

**CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA Y ASIMILACIÓN NETA DE CO₂ EN
SÁBILA EN DOS LOCALIDADES BAJO SEQUÍA**

**STOMATAL CONDUCTANCE AND CO₂ UPTAKE RATE IN SABILA IN
TWO LOCATIONS UNDER DROUGHT**

**Juan Patishtán Pérez^{1*}, Raúl Rodríguez García², Francisco Zavala
García³, Diana Jasso Cantú² y Adalberto Benavides Mendoza²**

¹Estudiante de Maestría en Ingeniería de Sistemas de Producción, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Calle 5 # 1457 Col. Vicente Guerrero, Saltillo, Coahuila Tel 01 (844) 1120362. Correo electrónico: jn_pape@hotmail.com. ²Profesor-Investigador Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coahuila. ³Profesor-Investigador Facultad de Agronomía Universidad Autónoma Nuevo León, Marín N.L.

** Autor para correspondencia*

CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA Y ASIMILACIÓN NETA DE CO₂ EN SÁBILA EN DOS LOCALIDADES BAJO SEQUÍA

STOMATAL CONDUCTANCE AND CO₂ UPTAKE RATE IN SABILA IN TWO LOCATIONS UNDER DROUGHT

RESUMEN

La sábila (*Aloe vera*) tiene una importancia económica relevante en la industria farmacéutica, de cosméticos y alimentaria. Esta planta dispone del metabolismo CAM. En México se siembra en regiones con clima subhúmedo cálido, subhúmedo semicálido y semiseco semicálido, por lo que resulta importante determinar su adaptación en dos ambientes, uno con clima semiseco cálido (Marín, Nuevo León) y otro con clima semiárido templado (Buenavista, Saltillo, Coahuila) y evaluar su tolerancia a la sequía.

En cada localidad se evaluaron dos tratamientos: sin sequía (T1), riego dos veces por semana para mantener la humedad del suelo cercana a capacidad de campo (33.5% base peso) y con sequía (T2), riego hasta alcanzar una humedad en el suelo entre 8.4 y 1.3%. Durante la evaluación se completaron cuatro ciclos de sequía. Las mediciones de conductancia estomática y asimilación de CO₂ se realizaron durante 24 h a intervalos de 1.5 a 2 h. Se utilizó un equipo portátil para medir fotosíntesis (LICOR LI-6400 SYSTEM). Para evaluar el efecto clima se empleó un diseño experimental completamente al azar y un diseño

de modelos mixtos para la sequía. Los resultados muestran que en ambas localidades en las plantas sin sequía (T1) se presentaron las cuatro fases clásicas de asimilación de CO₂. Bajo el clima de Buenavista la conductancia estomática y la asimilación de CO₂ fueron mayores en un 39% y 25% respectivamente que en Marín, debido a las temperaturas más frescas. La sequía redujo hasta un 43% la conductancia estomática y 85% la asimilación neta de CO₂. Como respuesta al estrés hídrico las plantas presentaron la variante CAM-reducido. Las temperaturas más frescas durante la noche en Buenavista promueven mayor apertura estomática y asimilación de CO₂ que en Marín. La sábila no mostró capacidad para soportar la sequía, que afectó fuertemente la conductancia estomática y asimilación de CO₂.

Palabras clave: *Aloe vera* M., conductancia estomática, asimilación neta de CO₂, sequía.

SUMMARY

Sabila has a relevant economical importance in the pharmaceutical, cosmetic and nutritional industry. This plant possess the CAM metabolism. In Mexico it is planted in regions where the weather is warm half humid, half warm half humid, and half dry/ half warm. It is important to specify its adjustment in two environments, one with a warm half dry weather (Marin, Nuevo Leon) and the other with mild half dry weather (Buenavista, Saltillo, Coahuila) and evaluate its tolerance in drought.

Two treatments were evaluated in each location: without drought or well-watered (T1), irrigation twice per week to keep the ground humidity close to the field capacity (33.5% weight base), with drought or Water-stressed (T2), irrigation until reach a ground humidity between

8.4 and 1.3%. During the evaluation 4 cycles of drought were completed. The stomatal conductance and CO₂ uptake measurements were made in 24 hours at intervals of 1.5 to 2 hours. A portable equipment was used to measure the photosynthesis (LICOR LI-6400 SYSTEM). A random experimental design and a mixed model design were used to evaluate the weather effect and drought.

The results show that in both locations without drought (T1) the four classic phases of CO₂ uptake appeared. The stomatal conductance and CO₂ uptake were bigger in a 39% and 25% respectively in Buenavista than in Marin due to the colder temperatures. The drought dropped up to 43% the stomatal conductance and 85% the CO₂ uptake. As an answer to the Water-stressed the plants showed the CAM-idling variant. The colder temperatures during the night in Buenavista promote a bigger openness to stomatal and CO₂ uptake. The sabila didn't show capacity to endure the drought, as it affected the stomatal conductance and CO₂ uptake strongly.

Index words: *Aloe vera* M., stomatal conductance, CO₂ uptake net, drought.

INTRODUCCIÓN

La sábila (*Aloe vera* M.), es una planta suculenta con metabolismo CAM, en este tipo de plantas la apertura estomática y la asimilación de CO₂, fijación por PEPC (fosfoenol piruvato carboxilasa) y acumulación vacuolar del CO₂ a manera de ácidos orgánicos, predominantemente ácido málico, se efectúa principalmente de noche (fase I), el CO₂ es refijado durante el día vía ciclo de Calvin (fase III; Lüttge, 2004). El cierre estomático durante el día evita la transpiración para conservar el agua en los tejidos y permitir que las plantas se desarrollen en regiones donde el agua es escasa (Bastide *et al.*, 1993). Entre estas dos fases existen transiciones en las que los estomas permanecen abiertos para la toma de CO₂ por lapsos cortos, durante el amanecer (fase II) y durante el atardecer (fase IV), en esta última fase ocurre la fijación directa de CO₂ a carbohidratos cuando el acervo de ácido vacuolar se encuentra agotado, estas dos últimas fases son sensibles a los parámetros ambientales (Lüttge, 2002).

