

CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA, ASIMILACIÓN DE CO<sub>2</sub>,  
TRANSPIRACIÓN Y CRECIMIENTO EN HOJAS DE *Aloe vera* L  
(SÁBILA) BAJO DÉFICIT HÍDRICO EN EL SUELO EN DOS  
LOCALIDADES

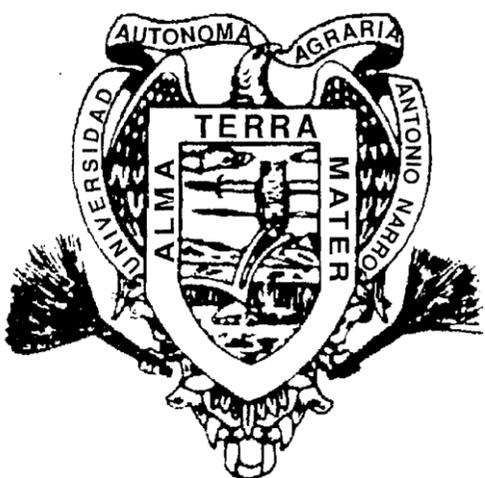
JUAN PATISHTÁN PÉREZ

TESIS

Presentada como Requisito Parcial para

Obtener el Grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS  
EN INGENIERÍA DE SISTEMAS DE PRODUCCIÓN



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA

"ANTONIO NARRO"

PROGRAMA DE GRADUADOS

Buenavista, Saltillo, Coahuila, México

Octubre de 2008

**UNIVERSIDAD AUTONOMA AGRARIA  
ANTONIO NARRO**

**DIRECCIÓN DE POSGRADO**

**CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA, ASIMILACIÓN DE CO<sub>2</sub>,  
TRANSPIRACIÓN Y CRECIMIENTO EN HOJAS DE *Aloe vera* L  
(SÁBILA) BAJO DÉFICIT HÍDRICO EN EL SUELO EN DOS  
LOCALIDADES**

**TESIS**

**POR**

**JUAN PATISHTÁN PÉREZ**

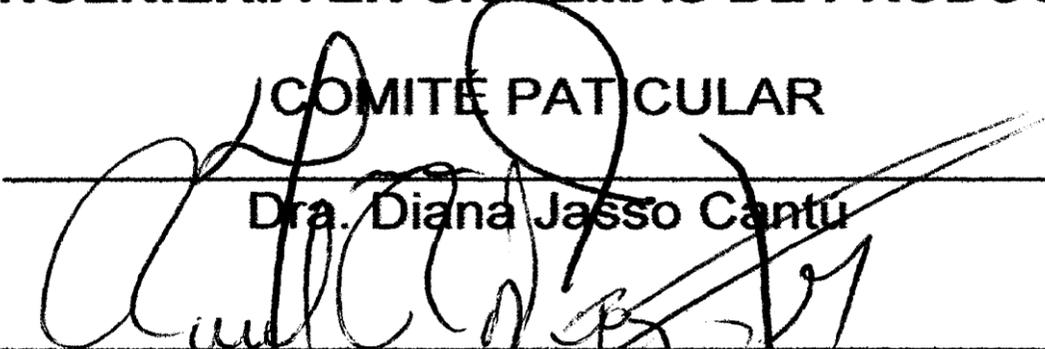
Elaborada bajo la supervisión del Comité Particular de asesoría y aprobada  
como requisito parcial, para optar al grado de

**MAESTRO EN CIENCIAS**

**EN INGENIERÍA EN SISTEMAS DE PRODUCCIÓN**

**COMITÉ PARTICULAR**

Asesor principal:

  
\_\_\_\_\_  
Dra. Diana Jasso Cantú

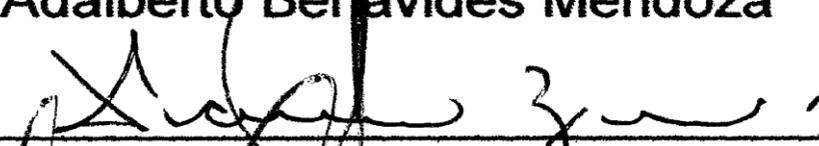
Asesor:

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Raúl Rodríguez García

Asesor:

\_\_\_\_\_  
Dr. Adalberto Benavides Mendoza

Asesor:

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Francisco Zavala García

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Jerónimo Landeros Flores  
Director de Posgrado

Buenavista, Saltillo, Coahuila, México  
Octubre de 2008

## DEDICATORIA

...A ti DIOS que me diste la oportunidad de vivir y permitirme llegar a este momento tan especial en mi vida, por los triunfos y los momentos difíciles que me han enseñado a valorarte cada día más.

...A mis Padres por permitirme tomar mis decisiones y brindarme sus consejos.

...A la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro que me dio la oportunidad de concluir una etapa más.

## **AGRADECIMIENTO**

No hay palabras que puedan describir mi profundo agradecimiento hacia mis Padres, quienes durante todos estos años confiaron en mí.

A todos aquellos que con su experiencia y capacidad crítica han contribuido a desarrollar el presente trabajo y mi formación en muchos aspectos relacionados con el tema que aquí se trata: a la Dra. Diana Jasso Cantú, Dr. Raúl Rodríguez, Dr. Francisco Zavala y Dr. Adalberto Benavides, por los trabajos desarrollados conjuntamente, y sus comentarios en el campo del intercambio gaseoso.

A la familia Carrizales Charles que incondicionalmente me brindaron cariño y alojamiento durante la maestría.

No hay palabras que puedan describir el gran agradecimiento a mi hermano Marcos y su esposa Rocío.

Gracias a todos mis compañeros de Ingeniería de Sistemas de Producción, Estadística, Horticultura y Parasitología, por la gran amistad.

# COMPENDIO

Conductancia estomática, asimilación de CO<sub>2</sub>, transpiración y crecimiento en hojas de *Aloe vera* L (sábila) bajo déficit hídrico en el suelo en dos localidades.

POR:

**JUAN PATISHTÁN PÉREZ**

**MAESTRÍA EN CIENCIAS**

**INGENIERIA DE SISTEMAS DE PRODUCCIÓN**

**UNIVERSIDAD AUTONOMA AGRARÍA ANTONIO NARRO**

**BUENAVISTA, SALTILLO, COAHUILA. OCTUBRE 2008**

**Dra. Diana Jasso Cantú – Asesor –**

Palabras clave: *Aloe vera* L, conductancia estomática, asimilación de CO<sub>2</sub>, transpiración.

El objetivo del presente estudio fue analizar el efecto de dos localidades en la conductancia estomática, asimilación de CO<sub>2</sub>, transpiración y crecimiento en *Aloe vera* L (sábila), así mismo su tolerancia a la sequía, con el fin determinar el

clima que favorece mayor asimilación de CO<sub>2</sub>, crecimiento y la capacidad de la planta a soportar condiciones de sequía.

Las mediciones de conductancia estomática, asimilación de CO<sub>2</sub> y transpiración 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).

El crecimiento de las hojas se estimaron por medio de la ecuación propuesto por Hernández *et al.*, 2002.

Los resultados muestran que en ambas localidades en las plantas sin sequía se presentaron las cuatros fases clásicas de asimilación de CO<sub>2</sub>.

Bajo el clima de Buenavista la conductancia estomática, asimilación de CO<sub>2</sub> y transpiración fueron mayores en un 39%, 25% y 11.5% respectivamente que en Marín, debido a las temperaturas más frescas.

La sequía redujo hasta un 43% la conductancia estomática, 85% la asimilación neta de CO<sub>2</sub> y 64% en transpiración. 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, asimilación de CO<sub>2</sub> y transpiración que en Marín. La sábila no mostró capacidad para soportar condiciones extremas de sequía.

Las condiciones más cálidas de Marín favorecen en el crecimiento, debido a que las temperaturas altas promovieron el cierre estomático y de esta manera la

pérdida de agua por transpiración fue disminuida. El crecimiento diario y el rendimiento total fueron porcentualmente de 24% y 30% mayor en Marín.

El déficit de humedad en el suelo, provocó una disminución de crecimiento diario y rendimiento total de 50% en Marín, y 47% en Buenavista. Ambas localidades, las plantas bajo condiciones de déficit de humedad en el suelo presentaron síntomas de sequía, por lo tanto la sábila no soporta condiciones extremas de sequía, comparado con otras especies como *Opuntia ficus-indica*, *Agave deserti* y *Agave tequilana*.

## **ABSTRACT**

**Stomatal conductance, CO<sub>2</sub> uptake, transpiration and growth in leaves of *Aloe vera* L (sábila), under soil water deficit in two locations.**

**BY**

**JUAN PATISHTÁN PÉREZ**

**MASTER IN SCIENCE**

**PRODUCTION SYSTEMS ENGINEERING**

**UNIVERSIDAD AUTONOMA AGRARÍA ANTONIO NARRO**

**BUENAVISTA, SALTILLO, COAHUILA. OCTOBER 2008**

**Ph.D. Diana Jasso Cantú - Adviser -**

**Key words: *Aloe vera* L, stomatal conductance, CO<sub>2</sub> uptake, transpiration.**

**The goal of this study was to analyze the effect of two locations in the stomatal conductance, CO<sub>2</sub> uptake, transpiration and growth in *Aloe vera* L (sabila), so its tolerance to drought, determine the climate that further greater CO<sub>2</sub> uptake, growth and the ability of the plant to withstand drought conditions.**

Measurements of stomatal conductance, CO<sub>2</sub> uptake and transpiration took place during 24 h at intervals of 1.5 to 2 h. It used a portable device for measuring photosynthesis (LICOR LI-6400 SYSTEM). The growth of the leaves was estimated by of the equation proposed by Hernández *et al.*, 2002.

The results show that in both locations in plants well-watered were showed four phases classic CO<sub>2</sub> uptake. Under the weather conditions of Buenavista, the stomatal conductance, CO<sub>2</sub> uptake and transpiration were higher in a 39%, 25% and 11.5% respectively than Marín, due to the colder temperatures.

The soil water deficit reduced until a 43% the stomatal conductance, 85% the CO<sub>2</sub> uptake and 64% in transpiration. In response to the water stress, the plants showed the variant CAM-idling.

The colder temperatures during the night in Buenavista promote greater openness stomatal, CO<sub>2</sub> uptake and transpiration that Marín. The sábila doesn't showed ability to withstand extreme conditions of drought.

The warmer conditions of Marín further on growth, due to high temperatures promoted the closure stomatal and in this way the loss of water by transpiration was diminished. The growth daily and the total yield were proportion of 24% and 30% higher in Marín.

The soil water deficit caused a reduction of growth daily and total yield of 50% in Marín, and 47% in Buenavista. Both locations, the plants under soil water deficit showed symptoms of drought, thus the sabila doesn't tolerate extreme conditions of drought, unlike with other species as *Opuntia ficus-indica*, *Agave deserti* y *Agave tequilana*.

# ÍNDICE DE CONTENIDO

	Página
ÍNDICE DE CUADROS .....	xiii
ÍNDICE DE FIGURAS .....	xiv
I. INTRODUCCIÓN .....	1
II. REVISIÓN DE LITERATURA .....	5
Origen e historia de <i>Aloe vera</i> L .....	5
Descripción Botánica .....	6
Morfología de <i>Aloe vera</i> .....	7
Hoja .....	8
Estomas .....	8
Comportamiento fisiológico del género <i>Aloe</i> .....	9
Conductancia estomática .....	9
Asimilación de CO <sub>2</sub> .....	11
Factores ambientales que afectan la asimilación de CO <sub>2</sub> .....	14
Dióxido de carbono .....	14
Luz .....	14
Estado hídrico .....	15
Humedad relativa .....	17
Temperatura .....	17
Transpiración .....	18
Papel del ABA en condiciones de déficit hídrico .....	19
Importancia del agua en las plantas .....	20

Crecimiento de las plantas .....	20
Respuestas de las plantas al estrés hídrico .....	21
<b>III. MATERIALES Y MÉTODOS .....</b>	<b>23</b>
Localización y clima .....	23
Establecimiento del experimento .....	24
Medición de conductancia estomática, asimilación de	
CO <sub>2</sub> y transpiración .....	26
Estimación de crecimiento .....	28
Análisis estadístico .....	29
<b>IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN .....</b>	<b>32</b>
Condiciones ambientales .....	32
Dinámica de la conductancia estomática .....	37
Dinámica de la asimilación instantánea de CO <sub>2</sub> .....	38
Dinámica de la transpiración instantánea .....	39
Efecto localidad en la conductancia estomática, asimilación	
neta de CO <sub>2</sub> y transpiración total .....	40
Efecto del déficit de humedad en el suelo en la conductancia	
estomática, asimilación de CO <sub>2</sub> y transpiración total .....	43
Estimación de crecimiento .....	46
<b>V. CONCLUSIONES .....</b>	<b>51</b>
<b>VI. LITERATURA CITADA .....</b>	<b>52</b>

## ÍNDICE DE CUADROS

<b>Cuadro No.</b>		<b>Página</b>
3.1	Temperatura y humedad relativa media diaria mensual en las dos localidades en 2007 .....	24
3.2	Fechas de inicio y termino de ciclos de sequía en la evaluación de conductancia estomática, asimilación neta de CO <sub>2</sub> y transpiración .....	25
3.3	Inicio y termino de ciclos de sequía y humedad en el suelo en la evaluación de crecimiento .....	26
4.1	Asimilación de CO <sub>2</sub> en las fases I, II, III, IV bajo condiciones sin sequía (DH1) .....	35
4.2	Análisis de varianza para la variable conductancia estomática en las fases I, II y IV, tasa de asimilación neta de CO <sub>2</sub> y transpiración total .....	40
4.3	Análisis de varianza para la variable conductancia estomática en las fases I, II y IV, tasa de asimilación neta de CO <sub>2</sub> y transpiración total en condiciones sin sequía y con sequía .....	44
4.4	Análisis de varianza para las variables incremento en número de hojas, incremento en peso diario por planta, incremento en peso mensual por planta y peso máximo de las hojas a cosecha .....	47

## INDICE DE FIGURAS

Figura No.

