las RNA's. *Ingeniería Investigación y Tecnología*, 15(1):125-138.
- Christin, P. A., Osborne, C. P., Chatelet, D. S., Columbus, J. T., Besnard, G., Hodkinson, T. R., and Edwards, E. J. 2013. *Anatomical enablers and the evolution of C*₄ *photosynthesis in grasses. Proceedings of the National Academy of Sciences.* 110(4):1381-1386.
- Coma, J., G. Pérez., De Gracia, A., Burés, S., Urrestarazu, M., and Cabeza, L. F. 2016. Vertical greenery system for energy savings in buildings: A comparative study between green walls and green facades. *Building and Environment*. 111:228-237.
- CONAGUA. 2015. Datos de estación meteorológica. Recuperado el 25 de mayo de 2017, de http://smn.conagua.gob.mx/tools/RESOURCES/Estadistica/14121.pdf.
- D'Alessandro, F., Asdrubali, F., and Mencarelli, N. 2015. Experimental evaluation and modelling of the sound absorption properties of plants for indoor acoustic applications. *Building and Environment*. 94:913-923.
- Dell'Amico, R. J. M., y Morales-Guevara, D. M. 2017. Comportamiento de la conductancia estomática de dos variedades de tomate cubanas en condiciones de campo y riego limitado. *Cultivos Tropicales*, 38(2):137-144.
- Dirks, I., Raviv, B., Shelef, O., Hill, A., Eppel, A., Aidoo, M. K., and Kochavi, A. 2016. Green roofs: what can we learn from desert plants?. *Israel Journal of Ecology & Evolution*. 62(1-2):58-67.
- Eichhorn, E. S., Evert, R. F. and Raven, H. P. 1986. *Biology of Plants*. Fourth edition. Worth Publishers, Inc. New York, U.S.A. 775 p.
- Ehleringer, J., and Cook, C. S. 1980. Measurements of photosynthesis in the field: utility of the CO₂ depletion technique. *Plant Cell and Environment*, 3:479-482.

- Fleta-Soriano, E., Pintó-Marijuan, M., and Munné-Bosch, S. 2015. Evidence of drought stress memory in the facultative CAM, *Aptenia cordifolia*: possible role of phytohormones. PloS one, 10:8, e0135391.
- García-Amaro, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen..Editorial UNAM. 6: 50-74.
- Gasperi, D., Bazzocchi, G., Bertocchi, I., Ramazzotti, S. and Gianquinto, G. 2015. The multifunctional role of urban gardens in the twentieth century. The Bologna case study. *Chronicle Horticulture*, 1095: 91-98.
- Givnish, 1988. Adaptation to sun and shade: A whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*. 15:63–92.
- Güemes, J. 2004. Aumentar la diversidad de la jardinería pública. QEJ. Bricojardinería y paisajismo: Revista profesional de distribución en horticultura ornamental y jardinería, 115:16-19.
- Herrera, A. 2009. Crassulacean acid metabolism and fitness under water deficit stress: if not for carbon gain, what is facultative CAM good for? *Annals of Botany*, 103(4):645-653.
- Hetherington, A. M., and Woodward, F. I. 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424:901–908.
- Johnson, G. N., Rumsey, F. J., Headley, A. D., and Sheffield, E. 2000. Adaptations to extreme low light in the fern *Trichomanes speciosum*. *New Phytologist* 148(3): 423-431.
- Kanuk, L. L. 2005. Comportamiento del consumidor. Pearson Educación.
- Leegood, R. C. 1993. Carbon Dioxide Concentrating Mechanisms. (In) P.J. Lea and R.C. Leegood (Eds.). *Plant Biochemistry and Molecular Biology*. John Wiley and Sons, Ltd. Chichester, U.K. 42 p.
- Liu, Y. J., Mu, Y. J., Zhu, Y. G., Ding, H., and Arens, N. C. 2007. Which ornamental plant species effectively remove benzene from indoor air?. *Atmospheric Environment*, 41(3):650-654.
- Lüttge, U., 2004. Ecophysiology of Crassulacean acid metabolism (CAM). *Annals of Botany*. 93:629–652.
- March, K. 1988. Cactus y Suculentas. Editorial Blume. Barcelona, España. 48 p.
- McFarland, A. 2017. The relationship between the use of green spaces and public gardens in the work place on mental well-being, quality of life, and job satisfaction for employees and volunteers. *HortTechnology*. 27:187–198.
- Meyrán, G. J., y López, C. L. 2003. Las Crasuláceas de México. Sociedad Mexicana de Cactología A. C. D.F. México. 234 p.
- Mohanty, P, U., Pathre U. and Yunus, M. 2000. *Probing Photosynthesis: Mechanisms, Regulation and Adaptation*. Taylor & Francis. London, U.K. 558 p.