De la planta de sábila, se obtienen productos que son usados en la industria farmacéutica, de cosméticos y alimentaria, es una de las plantas medicinales más investigadas e importantes en el mundo (Kojo y He, 2004).

México es el principal productor de sábila en el continente americano, con 46 % de la superficie sembrada. Las principales zonas productoras se encuentran en los estados de Tamaulipas y Yucatán, localizados en regiones con clima subhúmedo cálido, subhúmedo semicálido y semiseco semicálido, en menor proporción en zonas semiáridas de San Luis Potosí, Durango, y Zacatecas.

Las variables climáticas, particularmente la temperatura y la humedad pueden afectar procesos fundamentales como la fotosíntesis y la respiración. Las plantas CAM que crecen en las regiones áridas y semiáridas como el género *Agave* y *Opuntia*, las bajas temperaturas nocturnas promueven mayor apertura estomática y asimilación de CO_2 y las altas temperaturas tienen un efecto contrario (Nobel *et al.*, 1998; Pimienta *et al.*, 2001). Otras especies que crecen en ambientes de bosque tropical como *Hylocereus undatus*, la óptima temperatura para la asimilación neta de CO_2 ocurre a valores más elevados que las cactáceas de las zonas semiáridas (Nobel y Barrera, 2004). La temperatura tiene efectos en el funcionamiento de las enzimas de carboxilación nocturna (PEPC) y la decarboxilación diurna, donde las bajas temperaturas favorecen el primer proceso y las altas el segundo, sin embargo muchas especies tropicales CAM funcionan bien a bajas y altas temperaturas o similar durante día-noche (Lüttge, 2006).

La luz tiene dos funciones importantes en las plantas CAM. Primero actúa como fuente de energía para la fotosíntesis y segundo influye en la expresión y en la interpretación de las vías de señalización. La intensidad de la radiación fotosintéticamente activa (PAR), durante el día (Fase III) determina el ritmo de la movilización del ácido orgánico y la asimilación de CO_2 vía rubisco en los cloroplastos (Barrow y Cockburn, 1982; Thomas *et al.*, 1987).

Existen variantes en el funcionamiento del metabolismo CAM. Una variante es el CAM-reducido (*idling*), donde los estomas se mantienen cerrados día y noche y el ciclo del ácido orgánico día/noche es alimentado por la reutilización nocturna del CO_2 de la respiración, el ciclo cesa cuando se agotan los glucósidos en las células del clorénquima (Lüttge, 2004), este comportamiento se observa como respuesta al estrés hídrico ocasionado por la limitación de disponibilidad de agua. Otra variante es el CAM-cíclico, donde existe

asimilación diurna de CO₂ durante las primeras horas del día mas refijación nocturna de CO₂ respiratorio, acompañado por una pequeña fluctuación de ácidos orgánicos (Dodd *et al.*, 2002). Tercera variante es el CAM-obligado donde la asimilación de CO₂ ocurre predominantemente en la fase I y también en la fase II y IV en menor magnitud, dependiendo del estado hídrico (Dodd *et al.*, 2002), este comportamiento es observado en plantas sin déficit de humedad.

Plantas CAM como el género *Agave* evitan los daños fisiológicos de la sequía por un mecanismo denominado retraso de la desecación, que se expresa mediante la asimilación nocturna de CO₂, cutículas gruesas, baja frecuencia de estomas y succulencia; esta última permite el movimiento continuo del agua almacenada en el parénquima medular al clorénquima durante el periodo de sequía (Tyree *et al.*, 2002). El cierre de los estomas bajo sequía es provocado por la acumulación de ácido abscísico (ABA) en la célula del mesófilo, las raíces ajustan la apertura estomática por medio de la acción de múltiples mensajeros químicos, el ABA y citokininas han sido identificados como mensajeros derivados de las raíces implicados en este proceso (Vavasseur, 2005; Nobel y Barrera, 2004). El cierre estomático también puede ser provocado por el incremento de la concentración interna de CO₂, debido a la decarboxilación en el día de los ácidos orgánicos (Herppich y Peckmann, 2000).

La respuesta de las plantas CAM a la sequía es variable, por ejemplo *Agave tequilana* puede soportar condiciones extremas, afectando poco la asimilación de CO₂, (Pimienta *et al.*, 2006). Otras especies como *Hylocereus undatus* (Pitahaya) son fuertemente afectadas reduciendo prácticamente la asimilación nocturna, con tendencia al metabolismo CAM reducido (Ortiz *et al.*, 1999).

Como la sábila se siembra en regiones subhúmedo cálido, subhúmedo semicálido y semiseco semicálido del país, se requiere conocer su adaptación a las condiciones climáticas de las zonas semiáridas del norte del país, siendo importante dilucidar cual condición climática de dos localidades promueve la apertura estomática y asimilación de CO₂. También evaluar capacidad de la planta a soportar condiciones de sequía o de déficit de humedad en el suelo, por medio de estas variables fisiológicas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Localidad

Con la finalidad de evaluar el comportamiento fisiológico de la sábila en climas contrastantes, se estableció el experimento en la Facultad de Agronomía de la Universidad Autónoma de Nuevo León (FAUANL), en el municipio de Marín Nuevo León a 25° 53' N, 100° 02' O y a 400 msnm con un clima semiárido cálido y en la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (UAAAN), ubicada en Buenavista, Saltillo, Coahuila, a 25° 23' N ,100°02' O y a 1743 msnm, con un clima semiárido templado. En 2007, en la primera localidad los promedios mensuales diarios de las temperaturas extremas oscilaron entre 6.9 y 22.4°C durante la noche, 16.7 y 34.7°C durante el día, la temperatura media diaria anual fue de 22.1°C; en la otra localidad la temperatura media diaria durante la noche osciló entre 4.5 y 16.2°C y en el día entre 17.2 y 28.2°C, la temperatura media diaria anual fue de 17.0°C (Cuadro 1).