Página

3.1	Cámara adaptada para medir asimilación instantánea de CO <sub>2</sub> en hojas de <i>Aloe vera</i> L .....	27
3.2	Mediciones de longitud, ancho y grosor de hojas de <i>Aloe vera</i> L .....	29
4.1	Temperatura promedio diurna y nocturna; radiación fotosintéticamente activa durante el día en dos localidades .....	33
4.2	Dinámica de la conductancia estomática durante 24 h, al final de cada ciclo de sequía en dos localidades .....	37
4.3	Dinámica de la tasa de asimilación instantánea de CO <sub>2</sub> durante 24 h, al final de cada ciclo de sequía en dos localidades .....	38
4.4	Dinámica de la transpiración instantánea durante 24 h, al final de cada ciclo de sequía en dos localidades .....	39
4.5	Conductancia estomática, asimilación neta de CO <sub>2</sub> , transpiración total en <i>Aloe vera</i> L en condiciones sin sequía, en dos localidades .....	42
4.6	Relación entre la asimilación instantánea de CO <sub>2</sub> y temperatura ambiente en <i>Aloe vera</i> L ( <i>Sábila</i> ) en dos localidades .....	43
4.7	Asimilación neta de CO <sub>2</sub> , transpiración total y conductancia estomática en <i>Aloe vera</i> L, al final de cada ciclo de sequía en dos localidades .....	45
4.8	Incremento en número de hojas, incremento en peso diario, incremento en peso mensual por planta y peso máximo de las hojas	

a cosecha .....	49
4.9 Relación entre el número de hojas formadas por planta en el tiempo .....	50
4.10 Rendimiento total en g/planta y ton/ha .....	50

# I. INTRODUCCIÓN

La sábila (*Aloe vera* L) es una planta perenne y suculenta con metabolismo CAM (Crassulacean Acid Metabolism) proveniente de Sudáfrica, extendiéndose hasta Madagascar (Kubitzki y Huber, 1998; Newton, 2004).

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).

La explotación comercial de la sábila se inició hace más de 50 años. En el sur de África, la industrialización del gel se impulsó desde 1994 (Botha, 1994). En el continente americano, Estados Unidos fue el primer país con las primeras cultivadoras y procesadoras de la planta, manufacturando muchos suplementos del gel para abastecer el mercado para exportación. Muchas compañías son procesadoras secundarias de productos de sábila y las firmas de cosméticos y cadenas de tiendas frecuentemente compran el gel para incorporarlo en sus productos con su marca comercial (Grindlay y Reynolds, 1986).

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 Yucatán y Tamaulipas, localizados en regiones con clima subhúmedo cálido, subhúmedo semicálido y semiseco semicálido, en

menor proporción en zonas semiáridas de San Luís Potosí, Durango, y Zacatecas (ASERCA, 2002; INEGI, 2008).

Las variables climáticas, particularmente la temperatura y la humedad relativa pueden afectar procesos fundamentales en la asimilación de CO<sub>2</sub> y crecimiento. Las plantas CAM que crecen en las regiones áridas y semiáridas como los géneros *Agave* y *Opuntia*, las bajas temperaturas nocturnas promueven mayor apertura estomática y asimilación de CO<sub>2</sub> mientras que 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 temperatura óptima para la asimilación neta de CO<sub>2</sub> 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 igual 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, determina el ritmo de la movilización del ácido orgánico y la asimilación de CO<sub>2</sub> vía rubisco en los cloroplastos (Barrow y Cockburn, 1982; Thomas *et al.*, 1987).

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 CO<sub>2</sub>, 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) producidas desde mesófilo de las célula de las raíces y 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 y Raghavendra, 2005; Nobel y Barrera, 2004). El cierre estomático también puede ser provocado por el incremento de la concentración interna de CO<sub>2</sub>, debido a la decarboxilación en el día (fase III) 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 CO<sub>2</sub>, (Pimienta *et al.*, 2006).

Otras especies como *Hylocereus undatus* (Pitahaya) son fuertemente afectadas reduciendo prácticamente la asimilación nocturna, con tendencia de metabolismo CAM-reducido (Ortiz *et al.*, 1999).

Como la sábila se siembra en regiones subhmedo cálido, subhmedo semicálido y semiseco semicálido del país, se requiere conocer su adaptación a las condiciones climáticas de las zonas semiáridas del noreste del país, siendo importante dilucidar cual condición climática promueve la apertura estomática, asimilación de CO<sub>2</sub>, transpiración y crecimiento. También es

importante evaluar la capacidad de la planta para soportar condiciones de sequía, por medio de estas variables fisiológicas.

### Objetivos específicos

- Analizar el comportamiento de la conductancia estomática, asimilación de  $\text{CO}_2$  y transpiración en las hojas *Aloe vera* L en dos condiciones ambientales.
- Analizar el efecto del déficit de humedad en el suelo sobre la conductancia estomática, asimilación de  $\text{CO}_2$  y transpiración en las hojas *Aloe vera* L.
- Evaluar el efecto localidad en el crecimiento y rendimiento de la sábila.
- Evaluar el efecto del déficit de humedad en suelo en el crecimiento y rendimiento de la sábila.

## II. REVISIÓN LITERATURA

### Origen e historia de *Aloe vera* L

El origen del género *Aloe* ha sido discutido por varios investigadores; Cowling (1982) sugiere que este grupo de plantas se originó en El Cabo Oriental del Sur de África; Holland (1978) agrega que el antecesor de estas plantas tuvo su origen en las tierras altas de esa región africana, tiempo antes de la invasión del mar al canal de Mozambique, a mediados del periodo Cretáceo; Smith (1991) argumenta que el género *Aloe* se desarrolló plenamente a principios del jurásico, y también suministra evidencia de que el antecesor de este género fue una planta probablemente de unos 150 mm de altura.

El *Aloe* es una planta de la que se tienen datos antiquísimos, ya que en el año 1750 a.C., la Tabla Sumen hace referencia a ella y se reflejan sus usos terapéuticos en la medicina popular. También la Biblia menciona a menudo esta planta, incluso el libro egipcio de medicina llamado Papiro Egipcina L'Erbs, fechado en 1550 a.C., donde se habla de los diversos usos y remedios que en aquella época le daban al *Aloe*. Se cita que Alejandro Magno conquistó la isla de Socorra, rica en aloes, para que sirvieran de cura a sus soldados heridos. Aunque son los chinos los primeros en usar esta planta como remedio medicinal (Moroni, 1982).

## Descripción Botánica

Las plantas pertenecientes al género *Aloe* L. (1753) están incluidas actualmente en la sub-familia Aloaceae (Van Wyk y Smith, 1996). Son un grupo de plantas monocotiledóneas, perennes, con hojas suculentas, inflorescencias en panículas o racimos, con flores liliformes. Es una familia de amplia difusión, especialmente abundante en regiones tropicales y subtropicales, con enorme importancia económica y medicinal (Carter, 1994).

Taxonómicamente, este grupo ha sufrido muchos cambios, probablemente debido a que en su ciclo de vida se presentan diferencias foliares marcadas entre el estado juvenil y el adulto (Riley y Majumdar, 1979). Por otra parte, factores ambientales como luz, temperatura, humedad y fertilidad del suelo tienen efectos directos sobre la fase vegetativa, haciendo que ejemplares de una misma especie que se encuentren en áreas geográficamente diferentes muestren gran variación morfológica. Esta situación ha llevado a problemas de identificación y a la existencia de numerosas sinonimias, como los casos de *A. vera* (= *A. barbadensis*), *A. saponaria* (= *A. maculata*), *A. succotrina* (= *A. perii*), *A. zebrina* (= *A. ammophila*), *A. spectabilis* (= *A. marlothii*), entre otros (Van Wyk y Smith, 1996).

La descripción botánica de la *Aloe vera* responde al siguiente esquema:

Reino : Vegetal

División : Embriophyta

Clase : Angiosperma

Sub-Clase : Monocotyledonae

Orden : Liliiflorae

Familia : Liliaceae

Género : *Aloe*

Especie : *Vera*

Nombres comunes : Zábila, Sábila, Aloe, Acíbar

Fuente: Guzmán 1991

Cabe destacar que a esta familia de las Liliáceas pertenecen otras especies de plantas que comparativamente presentan características muy diferentes entre sí, tales como: el ajo, el lirio, los espárragos y el tulipán, entre otras (Moroni, 1982).

### **Morfología de *Aloe vera***

La sábila presenta un tallo, una roseta en la parte basal de las hojas carnosas en forma de lanzas con un ápice puntiagudo espinoso y con márgenes dentados en forma de sierra, el color varía de gris a verdoso a veces moteado o rayado. Las hojas maduras pueden medir hasta 60 centímetros y un peso hasta de 1300 gramos y un longitud basal hasta 20 centímetros, (Quer, 1978; Moroni, 1982).

## Hoja

Hurtado y Martínez (1984) citan en cuanto a la anatomía de la hoja, que las paredes de las células epidérmicas están fuertemente cutinizadas. Debajo de la epidermis se encuentra el mesófilo que se diferencia en una zona cortical externa y otra central interna. La zona cortical comprende varias capas de células con abundantes cloroplastos y algunas con cristales de oxalato de calcio; la zona interna o central ocupa aproximadamente las 3/5 partes del diámetro total de la hoja, está compuesta por grandes células transparentes de paredes delgadas y con abundante contenido mucilaginoso.

## Estomas

La superficie epidérmica de las hojas presenta un gran número de poros microscópicos llamados estomas. La apertura de dichos poros se controla a través de los cambios en el tamaño y forma de dos células especializadas, llamadas células guarda, que flanquean la apertura estomática. Los estomas se encuentran en todas las partes aéreas de la planta, pero son más abundantes en las hojas. Los estomas son rodeados por células subsidiarias, que no difieren en forma del resto de las células epidérmicas tabloides, siendo importantes en la regulación de la apertura del poro estomático (Esau, 1977). Dado que la epidermis y la cutícula de los órganos aéreos forman una capa continua, los estomas son las discontinuidades por donde la planta realiza la

mayor parte del intercambio de  $O_2$ ,  $CO_2$ , vapor de agua y otros gases (Gates, 1980).

### **Comportamiento fisiológico del género *Aloe***

A diferencia de las plantas C3 y C4 las plantas CAM como *Aloe vera*, abren los estomas principalmente durante la noche y los cierran durante la mayor parte del día, resultando de esta manera en una pérdida mínima de agua y fotorrespiración reducida (Herppich y Peckmann, 2000). Por tanto la eficiencia en el uso del agua (WUE) son cinco a diez veces más altas que las plantas C4, resultando en una considerable ventaja competitiva en ambientes en donde el agua es el factor limitante como por ejemplo desiertos o ambientes epífitos (Cushman, 2001).

### **Conductancia estomática**

El flujo de vapor de agua y de otros gases a través de los estomas y la capa sublamina adyacente a la hoja se realiza por el proceso de difusión molecular, donde el flujo por unidad de área está determinada por una constante de proporcionalidad y una fuerza matriz, lo cual es el gradiente de concentración o presión de vapor entre la cavidad estomática y el exterior del estoma. La constante de proporcionalidad en fisiología es conocido como conductancia, indicador de la apertura estomática (Jones, 1991).

Los estomas son la principal vía de intercambio gaseoso en las plantas. Sus mecanismos de cierre y apertura controlan las pérdidas de agua. Así, en periodos de sequía, cuando la demanda evaporativa es mayor, el cierre estomático permite reducir las pérdidas de agua, lo cual puede permitir el mantenimiento de potenciales hídricos y contenidos hídricos relativos más cercanos a la saturación, y por lo tanto el mantenimiento de la turgencia celular. Los puntos de cierre estomático, el grado de cierre y las tasas de cierre y apertura son muy variables, dependiendo de la especie, el ambiente y la historia de cada hoja (Meidner y Mansfield, 1968).