- Moran, R. C. 2004. A natural history of ferns. Portland, Oregon: Timber Press.
- Murillo-Tovar, M. A., Saldarriaga-Noreña, H., Hernández-Mena, L., Campos-Ramos, A, Cárdenas-González, B., Ospina-Noreña J. E., Cosío-Ramírez, R., Díaz-Torres, J. J., and Smith, W. 2015. Potential Sources of Trace Metals and Ionic Species in PM2.5 in Guadalajara, Mexico: A Case of Study during Dry Season. *Atmosphere* 6:1858-1870.
- Nagase, A., and Dunnett, N. 2010. Drought tolerance in different vegetation types for extensive green roofs: Effects of watering and diversity. *Landscape and Urban Planning*, 97:318-327
- Nessman, J. D. 1994. *Guía para el cuidado de las plantas crasas y cactus*. Susaeta S.A. España. 153 p.
- Nicotra, A. B., Atkin, O. K., Bonser, S. P., Davidson, A. M., Finnegan, E. J., Mathesius, U., and van Kleunen, M. 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in plant science*. 15(12):684-692.
- Nishida, K., Kodama, N., Yonemura, S., and Hanba, Y. T. 2015. Rapid response of leaf photosynthesis in two fern species *Pteridium aquilinum* and *Thelypteris dentata* to changes in CO₂ measured by tunable diode laser absorption spectroscopy. *Journal of Plant Research*. 128(5):777-789.
- Nobel, P. S. 1991. Achievable productivities of certain CAM plants: basis for high values compared with C₃ and C₄ plants. *New phytologist*. 119(2):183-205.
- Norma Ambiental para el Distrito Federal NADF-013-RNAT-2007. Gaceta Oficial del Distrito Federal. 2008. Ciudad de México, México.
- Pérez, G., Coma, J., Martorell, I., and Cabeza, L.F. 2014. Vertical Greenery Systems (VGS) for energy saving in buildings: A review. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*. 39:139-165.
- Perini, K., Ottelé, M., Haas, E. M., and Raiteri, R. 2011. Greening the building envelope, façade greening and living wall systems. *Open Journal of Ecology*. 1:1–8.
- Pessarakli, M. 1997. Handbook of Photosynthesis. Dekker Marcel editorial. University of Arizona, United States of America. 1027 p.
- Rawson, H. M., Hindmarsh, J. H., Fischer, R. A., y Stockman, Y. M. 1983. Changes in leaf photosynthesis with plant ontogeny and relationships with yield per ear in wheat cultivars and 120 progeny. *Functional Plant Biology*. 10(6):503-514.
- Reyes-González, C. E., Torres-Morán, J. P., Ramírez-Hernández, B.C., Portillo, L., Pimienta-Barrios, E., and Torres-Morán, M. I. 2018. Morphological Changes of Mexican Native Succulent Plants in a Vertical Greenery System Compared with Pot Conditions. *HortTechnology*. 28:304-309.
- Rohlf, F. J. 2009. NTSYSpc. Numerical taxonomy system. Ver. 2.21 c. Exeter Software. Setauket, New York.

- Salas, M. C., Montero, J. L., and Moral, J. A. 2009. Hydroponic system for growing ground cover plants on vertical surface. In II International Conference on Landscape and Urban Horticulture 881 (pp. 421-423).
- Silva, E.C., Nogueira, R. J., Vale, F. H., Araújo F. D. P., and Pimenta, M. A. 2009. Stomatal changes induced by intermittent drought in four umbu tree genotypes. Braz. Journal of *Plant Physiology*, 21:33–42.
- Silva, H., Sagardia, S., Ortiz, M., Franck, N., Opazo, M., Quiroz, M., Baginsky, C., and Tapia, C. 2014. Relationships between leaf anatomy, morphology, and water use efficiency in *Aloe vera* (L) Burm f. as a function of water availability. *Revista Chilena de Historia Natural*. 87(1):13.
- Starry, O., Lea-Cox, J. D., Kim, J., and Van Iersel, M. W. 2014. Photosynthesis and water use by two *Sedum* species in green roof substrate. *Environmental and Experimental Botany*. 107:105-112.
- Sultan, S.E. 1995. Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica*, 44:363–383.
- Taiz, L., and E. Zeiger. 2002. *Plant Physiology*. Tercera Edicion. Sinauer Associates. Sunderland, MA. Publicaciones. Estados Unidos de América. 690 p.
- Timur, Ö.B., and E. Karaca. 2013. Vertical gardens, p. 587–622. In: M. Özyavuz (ed.). Advances in landscape architecture. InTech, London. http://dx.doi.org/10.5772/55763.
- Torres-Morán, M.I., Ramirez-Hernández B., y Rodríguez-Morán. M., 2018. De la etnobotánica a los muros verdes: la total relación humano-planta. *e-CUCBA*. 4(7):25-30.
- Urrestarazu, M., y Burés, S. 2009. Aplicación de cultivos sin suelo en arquitectura. *Horticultura Internacional.* 70:10-15.
- Valladares, F., Vilagrosa, A., Peñuelas, J., Ogaya, R., Camarero, J. J., Corcuera, L., Sisó, S., y Gil-Pelegrín, E. 2004. *Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía*. Ecología del Bosque Mediterráneo en un mundo cambiante. Ministerio de Ambiente. Madrid, España. 190 p.
- Van den Berg, A. E., and Van den Berg, M. M. 2015. Health benefits of plants and green space: Establishing the evidence base. *Acta Horticulturae*, 1093: 19-30.
- Wang, R. H., Chang, J. C., Li, K. T., Lin, T. S., and Chang, L. S. 2014. Leaf age and light intensity affect gas exchange parameters and photosynthesis within the developing canopy of field net-house-grown papaya trees. *Scientia Horticulturae*. 165:365-373.
- Winter, K., and Holtum., J. A. M. 2014. Facultative crassulacean acid metabolism (CAM) plants: Powerful tools for unravelling the functional elements of CAM photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, 65:3425–3441.

- Wright, I. J., Reich, P. B., Cornelissen, J. H., Falster, D. S., Garnier, E., Hikosaka, K., and Poorter, H. 2005. Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New phytologist*, 166(2):485-496.
- Wolf, K. L. 2015. Metro nature, environmental health and economic value. *Environmental health perspectives*, 123(5):390.
- Yoshida, S. 1972. Physiological aspects of grain yield. *Annual Review of Plant Physiology*, 23(1):437-464.

ANEXO