Cuadro 1. *Temperatura media diaria mensual en las dos localidades en 2007*

Localidad	Temp	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic
Marín	Max	16.7	23.8	27.7	29.4	32.1	34.7	32.5	34.2	33.1	32.7	26.5	26.1
	Min	6.9	9.7	14.9	16.2	18.9	20.8	22.4	22.4	21.7	16.8	15.6	8.3
	Med	11.4	16.3	20.9	22.3	25.5	27.5	26.7	27.6	26.5	24.1	19.0	17.0
Buenavista	Max	17.2	20.1	23.0	26.0	27.8	28.2	25.4	25.4	24.8	23.8	21.0	22.1
	Min	4.5	5.3	8.2	10.9	13.2	16.2	15.5	14.8	13.2	8.9	6.1	7.7
	Med	10.8	12.7	15.6	18.4	20.5	22.2	20.4	20.1	18.9	16.3	13.5	14.9

Fuente: FAUANL y UAAAN

Tratamientos

En cada una de las localidades se evaluó el efecto de déficit de humedad en el suelo en el intercambio de CO₂ por medio de dos tratamientos: sin sequía o mínimo déficit hídrico en el suelo (T1), riego dos veces por semana para mantener la humedad del suelo cercana a capacidad de campo, 33.5% base peso y con sequía o máximo déficit hídrico (T2), riego hasta alcanzar una humedad en el suelo entre 8.4 y 1.3%. Posterior a un ciclo de sequía, las plantas del T2 se dejaron recuperar entre 13 y 40 días, regándose igual a T1 en este periodo, para después reiniciar un nuevo ciclo. En total se completaron en cada localidad cuatro ciclos de sequía (Cuadro 2). Cada tratamiento estuvo representada por cuatro plantas de cuatro años de edad, colocadas en macetas de veintitrés litros con dieciséis kilogramos de suelo de textura franco con un 6.6% de materia orgánica. El contenido de humedad a capacidad de campo en el suelo es de 33.5 % (kg/kg) y el punto de marchitez permanente de 15 % (kg/kg).

Cuadro 2. *Fechas de inicio y terminación de ciclos de sequía en plantas de sábila en dos localidades*

LOCALIDAD	INICIO	TERMINACION	LOCALIDAD	INICIO	TERMINACION
MARIN	12-13 Enero	10 -11 Marzo	BUENAVISTA	17-18 Marzo	13-14 Abril
	23-24 Marzo	11 -12 Mayo		28-29 Abril	02-03 Junio
	16-17 Junio	25 -26 Agosto		12-13 Julio	07-08 Octubre
	22-23 Octubre	10 -11 Noviembre		20-21 Octubre	30 Noviembre-01 Diciembre

Determinación de conductancia estomática y asimilación de CO₂

Las mediciones de conductancia estomática (CE) y asimilación de CO₂ se efectuaron en la décima hoja de cada planta de sábila (contabilizando de la hoja más reciente al exterior) durante 24 h a intervalos de 1.5 a 2 h. Se utilizó un equipo portátil para medir fotosíntesis, (LICOR LI-6400 Portable Photosynthesis System), se adaptó una cámara de asimilación ventilada con un diámetro de 9.5 cm y 45 cm de longitud (3189 mL), donde se introdujo una porción de la hoja de 40 cm de longitud (Figura 1).



Figura 1. Cámara adaptada para determinar intercambio de gases en hoja de Aloe vera

La tasa de asimilación instantánea de CO₂ (TAI), se determinó midiendo la concentración de CO₂ al inicio y al final de un periodo de 5 minutos, representándose la asimilación por unidad de área y unidad de tiempo ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{S}^{-1}$). Además al inicio y al final del periodo se midió CE ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{S}^{-1}$), temperatura del aire TA (°C) y radiación fosintéticamente activa PAR ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{S}^{-1}$).

La asimilación neta de CO₂ (ASNET; mmol.m⁻².día⁻¹), y la radiación fotosintéticamente activa durante el día (mol.m⁻².día⁻¹), se calcularon integrando los valores instantáneos con el programa estadístico Sigmaplot versión 10.0 y Texas Instrument 2.5, Modelo TI-92.

Análisis estadístico

Para analizar el efecto localidad, que exprese las condiciones climáticas sobre la asimilación neta de CO₂ (ASNET), y el valor medio de la conductancia estomática de las fases I, II y IV, se consideraron únicamente los valores de estas variables del tratamiento T1, al inicio y al final de cada ciclo (ocho fechas), utilizando el PROC ANOVA de Statistics Analysis System (SAS) versión 9.1.3.

Para analizar el efecto del estrés hídrico en las variables fisiológicas antes citadas, en cada una de las fechas por localidad, se utilizó el procedimiento de modelos mixtos con PROC MIXED de Statistics Analysis System (SAS) versión 9.1.3. el cual separa los efectos en fijos y aleatorios, entendiéndose como efectos fijos los tratamientos y como efectos aleatorios a las fechas de medición. Para evaluar el grado de asociación entre las variables ambientales y fisiológicas, se realizaron análisis de correlación (r) y de regresión (Sigmaplot versión 10.0).

RESULTADOS Y DISCUSION

Condiciones ambientales

La Figura 2a y 2b, presentan para las dos localidades las condiciones climáticas de los días en que se efectuaron las mediciones: la temperatura promedio diaria día/noche, y la radiación fotosintéticamente activa (PAR).

En Marín el ambiente fue más cálido, los valores de temperatura promedio durante el día fueron en su mayoría superiores a 25°C y las temperaturas nocturnas prevalecieron entre 21 y 26°C. En contraste en Buenavista la temperatura promedio diaria fluctuó entre 22 y 26°C y en la noche entre 14 y 19°C. En las mismas figuras muestran que en ambas localidades, la radiación fotosintéticamente activa recibida por las plantas de sábila fueron similares a excepción el 23 de Marzo que se presentó nubosidad durante el día.