De acuerdo con Hsiao y Bradford (1983) valores de conductancia estomática (CE) entre  $0.025 - 0.02 \text{ mol.m}^{-2}.\text{S}^{-1}$ , pueden ser tomados como indicativos de un cierre estomático; por otra parte, Jones (1991) indica que el cierre estomático ocurre cuando la  $CE < 0.02 \text{ mol.m}^{-2}.\text{S}^{-1}$ .

En condiciones no estresantes, la conductancia estomática no parece imponer un gran control sobre la fotosíntesis, por lo que el metabolismo es el factor intrínseco más limitante. La disminución de la fotosíntesis en condiciones de déficit de humedad en el suelo son ocasionados por el cierre estomático (Herralde, 2000).

Los mecanismos por los cuales el estrés hídrico induce el cierre estomático pueden ser mediante señales hidráulicas, hormonales o por una combinación de ambas. El cierre estomático es una gran ventaja para evitar pérdidas de agua, tiene como contrapartida una reducción en la captación de  $\text{CO}_2$  y el calentamiento de la hoja, que pueden conducir a la inanición de la planta y a daños en la estructura celular respectivamente (Herralde, 2000).

De acuerdo a Rodríguez *et al.*, (2006), bajo condiciones de mínimo déficit hídrico en el suelo, los estomas de *Aloe vera* L (sábila), permanecen abiertos durante el día. Ciertas especies CAM son facultativas para operar como plantas  $C_3$  cuando el abastecimiento de agua es adecuado (Jones, 1991).

Mussett y Díaz (2001) reportan valores altos de conductancia estomática de  $0.4 \text{ mol.m}^{-2}.\text{S}^{-1}$  en *Agave cocui* y Herppich (1997) en *Plectranthus marrubioides* un valor de  $0.03 \text{ mol.m}^{-2}.\text{S}^{-1}$ , en cambio Nobel (1976) en *Agave deserti* reporta conductancia mínima de  $1.1\text{E}^{-3} \text{ mol.m}^{-2}.\text{S}^{-1}$  y Ting *et al.*, (1972) reportan para *Opuntia Basilares* y *Opuntia Acanthocarpa* valores mínimos de  $1.6\text{E}^{-3}$  y  $9.8\text{E}^{-4} \text{ mol.m}^{-2}.\text{S}^{-1}$  respectivamente.

## Asimilación de $\text{CO}_2$

La asimilación de  $\text{CO}_2$  en las plantas CAM se realiza principalmente de noche, almacenados en ácidos de cuatro carbonos predominantemente ácido málico y lo refijan durante el siguiente día vía ciclo de Calvin (Herppich y Peckmann, 2000). La definición más simple de CAM, descrita por primera vez para la familia *Crassulaceae*, comprende cuatro fases (Lüttge, 2004): 1) Asimilación nocturna de  $\text{CO}_2$  vía apertura estomática, fijación por PEPC y acumulación vacuolar del  $\text{CO}_2$  a manera de ácidos orgánicos, predominantemente ácido málico (fase I). 2) Se presenta removilización diurna de los ácidos orgánicos almacenados en la vacuola, decarboxilación y refijación más asimilación de  $\text{CO}_2$ , tras cierre estomático en el ciclo de Calvin (fase III). Entre estas dos fases existen transiciones en las que los estomas permanecen

abiertos para la toma de  $\text{CO}_2$  por lapsos cortos durante el amanecer (fase II) y el atardecer (fase IV), produciendo como consecuencia la fijación directa de  $\text{CO}_2$  a carbohidratos cuando el acervo de ácido vacuolar se encuentra agotado (fase IV). Las fases II y IV responden de manera sensible a parámetros ambientales imperantes, como temperatura del aire, intensidad lumínica, estatus nutricional, humedad relativa y disponibilidad de agua (Dodd *et al.*, 2002). Bajo condiciones de estrés hídrico severo ciertas especies mostrarían “CAM inútil” en donde los estomas permanecen cerrados día y noche previniendo la toma de  $\text{CO}_2$  y la pérdida de agua; aun así, las plantas continuarían mostrando pequeñas fluctuaciones de ácidos de cuatro carbonos debido a la fijación de  $\text{CO}_2$  respiratorio. La inducción de CAM es considerada como una respuesta al estrés que mantiene un balance positivo del carbono (Dodd *et al.*, 2002).

La plasticidad en la expresión de estas fases es una característica ubicua de la mayor parte de las plantas CAM, están íntimamente ligado al medio ambiente, y puede ser modificado o perturbado por temperatura, intensidad lumínica, estatus nutricional, humedad ambiental relativa y disponibilidad de agua (Dodd *et al.*, 2002). A nivel específico, las cuatro fases anteriormente mencionadas proveen un marco referencial conveniente para describir a CAM, pero se debe tener en cuenta que este esquema es probablemente el modelo ideal y en muchos casos no el real para dicho metabolismo.

Existen variantes en el funcionamiento del metabolismo CAM. Una variante es el CAM-obligado donde la asimilación de  $\text{CO}_2$  ocurre predominantemente en la noche (fase I) y en menor magnitud al amanecer y atardecer (fase II y IV),

dependiendo del estado hídrico (Dodd *et al.*, 2002), este comportamiento se observa en plantas sin déficit de humedad. Otra 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<sub>2</sub> 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. La tercera variante es el CAM-cíclico, donde existe asimilación diurna de CO<sub>2</sub> durante las primeras horas del día más refijación nocturna de CO<sub>2</sub> respiratorio, acompañado por una pequeña fluctuación de ácidos orgánicos (Dodd *et al.*, 2002).

En algunas plantas CAM, como el *Agave tequilana*, la asimilación de CO<sub>2</sub>, se puede presentar hasta condiciones extremas de sequía, los valores altos de asimilación de CO<sub>2</sub> coinciden con temperaturas frescas día/noche y alta irradiancia durante el día. La mayor parte de la asimilación de CO<sub>2</sub> se presenta durante la noche y pequeñas fluctuaciones durante el día (Pimienta *et al.*, 2006), los periodos de asimilación de CO<sub>2</sub> durante la noche oscilan entre 8.5 h y 12.0 h, durante el día entre 5.5 h hasta 8.5 h y ambas mostraron relación con la temperatura más que con la humedad relativa. Por lo tanto, *Agave tequilana* es una planta tolerante a la sequía, comportamiento similar a otras plantas del desierto con tallos suculentos, (Pimienta *et al.*, 2006; Smith *et al.*, 1997).

Las diferencias climáticas, particularmente la temperatura y la humedad, pueden afectar procesos fundamentales como la fotosíntesis y la respiración. Las plantas CAM, como *Opuntia ficus-indica* y *Stenocereus queretaroensis*

crecen en lugares donde se desarrolla *Agave tequilana*, las temperaturas altas durante la época seca del año reducen la fotosíntesis e incrementan la respiración (Pimienta *et al.*, 2000).

## **Factores ambientales que afectan la asimilación de CO<sub>2</sub>**

### **Dióxido de carbono**

Los estomas son muy sensibles a las variaciones en la concentración de CO<sub>2</sub>. Por ejemplo, en condiciones experimentales puede inducirse la apertura de estomas incluso en la oscuridad con solo reducir de forma significativa la concentración de CO<sub>2</sub> por debajo de la presentada en el aire normal. Además, un aumento en la concentración de CO<sub>2</sub> por encima de la que se encuentra en el aire hará que los estomas se cierren incluso bajo una buena iluminación. Parece ser que la concentración de CO<sub>2</sub> en los espacios intercelulares y no la del aire externo es la que controla directamente el movimiento estomático (Devlin, 1982).

### **Luz**

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 (Kluge, 1968; Barrow y Cockburn, 1982; Thomas *et al.*, 1987). La movilización del ácido orgánico en la fase III, la luz es la variable dependiente en la asimilación de  $\text{CO}_2$  vía rubisco en los cloroplastos, decarboxilación del ácido málico en el citosol (Lüttge, 2002). La alta presión interna de  $\text{CO}_2$  ( $P^i\text{CO}_2$ ) aumenta en la fase III evidentemente es importante en este proceso, además juega un papel central con la anhidrasa carbónica interviniendo en el balance de pH de  $\text{HCO}_3^- / \text{CO}_2$  entre el citosol y el estroma del cloroplasto además mantiene la reserva adecuada de sustrato  $\text{CO}_2$  a Rubisco. A la fecha, esta enzima se ha descuidado en el estudio de plantas CAM (Lüttge, 2004). El PAR determina la proporción de acumulación de ácido orgánico nocturno, ya que la luz controla la fotosíntesis y la formación de glucosa, el carbohidrato necesario para la síntesis de PEP vía glucólisis durante el periodo nocturno como precursor para la fase I (fijación de  $\text{CO}_2$ ) por PEPC (Nobel y Hartsock, 1983).

### **Estado hídrico**

Existen plantas que pueden funcionar a bajos valores de potencial hídrico en las hojas, afectando ligeramente la asimilación de  $\text{CO}_2$  y la transpiración, como es el caso de árboles del género *Acacia* que a valores de potencial hídrico de  $-30$  bar puede retener más del 90 por ciento del agua que es retenida cuando el tejido está completamente turgente, manteniendo una presión de turgencia positiva, lo cual explica la habilidad de mantener los

estomas abiertos a valores bajos de potencial hídrico. El comportamiento de esta especie puede ser atribuido a que tiene alta concentración de solutos en las células y que la remoción de una pequeña cantidad de agua de las células ocasiona una disminución del potencial osmótico (Hsiao y Acevedo, 1974).

La succulencia, gran volumen de parénquima esponjoso de color blanquecino el cual tiene la función de almacenar grandes cantidades de agua y la apertura nocturna de los estomas son mecanismos fundamentales que favorecen la tolerancia de las plantas CAM a los condiciones de sequía (Nobel, 1995; Fitter y Hay, 2002; Maueth, 2004). Plantas con metabolismo CAM, tal como *Opuntia ficus-indica* presenta adaptaciones que ayudan a la conservación del agua. La cutícula cerosa en los tallos es relativamente gruesa, generalmente de 5 a 30  $\mu\text{m}$ . Adicionalmente la densidad estomática es usualmente baja en las opuntias, generalmente de 20 a 30 estomas por milímetro cuadrado. Consecuentemente la fracción del área de los tallos a través del cual el agua puede moverse de las plantas a la atmosfera es relativamente baja (Nobel, 1998).

Estos mecanismos de conservación del agua permiten que en estas plantas el tejido fotosintético se mantenga húmedo, cuando el suelo alcanza valores de  $\Psi$  inferiores a -1.5 MPa, las plantas con metabolismo C3 y C4 alcanzan el punto de marchitamiento permanente y pocas especies pueden recuperarse (Nobel, 2005). El agua almacenada en el tejido succulento, particularmente en el parénquima medular, permite que los  $\Psi$  de las hojas no sean inferiores a -1.02 MPa.

## Humedad relativa

Los estomas de muchas especies son muy sensibles a la humedad atmosférica. Se cierran cuando la diferencia entre el contenido de vapor del aire y el de los espacios intercelulares superan un nivel crítico. Un gradiente grande tiende a inducir oscilaciones en la apertura y el cierre con periodicidad aproximada de 30 minutos. Es probable que esto se deba a que, cuando un gradiente pronunciado de vapor induce el cierre, el  $\text{CO}_2$  en la hoja se agota, lo que a su vez provoca la apertura del estoma. Las respuestas más rápidas a la disminución de humedad se dan a niveles de irradiación bajos (Salisbury – Ross, 1991).

## Temperatura

La temperatura baja nocturna y las altas temperaturas diurnas son favorables en el rendimiento en plantas CAM. El efecto es basado en la observación del conjunto de temperaturas, contrarrestando la función de las enzimas de carboxilación nocturna (PEPC) y la decarboxilación diurna, donde las bajas temperaturas favorecen primero y las altas temperaturas después (Lüttge, 2006). Sin embargo, muchas plantas tropicales CAM prefieren altas temperaturas diurnas y nocturnas.

En las plantas CAM, las temperaturas nocturnas son mucho más importantes que las diurnas para la absorción de  $\text{CO}_2$  en *Opuntia ficus-indica*. La temperatura nocturna óptima es relativamente baja,  $15^\circ\text{C}$ , y temperaturas de

5 a 20°C conducen a un mínimo del 80% de la entrada de CO<sub>2</sub>; al igual en *Agave tequila*, tasas altas de asimilación de CO<sub>2</sub> se realizan bajo condiciones de temperatura fresca (Pimienta *et al.*, 2006). En *Opuntia* conforme las temperaturas se elevan, los estomas tienden a cerrar, lo que provoca una reducción de la entrada de CO<sub>2</sub> (Nobel, 1998). Las temperaturas no solamente afectan los procesos metabólicos y la asimilación de CO<sub>2</sub>, sino que pueden inducir daños y aun la muerte de las plantas. *Opuntia ficus-indica* es extremadamente tolerante a las temperaturas altas, pero no a temperaturas muy bajas (Nobel, 1998).