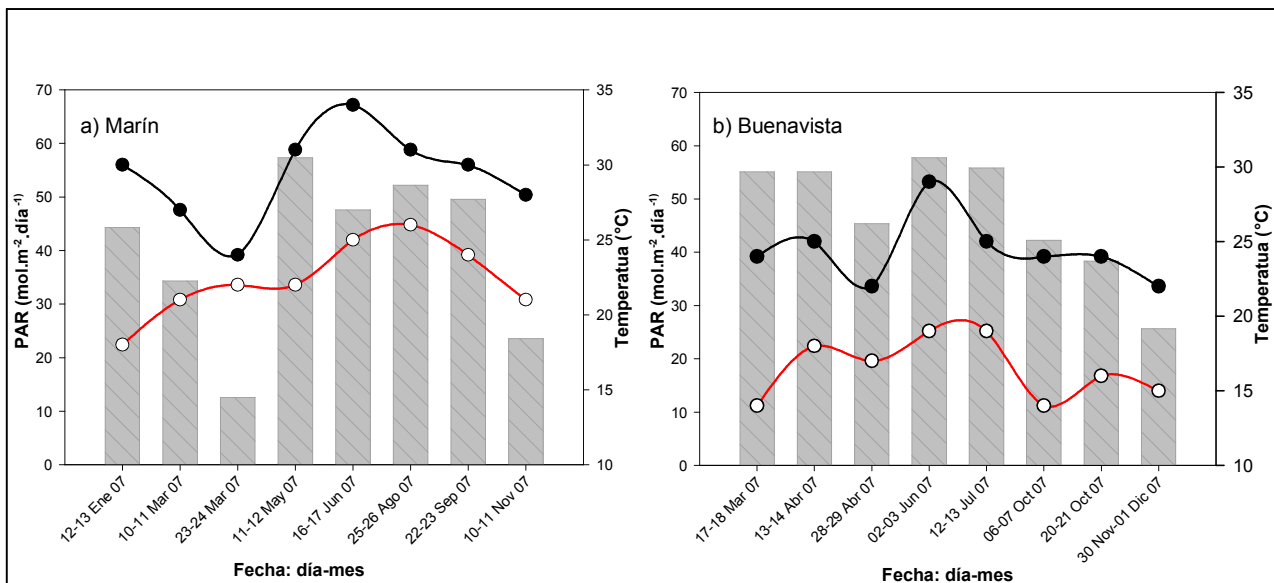


Figura 2 a-b. Temperatura promedio diurna (○), temperatura promedio nocturna (●), y radiación fotosintéticamente activa PAR durante el día (barras).

Dinámica de la asimilación instantánea de CO₂

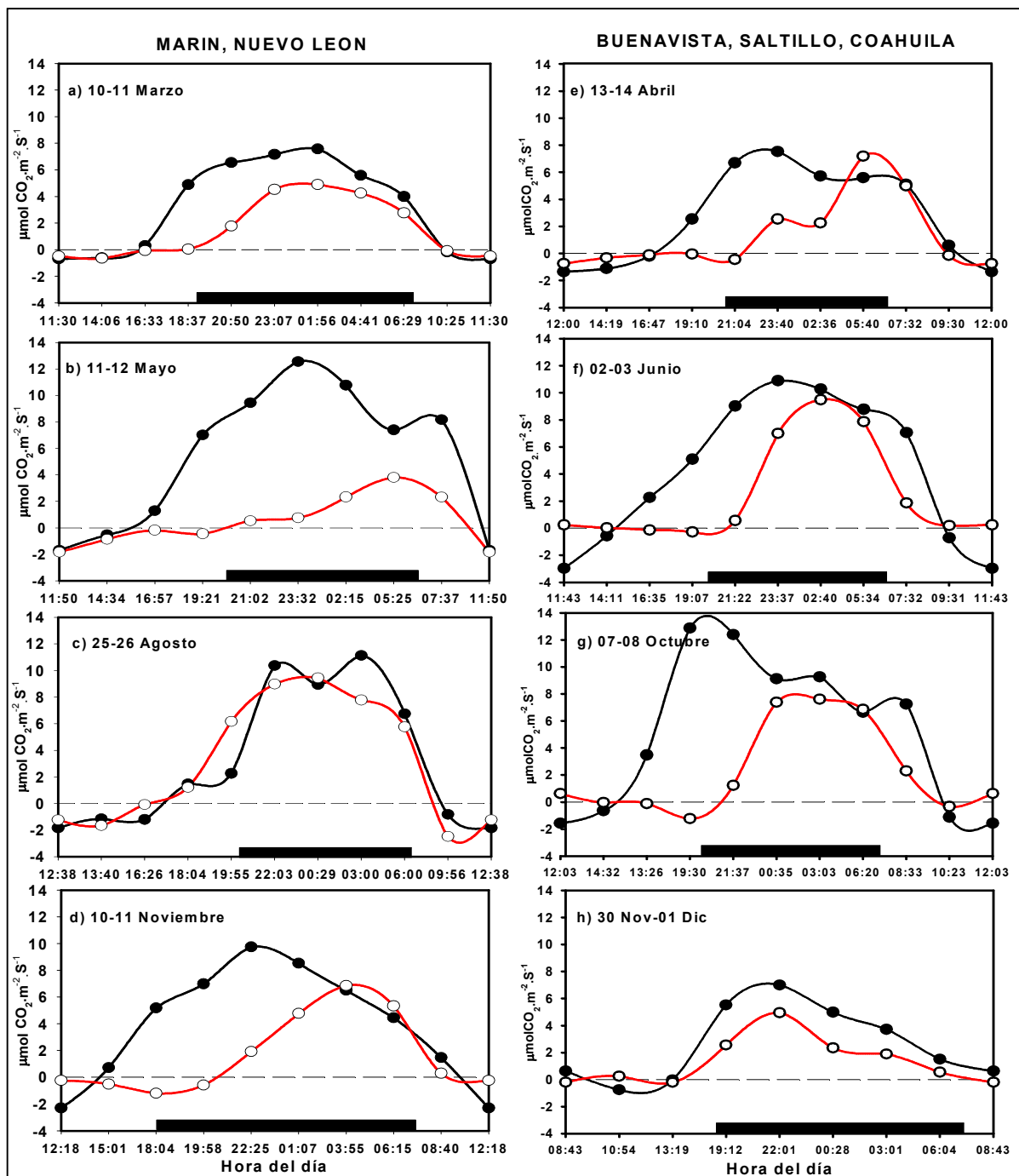


Figura 3 a-h. Dinámica de la tasa de asimilación instantánea de CO₂ en 24 h, al final de cada ciclo de sequía, sin sequía (●) y con sequía (○) en el suelo en dos localidades. La barra indica periodo nocturno.