## **Transpiración**

Se define transpiración como la pérdida de agua en estado de vapor en una superficie libre, cuya existencia y extensión está regulada por órganos especiales, los estomas en hojas y lentícelas en tallos herbáceos, que permiten una libre comunicación con la atmósfera. La pérdida de vapor de agua vía estomas representa más de un 90 por ciento de la pérdida total en la mayor parte de las plantas, la transpiración lenticular representa de 2 a 10 por ciento, dependiendo de los casos, por lo que se considera como muy poco significativa en relación a la primera modalidad (Devlin, 1982).

La evaporación del agua es un proceso de enfriamiento. El agua que se evapora en la interfase aire – líquido a lo largo de los poros de la pared celular del mesófilo, epidermis y células guardianes, se difunden fuera de la hoja. Por lo tanto, la transpiración representa un medio de disipación de calor por la hoja.

Una hoja también puede tener una ganancia de calor latente si el rocío o condensación por heladas ocurren sobre ellas (Nobel, 1991).

Una pérdida de calor que acompañe a la transpiración reduce la temperatura de la hoja durante el día. Aunque tales pérdidas de calor latente pueden beneficiar a la planta, la evaporación y su asociado enfriamiento, son una consecuencia inevitable del intercambio de gases por la hoja, donde una apertura de los estomas es necesario para que una tasa sustancial de CO<sub>2</sub> sea tomada (Nobel, 1991).

De acuerdo con Gil *et al.*, (2006), los valores altos de transpiración y conductancia estomática en *Aloe vera* L bajo condiciones de mínimo déficit hídrico en el suelo, están relacionados con altos valores de humedad relativa del aire, bajos valores de temperatura de la hoja (< 20°C) y déficit de presión de vapor (DPV) entre 1 y 2 KPa.

### **Papel del ABA en condiciones de déficit hídrico**

El ácido abscísico (ABA) tiene como papel la señalización de estrés hídrico, usualmente este fitorregulador es sintetizado en el citosol de las células de la raíz, se transporta por el apoplasto de la misma y es conducido vía xilema con la corriente transpiratoria (Steudle, 2000; Coursol *et al.*, 2003; Rodríguez, 2006).

La reducción de la transpiración a través de los estomas es una respuesta crucial regulada por ABA en plantas expuestas a estrés. El cierre de los poros estomáticos en las hojas es un mecanismo por el cual las plantas superiores regulan el balance hídrico. Las células oclusivas o guardias, que integran el

poro estomático, responden a cambios en los niveles hídricos. El cierre estomático inducido por el ABA es mediado por la reducción en la presión de turgencia de las células guardias, que requieren un eflujo de  $K^+$  y  $Cl^-$ , la remoción de sacarosa y la conversión de ácido málico en malato e  $H^+$ .

### **Importancia del agua en las plantas**

El agua es el componente predominante de los organismos y, por tal razón, interviene en la regulación de los procesos biológicos. Es importante para las plantas por el papel crucial que cumple en los procesos fisiológicos y por la gran cantidad que requieren (Steudle, 2000; Andreev, 2001). El agua comprende 80% a 90% de la biomasa de tejidos vegetales, presente en varias formas: como constituyente del protoplasma; como agua de hidratación asociada con iones, disolviendo sustancias orgánicas y macromoléculas, llenando espacios entre estructuras finas del protoplasma y la pared celular, almacenada en las vacuolas y, finalmente, como agua intersticial, que actúa como medio transportador en los espacios intercelulares y en los tejidos de conducción del xilema y el floema (Larcher, 2003; Rodríguez, 2006).

### **Crecimiento de las plantas**

Para analizar el efecto ambiental ó localidad en el crecimiento en las plantas, es necesario considerar que la humedad en el suelo este cercano a

capacidad de campo o con un potencial hídrico en el suelo  $> -0.3$  Mp, en esta condición las plantas presentan una toma de agua continua y los estomas se abren completamente (Nobel, 1998).

El movimiento de agua en tejidos vegetales es de importancia crucial para el crecimiento de la planta y ocurre básicamente a través de tres rutas: el apoplasto, el simplasto y la ruta transcelular. Esta última es definida como el transporte de agua a través de cada célula, a través del plasmalema y tonoplasto de cada célula sin involucrar plasmodesmos (Rodríguez, 2006; Steudle, 2000).

La expansión de los órganos de la planta involucra la toma de agua por las células y la expansión de la pared celular como resultado de la presión de turgencia (Boyer y Silk, 2004). Cuando las células pierden turgencia, no llevan a cabo el alargamiento y expansión y, si esto ocurre por periodos largos de tiempo, la planta se deshidrata y muere (Rodríguez, 2006).

## **Respuestas de las plantas al estrés hídrico**

El estrés hídrico puede considerarse un síndrome complejo, integrado por una numerosa serie de procesos, algunos de los cuales son deletéreos y otros son adaptativos (Chaves *et al.*, 2002). Por lo tanto, es virtualmente imposible pormenorizar la totalidad de los procesos que son afectados por el estrés hídrico.

Diversos y numerosos procesos de la planta pueden ser alterados por el estrés hídrico. Las respuestas pueden ser respuestas transitorias o bien

involucrar cambios en la expresión génica. Por ejemplo, la expresión de gran cantidad de genes es modificada en plantas de *Arabidopsis thaliana* sujetas a episodios de déficit hídrico (Bray 2002).

Uno de los primeros efectos del déficit hídrico sobre los vegetales es la inhibición de la elongación celular y por ende, del crecimiento. Es bastante conocido que el crecimiento de la raíz es menos sensible que el crecimiento de la parte aérea, lo que conduce a un aumento de la relación parte aérea / raíz (Mullet y Whitssit 1996).

### **III. MATERIALES Y MÉTODOS**

#### **Localización y clima**

La medición de conductancia estomática, asimilación de CO<sub>2</sub> y transpiración se efectuaron de enero a diciembre de 2007 y la estimación de crecimiento de marzo a noviembre del mismo año en dos localidades: (L1) en el campo experimental de la Facultad de Agronomía de la Universidad Autónoma de Nuevo León, en el municipio de Marín, Nuevo León a 25° 53' N, 100° 02' O a 400 msnm con un clima semiseco cálido. La temperatura media anual presentada fue de 22.1°C y humedad relativa de 70%, y (L2) en la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, ubicado en Buenavista, Saltillo, Coahuila, a 25° 23' N ,100°02' O a 1743 msnm con un clima semiárido templado (INEGI, 2008), la temperatura media anual presentada fue de 17.0°C y humedad relativa de 60%. Los datos se obtuvieron de la estación meteorológica de cada institución (Cuadro 3.1).

**Cuadro 3.1** *Temperatura y humedad relativa 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
	HR	80.8	71.8	64.6	64.5	69.9	69.2	78.6	72.8	77.5	62.7	69.0	54.8
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
	HR	69.0	57.0	47.2	45.2	52.9	59.5	73.2	73.1	74.5	56.0	58.4	57.5

Fuente: FAUANL y UAAAN

### **Establecimiento del experimento**

En cada una de las localidades (L1 y L2) se evaluó el efecto de déficit de humedad en el suelo en el intercambio gaseoso y en el crecimiento por medio de dos condiciones de humedad: (DH1) sin sequía, riego dos veces por semana y (DH2) con sequía, riego hasta alcanzar una humedad en el suelo entre 8.4% y 1.3% base peso (kg/kg). Posterior a un ciclo de sequía (un ciclo de sequía consiste en un inicio donde ambos DHs están sin sequía y término después de un periodo de 27 a 84 días, el DH2 está en condiciones de sequía), las plantas del DH2 se dejaron recuperar entre 13 y 40 días, regándose igual a DH1, después de este periodo se reinicia un nuevo ciclo de sequía. Para la

determinación de conductancia estomática, asimilación de CO<sub>2</sub> y transpiración, se completaron en cada localidad cuatro ciclos de sequía y para la estimación del crecimiento tres ciclos (Cuadro 3.2 y Cuadro 3.3). Cada condición de humedad (DH1 Y DH2) 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 3.2** *Fechas de inicio y termino de ciclos de sequía en la evaluación de conductancia estomática, asimilación neta de CO<sub>2</sub> y transpiración total.*

Localidad	Inicio	Terminación	Localidad	Inicio	Terminación
Marín	12 - 13 Ene	10 - 11 Mar	Buenavista	17 - 18 Mar	13 - 14 Abr
	23 - 24 Mar	11 - 12 May		28 - 29 Abr	02 - 03 Jun
	16 - 17 Jun	25 - 26 Ago		12 - 13 Jul	07 - 08 Oct
	22 - 23 Oct	10 - 11 Nov		20 - 21 Oct	30 Nov - 01 Dic

Para determinar el grado de sequía en el suelo, se recolectaron cuatro muestras de suelo en la zona radicular (rizosfera) de las plantas de *Aloe vera* L. Estas muestras fueron colocadas en una estufa y secados a 110°C por 72 h hasta que no se registraron cambios posteriores en peso. Los datos se expresaron como porcentaje de contenido de agua [100 x (masa fresco - masa seca)/masa seca] (Torres, 1984).

**Cuadro 3.3** Inicio y término de ciclos de sequía y humedad en el suelo en la estimación de crecimiento.

Localidad	Ciclo de sequía	Inicio	Término	Duración (días)	Humedad en el suelo (%)
Marín	1	23/03/2007	11/05/2007	49	1.3
	2	16/06/2007	25/08/2007	70	3.7
	3	22/09/2007	10/11/2007	49	3.5
Buenvista	1	17/03/2007	13/04/2007	27	7.9
	2	28/04/2007	02/06/2007	35	6.0
	3	12/07/2007	07/10/2007	87	5.6

### **Medición de conductancia estomática, asimilación de CO<sub>2</sub> y transpiración**

Las mediciones de conductancia estomática, asimilación de CO<sub>2</sub> y transpiración 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 a través de un abanico; el diámetro de la cámara fue 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 3.1).



**Figura 3.1** Cámara adaptada para medir la asimilación instantánea de  $\text{CO}_2$  en hojas de *Aloe vera* L.

La tasa de asimilación instantánea de  $\text{CO}_2$  (TAI), se determinó midiendo la concentración de  $\text{CO}_2$  al inicio y al final de un periodo de 5 minutos, representándose la asimilación por unidad de área y unidad de tiempo ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{S}^{-1}$ ). Además, al inicio y al final del periodo se midió la conductancia estomática CE ( $\text{mol.m}^{-2}.\text{S}^{-1}$ ), transpiración TR ( $\text{molH}_2\text{O.m}^{-2}.\text{S}^{-1}$ ), temperatura del aire TA ( $^{\circ}\text{C}$ ) y radiación fotosintéticamente activa PAR ( $\text{mol.m}^{-2}.\text{S}^{-1}$ ).

La asimilación neta de  $\text{CO}_2$  ASNET ( $\text{mmol.m}^{-2}.\text{día}^{-1}$ ), la transpiración total TRT ( $\text{molH}_2\text{O.m}^{-2}.\text{día}^{-1}$ ) y la radiación fotosintéticamente activa durante el día PAR ( $\text{mol.m}^{-2}.\text{día}^{-1}$ ), se calcularon integrando los valores instantáneos con el programa estadístico Sigmaplot 11.0 y Texas Instrument 2.5, Modelo TI - 92.

## **Estimación de crecimiento**

El crecimiento de las hojas y de la planta completa se evaluaron en los tres ciclos de sequía, el peso de las hojas de cada planta se estimó por medio de la siguiente ecuación (Hernández *et al.*, 2002).

$$Pf = 1.6104 * Vh \quad (r^2 = 0.9353)$$

Donde:

Pf = Peso fresco de la hoja

Vh = Volumen aparente de la hoja.

El volumen aparente de la hoja (Vh) se midió considerando la geometría de la misma como un cono elipsoidal.

$$Vh = (L/12) * \pi * W * T$$

Donde

L = longitud

W = ancho

T = grosor de la hoja de la base

La longitud y ancho de la hoja se midieron con una cinta métrica y el grosor con un vernier digital (Figura 3.2). Se consideró como hoja nueva a medir la que tenía una longitud  $\geq$  de 30 cm, debido a que las hojas de menor tamaño es

difícil de medir las dimensiones. Las mediciones se realizaron a intervalos de 15 - 21 días.

De lo anterior se derivaron las siguientes variables:

- ▣ Incremento en número de hojas ( $\text{hojas.planta}^{-1}$ )
- ▣ Incremento en peso diario/mensual en los tres ciclos de sequía (unidad de  $\text{peso.planta}^{-1}$ .por unidad de tiempo)
- ▣ Peso máximo de las hojas a cosecha ( $\text{g.hoja}^{-1}$ )
- ▣ Rendimiento ( $\text{g.planta}^{-1}$  y  $\text{ton.ha}^{-1}$ )



**Figura 3.2** Mediciones de longitud, ancho y grosor de hojas de Aloe vera L.

### **Análisis estadístico**

Para analizar el efecto localidad (L1 y L2), que se exprese las condiciones climáticas sobre el valor medio de la conductancia estomática de las fases I, II y

IV, en la asimilación neta de CO<sub>2</sub> (ASNET) y en transpiración total (TRT), se consideraron únicamente los valores de estas variables del DH1, al inicio y al final de cada ciclo (ocho fechas), utilizando un diseño completamente al azar con cuatro repeticiones [PROC ANOVA de Statistics Analysis System (SAS) versión 9.1.3]. Cuando hubo un efecto significativo ( $\alpha = 0.05$ ) entre localidades y localidad x fecha, se procedió a realizar la prueba de medias con Tukey al  $\alpha = 0.05$ .

Para analizar el efecto del estrés hídrico en las variables fisiológicas antes citadas, al final de cada ciclo de sequía (4 fechas), se utilizó el procedimiento de modelos mixtos con PROC MIXED y prueba de medias con DMS al  $\alpha = 0.05$  con Statistics Analysis System (SAS) versión 9.1.3, el cual separa los efectos en fijos y aleatorios, entendiéndose como efectos fijos las condiciones de humedad en el suelo (DH1 y DH2) y como efectos aleatorios a las fechas de medición (4 fechas), utilizando la estructura de covarianza, ésta fue elegida previamente y resultó de tipo Autoregresiva ARMA (1,1) por obtener el menor valor entre las diferentes estructuras de covarianza; Akaike's Information Criterion (AIC).

Para evaluar el grado de asociación entre las variables ambientales y fisiológicas, se realizaron análisis de correlación ( $r$ ) y de regresión. Dichas correlaciones se consideraron cuando los valores de  $r$  fueran mayores a 0.40 y significativas al  $\alpha = 0.05$  utilizando el procedimiento Statistics/Nolinear regression/Dinamic Fit Wizard de Sigmaplot 11.0

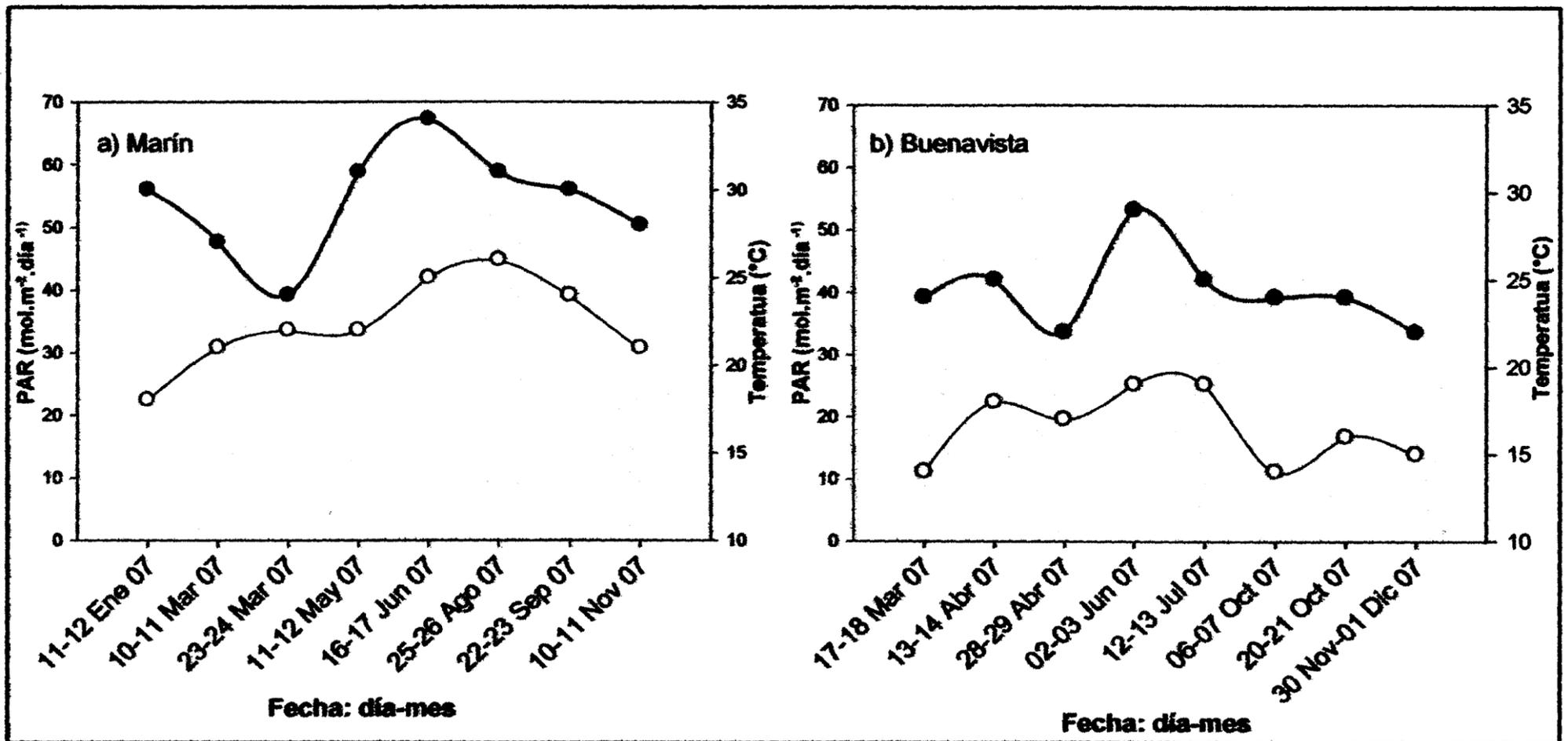
El diseño experimental utilizado en la estimación de crecimiento fue completamente al azar con un arreglo de parcelas divididas, las localidades (L1 y L2) como parcela grande y las condiciones de humedad en el suelo (DH1 y DH2) como parcela chica, con cuatro repeticiones, utilizando el PROC ANOVA de Statistics Analysis System (SAS) versión 9.1.3. Cuando hubo un efecto significativo ( $\alpha = 0.05$ ) en la interacción localidad por condición de humedad (L x DH), se procedió a realizar la prueba de medias con DMS al  $\alpha = 0.05$ .

## **IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN**

### **Condiciones ambientales**

La Figura 4.1 presenta para las dos localidades las condiciones climáticas de los días en que se efectuaron las mediciones de conductancia estomática, asimilación neta de CO<sub>2</sub> y transpiración total: la temperatura promedio diaria día/noche, y la radiación fotosintéticamente activa (PAR).

En Marín (L1) 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 (L2) la temperatura promedio diaria fluctuó entre 22 y 26°C y en la noche entre 14 y 19°C. La misma Figura 4.1 muestra que en ambas localidades, la radiación fotosintéticamente activa recibida por las plantas de sábila fue similar, a excepción el 23 de marzo con día nublado en Marín.



**Figura 4.1** Temperatura promedio diurna (○) y nocturna (●); radiación fotosintéticamente activa durante el día (barras), en dos localidades.

En las plantas de sábila sin sequía en ambas localidades, la apertura estomática comienza durante el atardecer (fase IV), alcanzando los valores más altos durante la noche (fase I) y al amanecer (fase II) estos valores descienden hasta alcanzar valores cercanos a cero durante el día (fase III). Bajo condiciones de sequía (DH2), los valores de CE durante el día son cercanos a cero y durante la noche estos valores son inferiores que las plantas sin sequía DH1 (Figura 4.2). De acuerdo Herppich y Peckmann (2000), las plantas CAM bajo condiciones de sequía mantienen cerrado los estomas durante el día para mantener el agua en los tejidos, durante la noche los estomas abren parcialmente.

La asimilación de  $\text{CO}_2$  se presenta en las fases I, II y IV, y en la fase III se lleva a cabo la respiración (Figura 4.3 y Cuadro 4.1). La duración de la asimilación de cada fase varía con la estación del año. Durante la fase I, se lleva a cabo la mayor parte de asimilación de  $\text{CO}_2$ , en promedio el 85.4 % en Marín y el 78.0% en Buenavista; en esta fase, el  $\text{CO}_2$  se fija 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 de  $\text{CO}_2$  en promedio fue de 10.4% en Marín y 11.1% en Buenavista. De acuerdo con Nimmo, (2000), las plantas CAM pueden realizar la toma directa de  $\text{CO}_2$  como las plantas C3 en las primeras horas de la mañana.

En la fase IV la asimilación de  $\text{CO}_2$  fue en promedio 4.2% en Marín y 10.9% en Buenavista (Cuadro 4.1), la fijación es en forma directa a carbohidratos, cuando el acervo del ácido vacuolar se encuentra agotado (Lüttge, 2004). Antes del medio día tras el cierre estomático los valores de asimilación de  $\text{CO}_2$  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  $\text{CO}_2$  (Lüttge, 2004; Pimienta *et al.*, 2001).

**Cuadro 4.1** Asimilación de CO<sub>2</sub> en las fases I, II, III, IV bajo condiciones sin sequía (DH1).

	LOCALIDAD/FECHA	I	II	III	IV
MARIN	12-13 Enero	204.7 de	31.3 cdef	-40.0 ab	0.0 f
	10-11 Marzo	299.6 bcde	15.7 def	0.0 a	7.8 def
	23-24 Marzo	220.0 de	11.0 ef	-30.2 ab	13.0 cdef
	11-12 Mayo	426.7 ab	77.7 ab	-4.7 a	39.9 bc
	16-17 Junio	347.7 abcd	43.2 bcdef	-24.0 ab	9.4 def
	25-26 Agosto	374.0 abc	59.5 abcd	-42.8 ab	17.3 cdef
	22-23 Septiembre	280.2 bcde	43.2 bcdef	-64.7 b	4.2 ef
	10-11 Noviembre	332.8 abcde	22.5 def	0.4 a	30.8 bcde
BUENAVIDA	17-18 Marzo	272.3 cde	51.4 bcde	1.7 a	34.3 bcd
	13-14 Abril	283.7 bcde	37.9 bcdef	-19.1 ab	15.3 cdef
	28-29 Abril	407.4 abc	35.3 bcdef	-7.6 a	56.7 b
	02-03 Junio	386.8 abc	58.2 abcd	-12.7 a	33.9 bcd
	12-13 Julio	421.7 abc	96.9 a	0.0 a	106.6 a
	07-08 Octubre	455.4 a	54.6 abcde	2.1 a	91.1 a
	20-21 Octubre	429.6 ab	67.9 abc	1.2 a	22.4 cdef
	30 Nov-01 Dic	183.1 e	1.7 f	-19.2 ab	35.2 bcd

SAS 9.1.3 (Tukey  $\alpha = 0.05$ )