Las plantas de sábila sin sequía (T1) en ambas localidades, presentan asimilación de CO₂ en las fases I, II y IV, y en la fase III se lleva a cabo la respiración (Figura 3 a-h). La duración de la asimilación en las fases varía con la estación del año. Durante la fase I, se lleva a cabo la mayor parte de asimilación de CO₂, en promedio el 85.4 % en Marín y el 78.0% en Buenavista, en esta fase el CO₂ es fijado por PEPC y acumulado en la vacuola a manera de ácidos orgánicos, predominantemente ácido málico (Pimienta *et al.*, 2006 y Lüttge, 2004). En la fase II la asimilación promedio fue 10.4% en Marín y de 11.1% en Buenavista, de acuerdo con Nimmo (2000), las plantas CAM pueden realizar la toma directa de CO₂ como las plantas C3 en las primeras horas de la mañana. En la fase IV la fijación de CO₂ fue en promedio de 4.2% en Marín y 10.9% en Buenavista, la fijación es en forma directa a carbohidratos, cuando el acervo del ácido vacuolar se encuentra agotado. Antes del medio día tras el cierre estomático los valores de asimilación de CO₂ registran valores bajo cero (fase III), en esta fase se lleva a cabo la removilización diurna de los ácidos orgánicos almacenados en la vacuola durante la noche anterior, decarboxilación y refijación más asimilación de CO₂ (Lüttge, 2004; Pimienta *et al.*, 2001).

En ambas localidades, en el tratamiento de sequía (T2), el estrés hídrico en la planta ocasiona que la asimilación neta de CO₂ disminuya en Marín entre un 84.1% (11-12 Mayo) y un 15.5% (25-26 Agosto) y en Buenavista entre un 66.4% (06-07 Octubre) y un 31.4% (30Noviembre-01Diciembre), la fase II fue reducida y la fase IV fue nula, este efecto coincide con lo reportado por Lüttge, (2004). La disminución de la asimilación bajo sequía es atribuido al cierre de los estomas provocado por la acumulación de ácido abscísico (ABA) en las células del mesófilo, las raíces ajustan la apertura estomatal por medio de la acción de múltiples mensajeros químicos, el ABA y citokininas han sido identificados como mensajeros

derivados de las raíces implicados en este proceso (Vavasseur y Raghavendra, 2005; Nobel y Barrera, 2004). El cierre estomático también puede ser provocado por el incremento de la concentración interna de CO₂, debido a la decarboxilación durante el día de los ácidos orgánicos (Herppich y Peckmann, 2000).

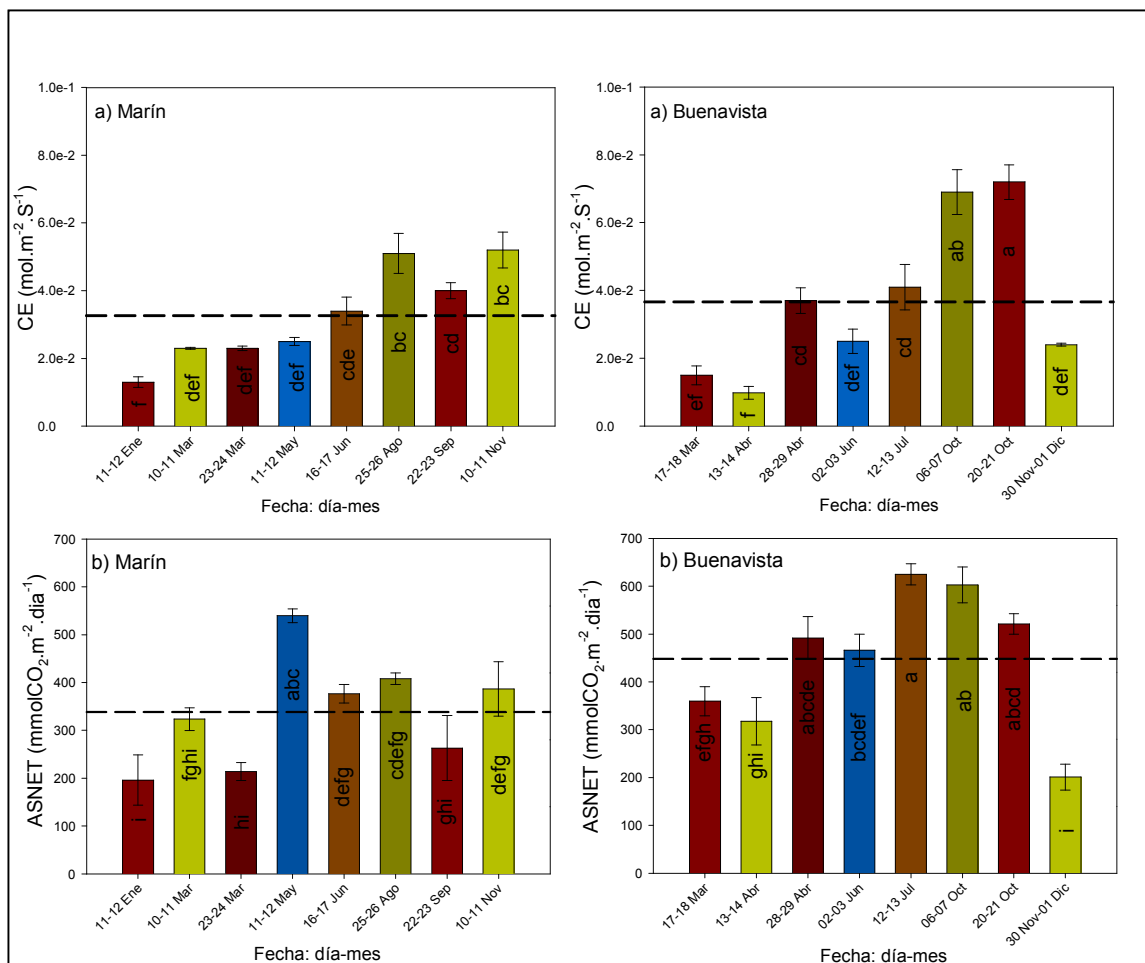
Las fechas 11-12 de Mayo y 10-11 de Noviembre en Marín, 13-14 de Abril en Buenavista, presentan la variante metabólica de CAM-reducido, la asimilación de CO₂ ocurre al final de la noche (Ortiz *et al.*, 1999). Al mantener cerrados los estomas durante la mayor parte del día y la noche, el ciclo del ácido orgánico es alimentado por la reutilización o refijación nocturna del CO₂ de la respiración (Lüttge, 2004), el ciclo cesa cuando se agotan los glucósidos en las células del clorénquima (Lüttge, 2006).