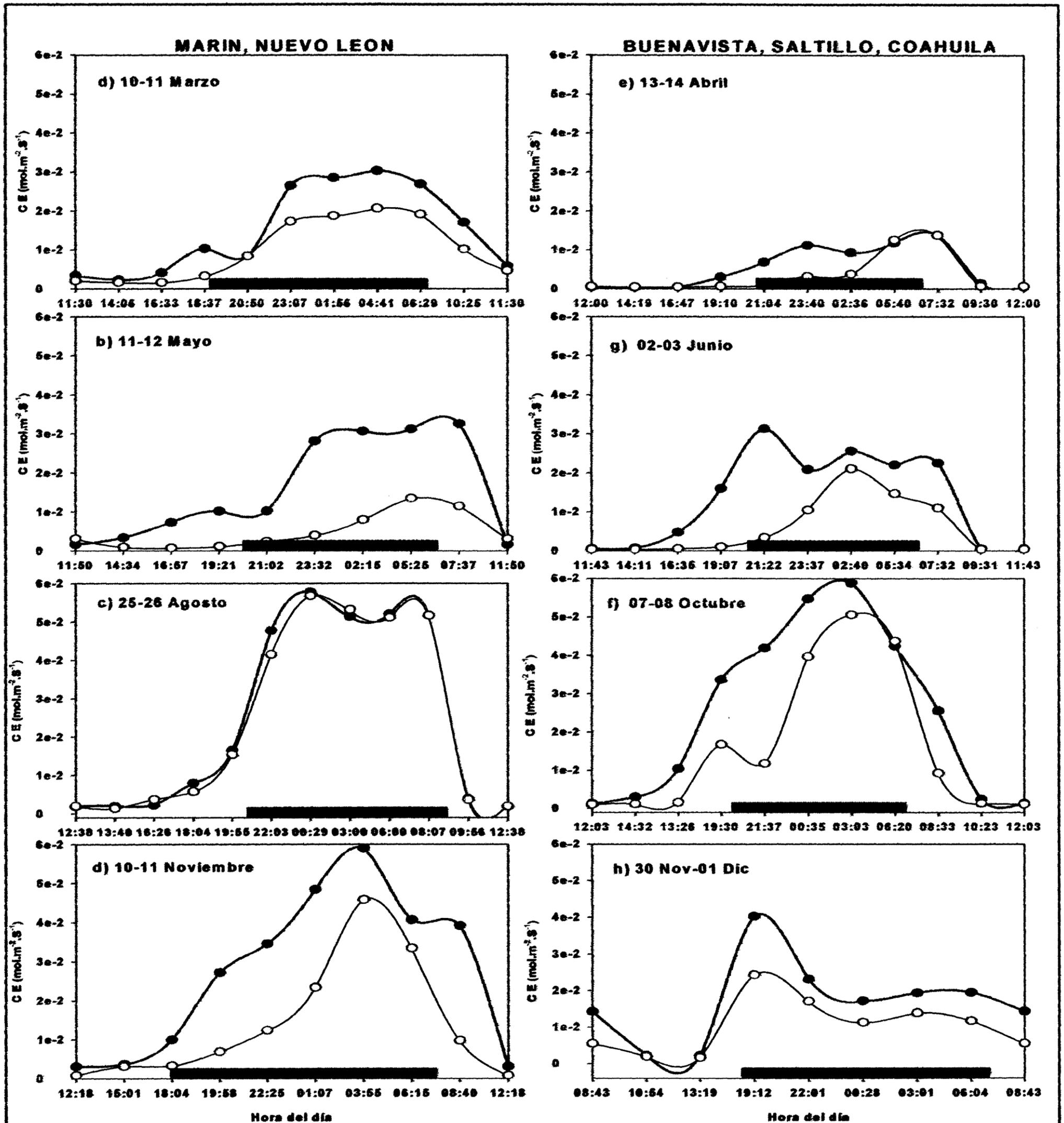
En ambas localidades, en el tratamiento con sequía (DH2), el estrés hídrico en la planta ocasiona que la asimilación neta de CO<sub>2</sub> disminuya en Marín entre un 84.1% (11 - 12 Mayo) y un 15.5% (25 - 25 Agosto) y en Buenavista entre un 66.4% (06 - 07 Octubre) y un 31.4% (30 Noviembre - 01 Diciembre), 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 de CO<sub>2</sub> bajo sequía posiblemente pueda ser atribuido al cierre de los estomas provocado por la acumulación de ácido abscísico (ABA) en las células 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 y Raghavendra, 2005; Nobel y Barrera,

2004). El cierre estomático también puede ser provocado por el incremento de la concentración interna de  $\text{CO}_2$ , debido a la decarboxilación durante el día de los ácidos orgánicos (Herppich y Peckmann, 2000).

Las fechas 25 - 26 de Agosto y 10 - 11 de Noviembre en Marín, 13 - 14 de Abril en Buenavista, presentan la variante metabólica de CAM-reducido; en esta la asimilación de  $\text{CO}_2$  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  $\text{CO}_2$  de la respiración (Lüttge, 2004), el ciclo finaliza cuando se agotan los glucósidos en las células del clorénquima (Lüttge, 2006).

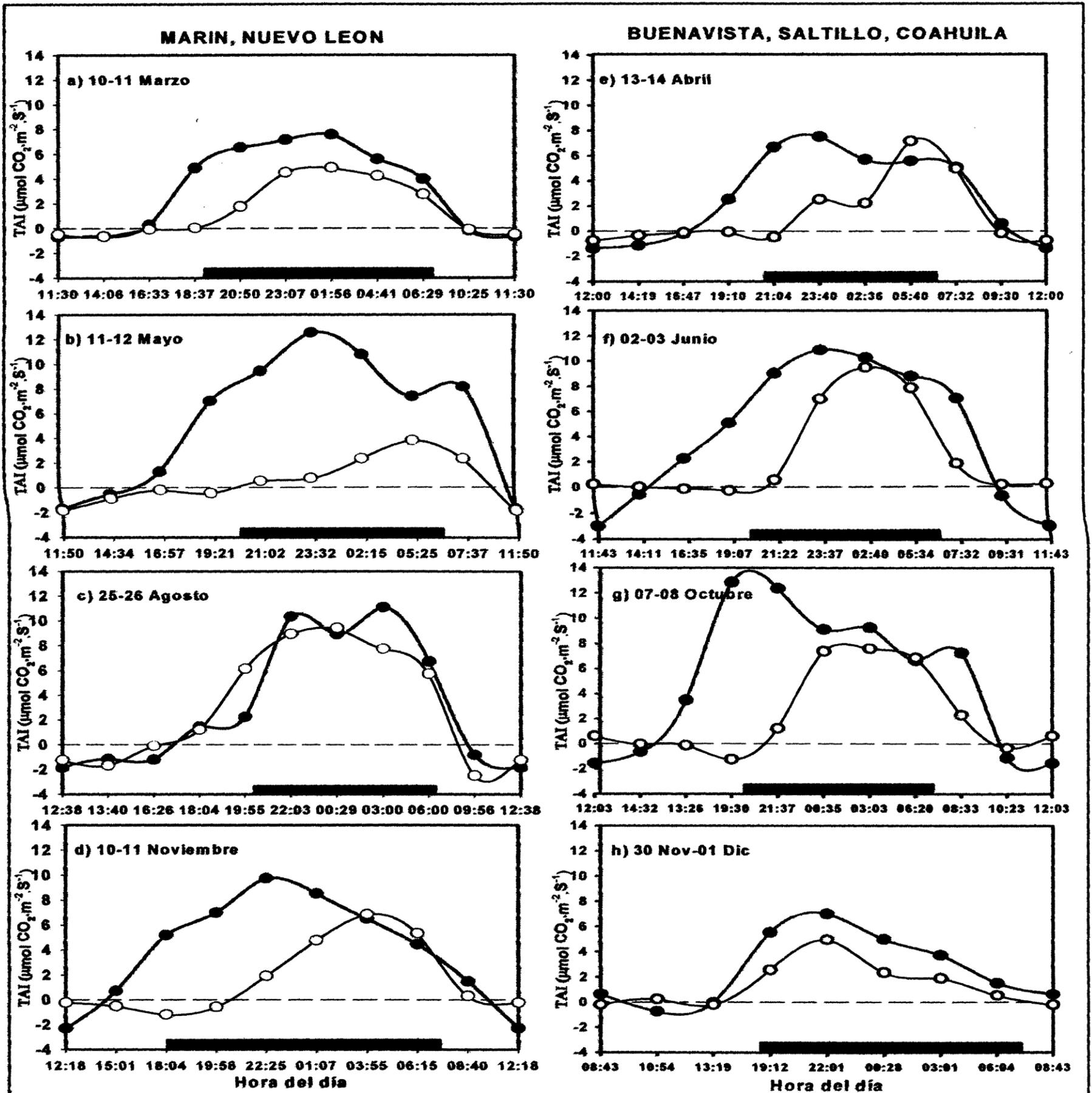
La dinámica de la transpiración en DH1 son diferentes en cada fecha de evaluación (Figura 4.4), la mayor transpiración se registra en el periodo nocturno coincidiendo con los valores más altos de CE (Figura 4.4 y Figura 4.2); durante el día se presenta pequeñas fluctuaciones. Bajo DH2 el efecto del déficit de humedad en el suelo disminuyó la transpiración en Marín entre 8.0% (25 - 26 Agosto) y 64.0% (11 - 12 Mayo), Buenavista entre 18.5% (30Nov - 01Dic) y 52.0% (02 - 03 Julio), estas disminuciones fueron ocasionados por el máximo déficit hídrico en el suelo. De acuerdo Zhu, (2003) la deshidratación de las células induce la biosíntesis, la compartimentalización y el transporte de la fitorregulador ácido abscísico (ABA), que induce el cierre estomático para reducir la transpiración.

## Dinámica de la conductancia estomática



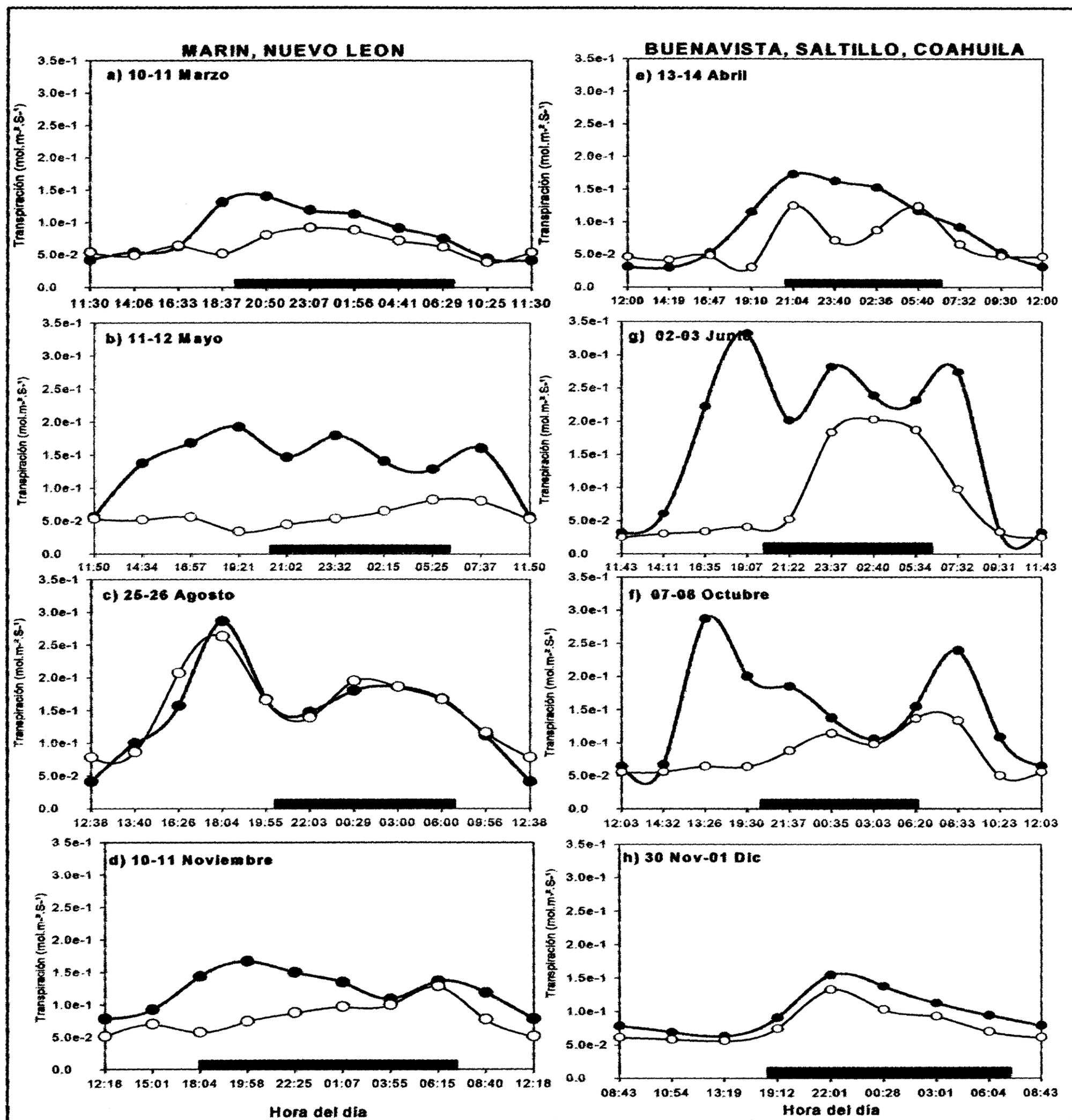
**Figura 4.2** Dinámica de la conductancia estomática durante 24 h, al final de cada ciclo de sequía, sin sequía (●) y con sequía (○), en dos localidades. La barra indica periodo nocturno.

## Dinámica de la asimilación instantánea de CO<sub>2</sub>



**Figura 4.3** Dinámica de la tasa de asimilación instantánea de CO<sub>2</sub> durante 24 h, al final de cada ciclo de sequía, sin sequía (●) y con sequía (○), en dos localidades. La barra indica periodo nocturno.

## Dinámica de la transpiración instantánea



**Figura 4.4** Dinámica de la transpiración instantánea durante 24 h, al final de cada ciclo de sequía, sin sequía (●) y con sequía (○), en dos localidades. La barra indica periodo nocturno.