Efecto localidad en la conductancia estomática y asimilación de CO₂

Cuadro 3. Análisis de varianza para la variable conductancia estomática en las fases I, II y IV, y tasa de asimilación neta de CO₂.

VARIABLE	Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de Cuadrados	Cuadros medios	F _{cal}	Pr > F
CE	Localidad	1	0.00025	0.00025	4.49*	0.0394
	Fecha	15	0.021	0.0014	24.67*	< 0.0001
ASNET	Localidad	1	193270.14	193270.14	59.04 *	< 0.0001
	Fecha	15	1152131.37	76808.76	23.47 *	< 0.0001

SAS 9.1.3 (Tukey \leq 0.05)



SAS 9.1.3 (Tukey ≤ 0.05)

Figura 4. Conductancia estomática (a) y asimilación neta de CO₂ (b) en sábila, para T1 en dos localidades, en las fechas de evaluación. La línea punteada representa el valor medio.

Para las variables ASNET hubo diferencia altamente significativa entre localidades y entre fechas de evaluación. En conductancia estomática hubo solamente diferencia significativa entre localidades y altamente significativa entre fechas (Cuadro 3). De acuerdo a la prueba de medias (Tukey ≤ 0.05), la conductancia estomática y asimilación neta en Buenavista fue mayor que en Marín (Figura 4), que representado porcentualmente un 25%, 39% respectivamente.

El valor más alto registrado de ASNET fue de 539.6 mmol CO₂.m⁻².día⁻¹ (11-12 Mayo) y el más bajo 196.0 mmol CO₂.m⁻².día⁻¹ (11-12 Enero) en Marín, con temperaturas día/noche entre 30-31°C y 18-22°C y un PAR durante el día entre 44.3-57.3 mol.m⁻².día⁻¹ (Figura 4b y Figura 2a). En Buenavista el valor más alto registrado fue de 625.1 mmol CO₂.m⁻².día⁻¹ (12-13 Julio) y el valor más bajo 200.9 mmol CO₂.m⁻².día⁻¹ (30Nov-01Dic), con temperatura día/noche entre 22-25°C y 15-19°C y un PAR durante el día entre 25.7-55.8 mol.m⁻².día⁻¹ (Figura 4b y Figura 2b). Estos valores son similares a los reportados por Pimienta *et al.*, (2006) al evaluar fotosíntesis estacional en plantas jóvenes de *Agave tequilana*.

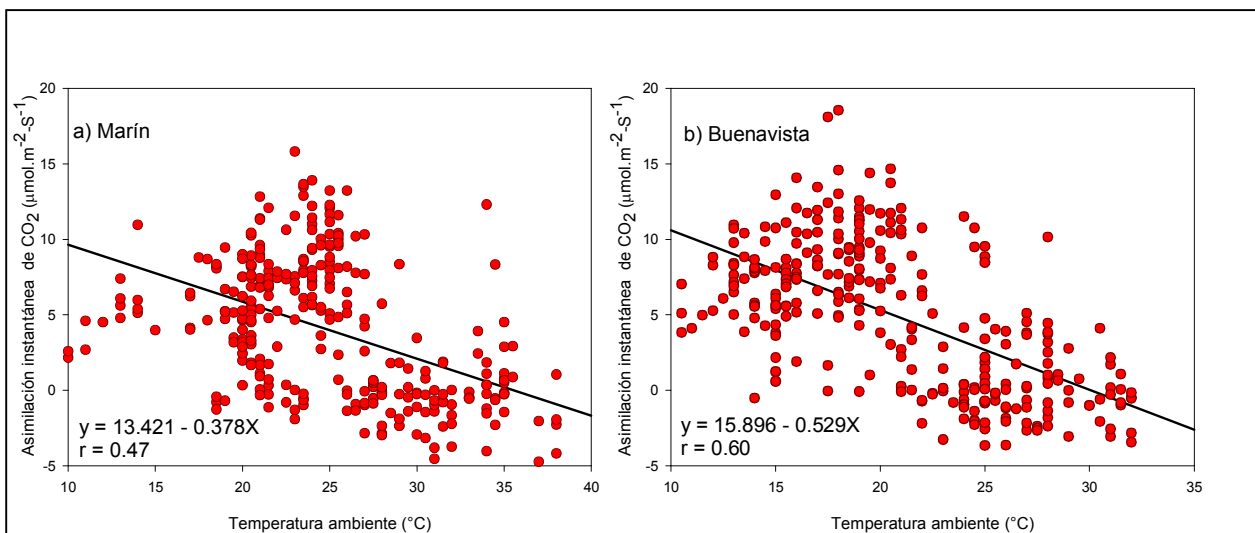


Figura 5. Relación entre la asimilación instantánea de CO₂ y temperatura ambiente en *Aloe vera M.* (*Sábila*) en Marín (a) y Buenavista (b) en el tratamiento T1. La regresión lineal que aparece en el gráfico es significativo a $\alpha=0.05$.

La mayor asimilación de CO₂ en Buenavista se atribuye a que la temperatura del aire fue más baja que en Marín, como se citó anteriormente (Figura 2), ha sido reportado que en plantas CAM de clima semiárido, las bajas temperaturas durante la noche promueven mayor apertura estomática y asimilación de CO₂ y temperaturas altas tienen un efecto contrario

(Pimienta *et al.*, 2006; Ruiz *et al.*, 2002), lo anterior demuestra que las plantas de sábila responden de igual forma que las plantas de las zonas semiáridas. El cierre de los estomas es debido a que son más sensibles al ácido abscísico con el incremento de la temperatura del aire (Herppich, 1997). Los análisis de correlación entre las tasas instantáneas de asimilación de CO₂ y la temperatura del aire mostraron relación negativa entre las variables, la mayor asimilación instantánea se observa a bajas temperaturas que predominantemente ocurrieron en Buenavista (Figura 5).

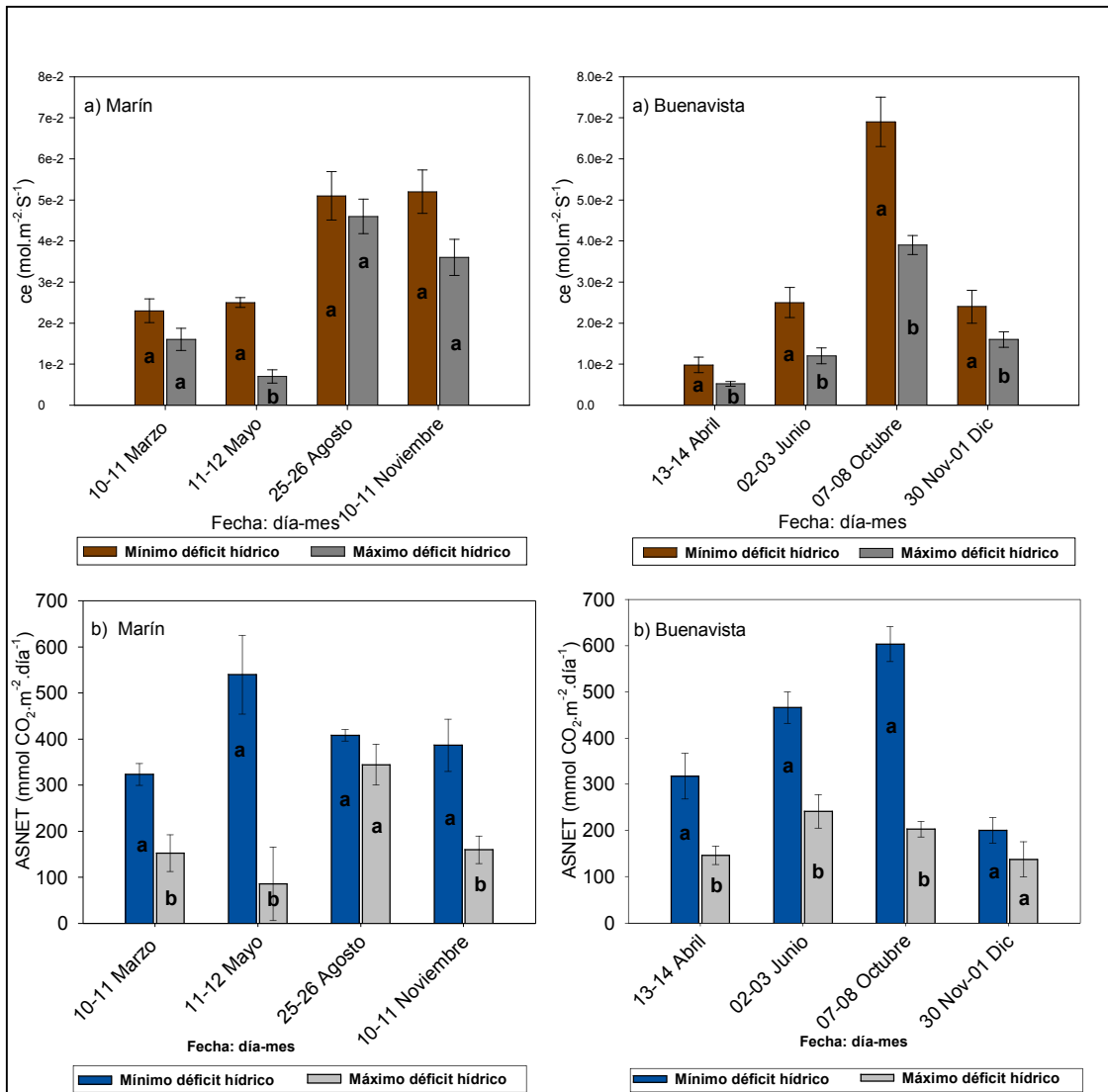
Efecto del déficit de humedad en el suelo en el intercambio de gases

Los análisis de varianza para evaluar el efecto de los tratamientos de déficit de humedad en el suelo en las fechas de medición, determinaron que en Marín y Buenavista hubo diferencia altamente significativa en ASNET, en conductancia estomática fue significativa y altamente significativa (Cuadro 4).

Cuadro 4. Análisis de varianza para la variable conductancia estomática en las Fases I, II y IV, y tasa de asimilación neta de CO₂ bajo mínimo y máximo déficit de hídrico en el suelo

LOCALIDAD/VARIABLE		Fuente de variación	Num DF	F-valor	Pr > F
MARIN	CE	TRAT	1	5.30*	0.0303
		FECHA x TRAT	6	10.53*	<0.0001
	ASNET	TRAT	1	45.48*	< 0.0001
		FECHA x TRAT	6	4.48*	0.0036
BUENAVISTA	CE	TRAT	1	304.63*	<0.0001
		FECHA x TRAT	6	266.67*	<0.0001
	ASNET	TRAT	1	67.80*	<0.0001
		FECHA x TRAT	6	12.19*	<0.0001

SAS 9.1.3 (DMS ≤ 0.05)



SAS 9.1.3 (DMS \leq 0.05)

Figura 6. Conductancia estomática (a) y asimilación neta de CO_2 (b) en sábila bajo un mínimo y máximo déficit hídrico en el suelo al final de cada ciclo de sequía en dos localidades.