## Efecto localidad en la conductancia estomática, asimilación neta de CO<sub>2</sub> y transpiración total

Para las variables ASNET y transpiración total hubo diferencia altamente significativa entre localidades (L1 y L2) y entre localidad x fecha. En conductancia estomática hubo solamente diferencia significativa entre localidades y altamente significativa entre localidad x fecha (Cuadro 4.2). De acuerdo a la prueba de medias (Tukey  $\alpha = 0.05$ ), la conductancia estomática, asimilación neta de CO<sub>2</sub> y transpiración total en Buenavista fueron mayores que en Marín (Figura 4.5), que representado porcentualmente fue de un 25%, 39% y 11.5%, respectivamente.

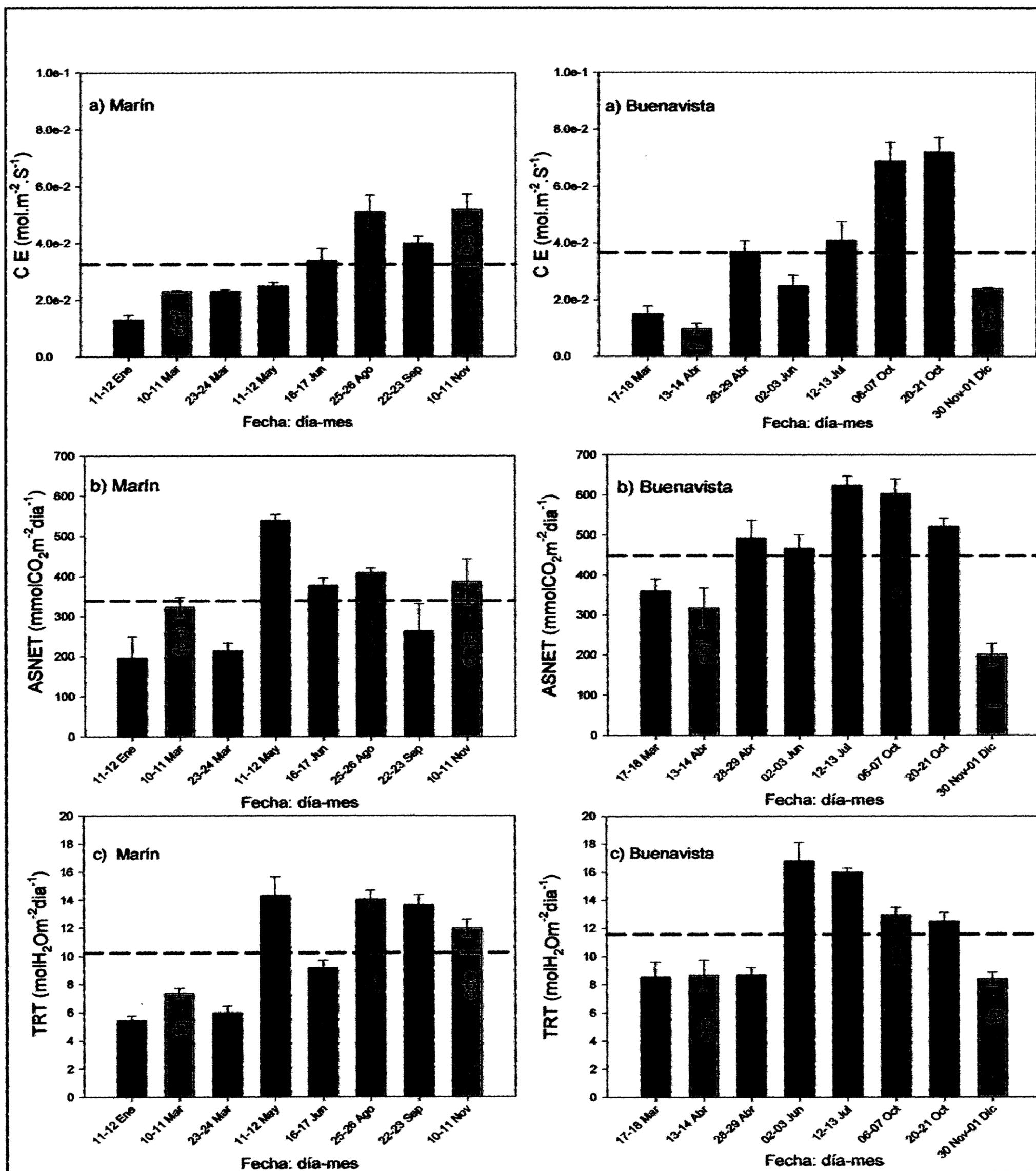
**Cuadro 4.2** Análisis de varianza para la variable conductancia estomática en las fases I, II y IV, tasa de asimilación neta de CO<sub>2</sub> y transpiración total.

VARIABLE	Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados medios	F <sub>cal</sub>	Pr > F
CE	Local	1	0.00025	0.00025	4.49 *	0.0462
	Local x Fecha	14	0.021	0.0014	24.34**	< 0.0001
ASNET	Local	1	193270.14	193270.14	26.73 **	< 0.0001
	Local x Fecha	14	958861.23	68490.09	9.47 **	< 0.0001
TRT	Local	1	27.83	27.83	12.09 **	0.001
	Local x Fecha	14	724.98	51.78	22.50 **	< 0.0001

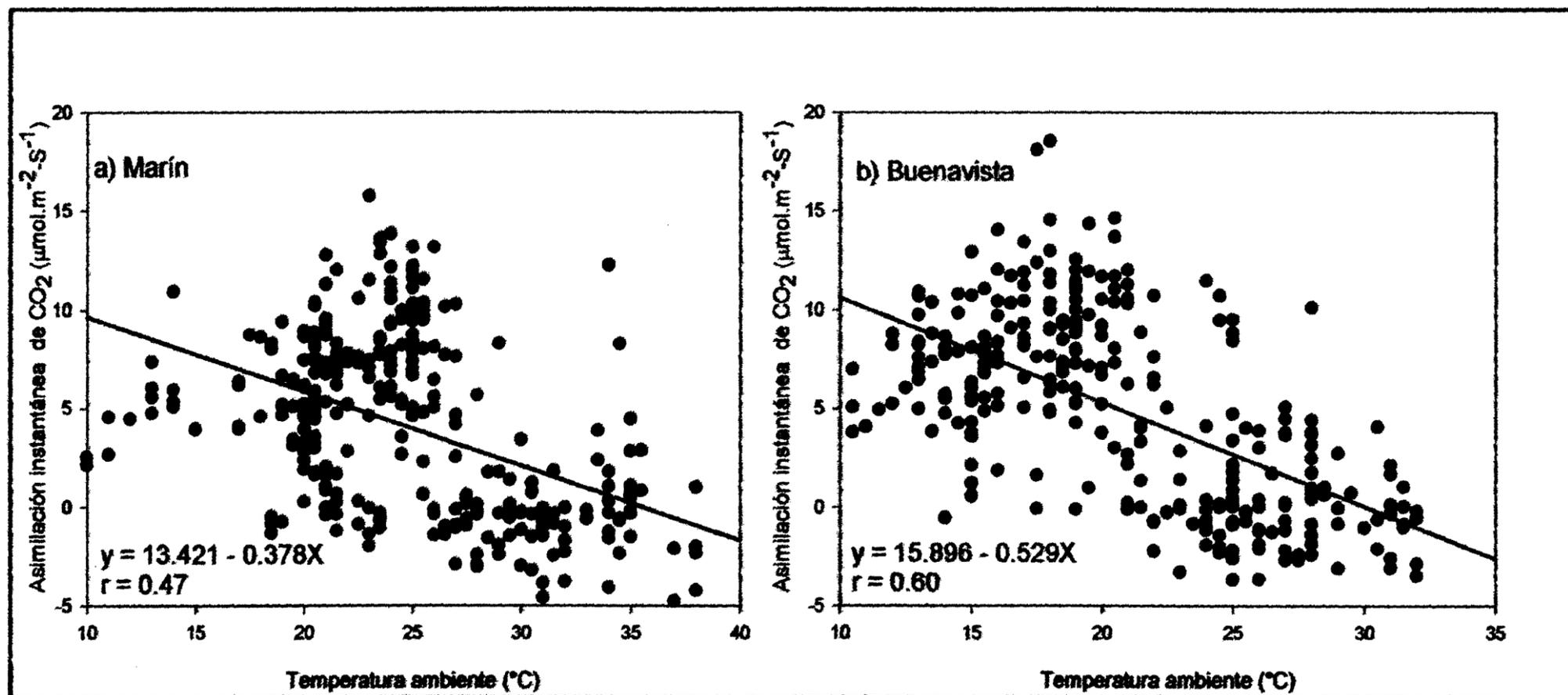
SAS 9.1.3, \* = significativo y \*\* muy significativo.

En Marín el valor más alto registrado de ASNET fue de 539.6 mmol CO<sub>2</sub>.m<sup>-2</sup>.día<sup>-1</sup> (11 - 12 Mayo) y el más bajo 196.0 mmol CO<sub>2</sub>.m<sup>-2</sup>.día<sup>-1</sup> (11 - 12 Enero), con temperaturas diurnas de 30 y 31°C, nocturnas de 18 y 22°C y un PAR durante el día de 44.3 - 57.3 mol.m<sup>-2</sup>.día<sup>-1</sup>, respectivamente (Figura 4.5b y Figura 4.1a). En Buenavista el valor más alto registrado fue de 625.1 mmol CO<sub>2</sub>.m<sup>-2</sup>.día<sup>-1</sup> (12 - 13 Julio) y el valor más bajo 200.9 mmol CO<sub>2</sub>.m<sup>-2</sup>.día<sup>-1</sup> (30 Nov - 01 Dic), con temperatura diurnas de 22 y 25°C, nocturnas de 15 y 19°C y un PAR durante el día de 55.8 y 25.7 mol.m<sup>-2</sup>.día<sup>-1</sup> respectivamente (Figura 4.5b y Figura 4.1b). Estos valores son similares a los reportados por Pimienta *et al.*, (2006) al evaluar fotosíntesis estacional en plantas jóvenes de *Agave tequilana*.

La mayor asimilación de CO<sub>2</sub> en Buenavista (L1) se atribuye a que la temperatura del aire fue más baja que en Marín (L2), como se citó anteriormente (Figura 4.1). Pimienta *et al.*, (2006); Ruiz *et al.*, (2002), reportan que las plantas CAM en clima semiáridos, las bajas temperaturas durante la noche promueven mayor apertura estomática y asimilación de CO<sub>2</sub> y temperaturas altas promueven el comportamiento contrario, además ha sido demostrado que los estomas son más sensibles al ácido abscísico con el incremento de la temperatura del aire (Herppich, 1997). Los resultados obtenidos en la investigación confirman lo citado por los autores, la mayor asimilación instantánea se observa a bajas temperaturas que predominantemente ocurrieron en Buenavista (Figura 4.6).



**Figura 4.5** Conductancia estomática (a), asimilación neta de CO<sub>2</sub> (b), transpiración total (c) en *Aloe vera* L. en condiciones sin sequía, en dos localidade. La línea punteada representa el valor medio.



**Figura 4.5** Relación entre la asimilación instantánea de CO<sub>2</sub> y temperatura ambiente en *Aloe vera L* (Sábila) en dos localidades. La regresión que aparece en el gráfico es significativo al  $\alpha = 0.05$ .