De acuerdo a la prueba de medias (DMS \leq 0.05), la conductancia estomática y la asimilación neta fueron afectados por el déficit de humedad en el suelo (Figura 6). El estrés hídrico en sábila ocasionó una reducción en la conductancia estomática hasta un 43%, la ASNET fue reducida hasta un 85 % con una humedad en el suelo de 1.3% (Figura 6). De

acuerdo a lo reportado por Pimienta *et al.*, (2006), *Agave tequilana* soporta condiciones extremas de sequía afectando poco en la asimilación de CO₂, este comportamiento es diferente a lo observado en *Aloe vera*.

El cierre estomático que provoca la reducción de ASNET es inducido por la presencia de ácido abscísico sintetizado desde el citosol de las células de la raíz conducido a través del apoplasto y el xilema, como respuesta al estrés hídrico al que están sometidas las plantas (Steudle, 2000; Coursol *et al.*, 2003; Zyalalov, 2004).

CONCLUSIONES

Las plantas sin sequía con alta disponibilidad de agua en el suelo, en las condiciones de clima semiárido templado de Buenavista promovieron mayor apertura estomática, asimilación de CO₂, debido a la menor temperatura nocturna este comportamiento es similar a las especies CAM nativas de las regiones semiáridas de México. Además en ambas localidades, las plantas realizaron la asimilación de CO₂ durante el día y la noche.

La sábila no mostró capacidad para evadir la sequía como otras especies CAM, las plantas presentaron fuerte reducción en la asimilación de CO₂ y conductancia estomática en comparación a las plantas sin sequía. Se detectó la variante CAM-reducido donde los valores más altos de asimilación instantánea de CO₂ se presentaron al final de la noche.

BIBLIOGRAFIA

Barrow S R, W Cockburn (1982) Effects of light quantity and quality on the decarboxylation of malic acid in crassulacean acid metabolism photosynthesis. *Plant Physiology* 69:568-571.

Bastide B, D Sipes, J Hann, I P Ting (1993) Effects of severe water stress on aspects of crassulacean acid metabolism in *xerosicyos*. *Plant Physiology* 103:1089-1096.

Coursol S L, L Fan, H Le Stunff, S Spiegel, S Gilroy, S Assmann (2003) Sphingolipid signalling in *Arabidopsis* guard cells involves heterotrimeric G proteins. *Nature* 423:651-654.

Dodd A N, A M Borland, R P Haslam, H Griffiths, K Maxwell (2002) Crassulacean Acid Metabolism: Plastic, Fantastic. *Journal Experimental Botany* 53:559-580.

Herppich W B (1997) Stomatal responses to changes in air humidity are not necessarily linked to nocturnal CO₂ uptake in the CAM plant *Plectranthus marrubioides* Benth (Lamiaceae). *Plant, Cell and Environment* 20:393-399.

Herppich W B, K Peckmann (2000) Influence of Drought on Mitochondrial Activity, Photosynthesis, Nocturnal Acid Accumulation and Water Relations in the CAM Plants *Prenia sladeniana* (ME-type) and *Crassula lycopodioides* (PEPK-type). *Annals of Botany* 86:611-620.

Kojo E, Q He (2004) *Aloe vera*: A valuable ingredient for the food, pharmaceutical and cosmetic industries a review. *Critical Review in Food Science and Nutrition* 44: 91-96.

Lüttge U (2002) CO₂-Concentrating: Consequences in Crassulacean Acid Metabolism. *Journal Experimental Botany* 53:2131-2142.

Lüttge U. (2004) Ecophysiology of Crassulacean Acid Metabolism. *Annals of Botany* 93:629-652.

Lüttge U (2006) Photosynthetic flexibility and ecophysiological plasticity: questions and lessons from *Clusia*, the only CAM tree, in the neotropics. *New Phytologist* 171:7-25.

Nimmo H G (2000) The regulation of Phosphoenolpyruvate Carboxylase in CAM Plants. *Trends in Plant Science* 5:75-80.

Nobel P S, G Castañeda, E North, E B Pimienta, J A Ruiz-Corral (1998) Temperatures influences on leaf CO₂ exchanges, cell viability and cultivation range for *Agave tequilana*. Journal Arid Environment 39:1-9.

Nobel P S, E Barrera (2004) CO₂ uptake by the cultivated hemiepiphytic cactus, *Hylocereus andatus* . Annual Application Biology 144:1-8.

Ortiz H Y D, M L Muñoz, M T L Colinas, J A S Carrillo (1999) Estrés Hídrico e intercambio de CO₂ de la Pitahaya (*Hylocereus undatus*). Agrociencia 33:396-405.

Pimienta B E, C Robles-Murguía, P S Nobel (2001) Net CO₂ uptake for *Agave tequilana* in a warm and a temperate environment. Biotropica 33:312-318.

Pimienta B E, J Z Hernandez, J G Galindo (2006) Fotosíntesis estacional en plantas jóvenes de *Agave tequilana*. Agrociencia 40:699-709.

Ruiz C J A, E B Pimienta, J Z Hernandez (2002) Regiones térmicas y marginales para el cultivo de *Agave tequilana* en el estado de Jalisco. Agrociencia 36:41-53.

Steudle E (2000) Water uptake by roots: effects of water deficit. Journal Experimental Botany 51:1531-1542.

Thomas D A, M Andrea, A M Ganzin (1987) Oxygen and carbon dioxide exchanges in crassulacean acid metabolism plants. II Effects of CO₂-concentration and irradiance. Plant Physiology and Biochemistry 25: 95-103.

Tyree M T, G Vargas B M J Engelbrecht, T A Kursar (2002) Drought until death do us part: a case study of the desiccation-tolerance of a tropical moist forest seedling tree, *Licania platypus* (Hemsl.) Fritsch. Journal Experimental Botany 53:2239-2247.

Vavasseur A, A S Raghavendra (2005) Guard cell metabolism and CO₂ sensing. New Phytologist 165:665-682.

Zyalalov A (2004) Water flows in higher plants: physiology, evolution, and system analysis.
Journal Plant Physiology 51:547-555.