### **Efecto del déficit de humedad en el suelo en la conductancia estomática, asimilación de CO<sub>2</sub> y transpiración total**

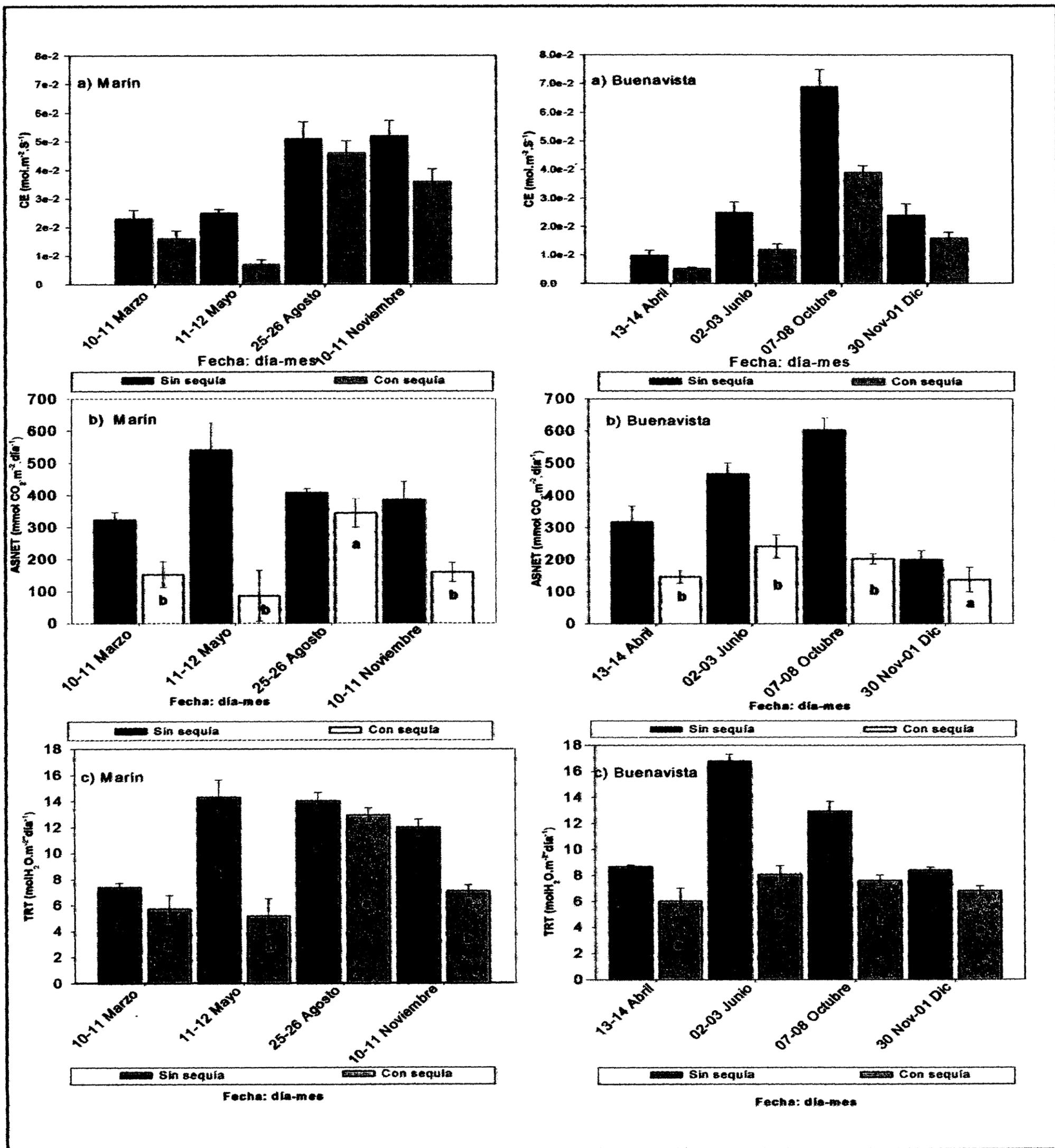
Los análisis de varianza para evaluar el efecto de los tratamientos de déficit de humedad en el suelo en las fechas de medición, determinaron que en Marín y Buenavista hubo diferencia altamente significativa en ASNET, en conductancia estomática fue significativa y altamente significativa y para la variable transpiración únicamente fue altamente significativo en Buenavista (Cuadro 4.3).

**Cuadro 4.3** Análisis de varianza para la variable conductancia estomática en las tases I, II y IV, tasa de asimilación neta de CO<sub>2</sub> y transpiración total en condiciones sin sequía (DH1) y con sequía (DH2).

	LOCALIDAD/VARIABLE	Fuente de variación	Grados de libertad	F <sub>cal</sub>	Pr > F
MARIN	CE	DH	1	5.30*	0.0303
		FECHA x DH	6	10.53**	<0.0001
	ASNET	DH	1	45.48**	< 0.0001
		FECHA x DH	6	4.48**	0.0036
	TRT	DH	1	0.11ns	0.7475
		FECHA x DH	6	12.14**	<0.0001
BUENA VISTA	CE	DH	1	304.63**	<0.0001
		FECHA x DH	6	266.67**	<0.0001
	ASNET	DH	1	67.80**	<0.0001
		FECHA x DH	6	12.19**	<0.0001
	TRT	DH	1	52.77**	<0.0001
		FECHA x DH	6	11.09**	<0.0001

SAS 9.1.3, ns = no significativo, \* = significativo y \*\* muy significativo.

De acuerdo a la prueba de medias ( $DMS \leq 0.05$ ), la conductancia estomática, la asimilación neta de CO<sub>2</sub> y la transpiración fueron afectados por el déficit de humedad en el suelo (Figura 4.7). El estrés hídrico en sábila ocasionó una reducción en la conductancia estomática hasta un 43%, la ASNET fue reducida hasta un 85 %, mientras que la transpiración hasta un 64% con una humedad en el suelo de 1.3% (Figura 4.7). De acuerdo a lo reportado por Pimienta *et al.*, (2006), *Agave tequilana* soporta condiciones extremas de sequía afectando poco en la asimilación de CO<sub>2</sub>, este comportamiento es diferente a lo observado en *Aloe vera* L. 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; Rodríguez, 2006).



SAS 9.1.3 (DMS  $\alpha = 0.05$ )

**Figura 4.7** Asimilación neta de  $\text{CO}_2$  (a), transpiración total (b) y conductancia estomática (c) en *Aloe vera* L en condiciones sin sequía (DH1) y con sequía (DH1), al final de cada ciclo de sequía en dos localidades.

## **Estimación de crecimiento**

Las plantas presentan absorción continua de agua y los estomas se abren completamente cuando el contenido de humedad en el suelo está cercano a capacidad de campo, con un potencial hídrico en el suelo de 0.03 MPa (Nobel, 1998). La expansión de los órganos de la planta involucra la toma de agua por las células y la expansión de la pared celular como resultado de la presión de turgencia (Boyer y Silk, 2004). A medida que el suelo pierde humedad disminuye el potencial hídrico, ocasionando un progresivo cierre de los estomas y la planta incrementa la deshidratación de los tejidos que afecta la expansión de los mismos (Nobel, 1998).

De acuerdo al análisis de varianza para las variables: el incremento en el número de hojas, incremento en peso diario por planta (IPDP) y su equivalente mensual (IPMP), el peso máximo de las hojas a cosecha y rendimiento, muestran una diferencia altamente significativa para la interacción localidad - déficit hídrico (Cuadro 4.4).

La prueba de medias indicó que en la localidad de Marín (L1), el número de hojas producidas (13.5 hojas) durante el experimento fue estadísticamente igual para ambas condiciones de humedad y superior que en la localidad de Buenavista (L2) con 9.5 hojas en ambos DHs. La mayor temperatura en Marín indujo la formación de más hojas, los resultados indican que el déficit de agua en el suelo no tiene efecto en la formación de hojas (Figura 4.8 a). El

incremento mensual de hojas fue de 1.9 en Marín y de 1.4 hojas en Buenavista (Figura 4.9). Un valor de 1.8 hojas.mes<sup>-1</sup> fue reportado por Rodríguez *et al.*, (2006) en un experimento bajo invernadero con temperaturas de 27°C durante el día y 22°C durante la noche, y por Hernández *et al.*, (2002), en experimento de campo en Buenavista con temperaturas superiores de las que se presentaron en 2007.

**Cuadro 4.4** Análisis de varianza para las variables incremento en número de hojas (INH), incremento en peso diario por planta (IPDP), incremento en peso mensual por planta (IPMP), peso máximo de las hojas a cosecha (Pmax) y rendimiento (g.planta<sup>-1</sup> y ton.ha<sup>-1</sup>).

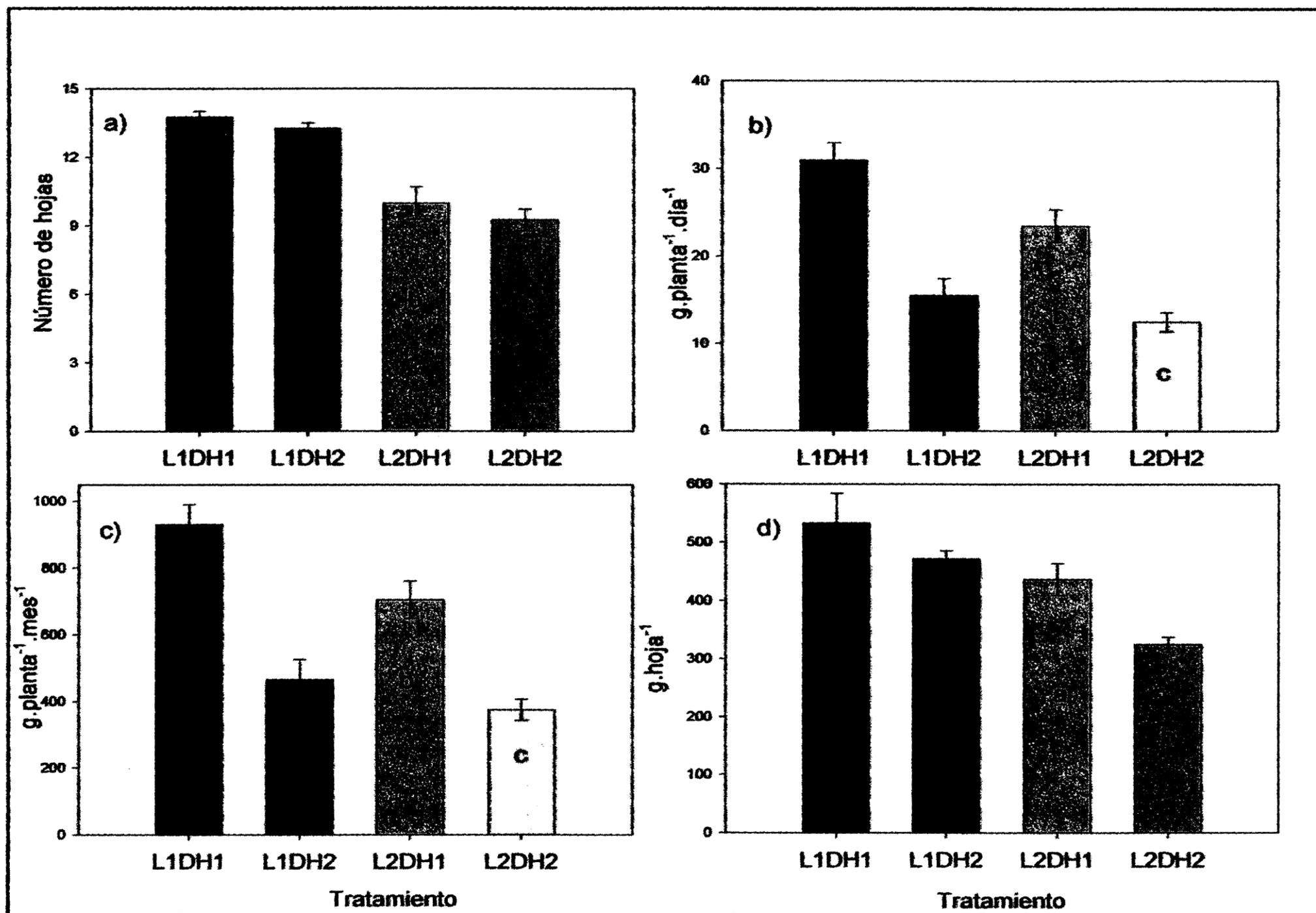
VARIABLE	Fuente de variación	g.l.	Suma de Cuadrados	Cuadrados medios	F <sub>cal</sub>	Pr > F
INH	LOCAL x DH	3	61.68	20.56	24.07	< 0.0001**
IPDP	LOCAL x DH	3	828.61	276.20	21.73	< 0.0001**
IPMP	LOCAL x DH	3	746167.68	248722.56	21.83	< 0.0001**
Pmax	LOCAL x DH	3	91608.16	30536.05	8.24	< 0.0001**
Rend (g/planta)	LOCAL x DH	3	20659878.26	6886626.09	24.10	< 0.0001**
Rend (ton/ha)	LOCAL x DH	3	8259.19	2753.06	24.07	< 0.0001**

SAS 9.1.3, \*\* = muy significativo

El mayor incremento en peso diario por planta y su equivalente en peso mensual fue para la interacción L1DH1 (Figura 4.8, b, c), las plantas aumentaron 30.9 g.día<sup>-1</sup>, equivalente a 928.6 g.mes<sup>-1</sup>. En la interacción L2DH1, las plantas tuvieron un incremento de peso de 23.4 g.día<sup>-1</sup> equivalente a 705

$\text{g.mes}^{-1}$ , menor en un 24% que la primera interacción. El elevado crecimiento en Marín es debido a la menor transpiración de las hojas que mantuvieron más hidratadas y turgentes las células provocando la expansión celular y el crecimiento de los órganos, así mismo se debió a un mayor número de hojas. Esta respuesta de las plantas de *Aloe* muestra un comportamiento diferente de algunas especies de zonas áridas donde el mayor crecimiento ocurre en climas con temperaturas bajas o frescas durante la noche (Pimienta *et al.*, 2006). Las plantas bajo condiciones de sequía (DH2) en las dos localidades ocasionó hasta un 54.8 % de reducción en el peso de las plantas en relación con DH1, las células perdieron turgencia afectando la expansión de los órganos (Rodríguez, 2006). La elevada deshidratación de las plantas en el tratamiento con sequía (DH2) demuestra que el *Aloe* no soporta condiciones extremas de sequía a comparación de otras especies CAM de los géneros *Opuntia ficus-indica*, *Agave deserti* y *Agave tequilana* (Pimienta *et al.*, 2006; Nobel, 1998).

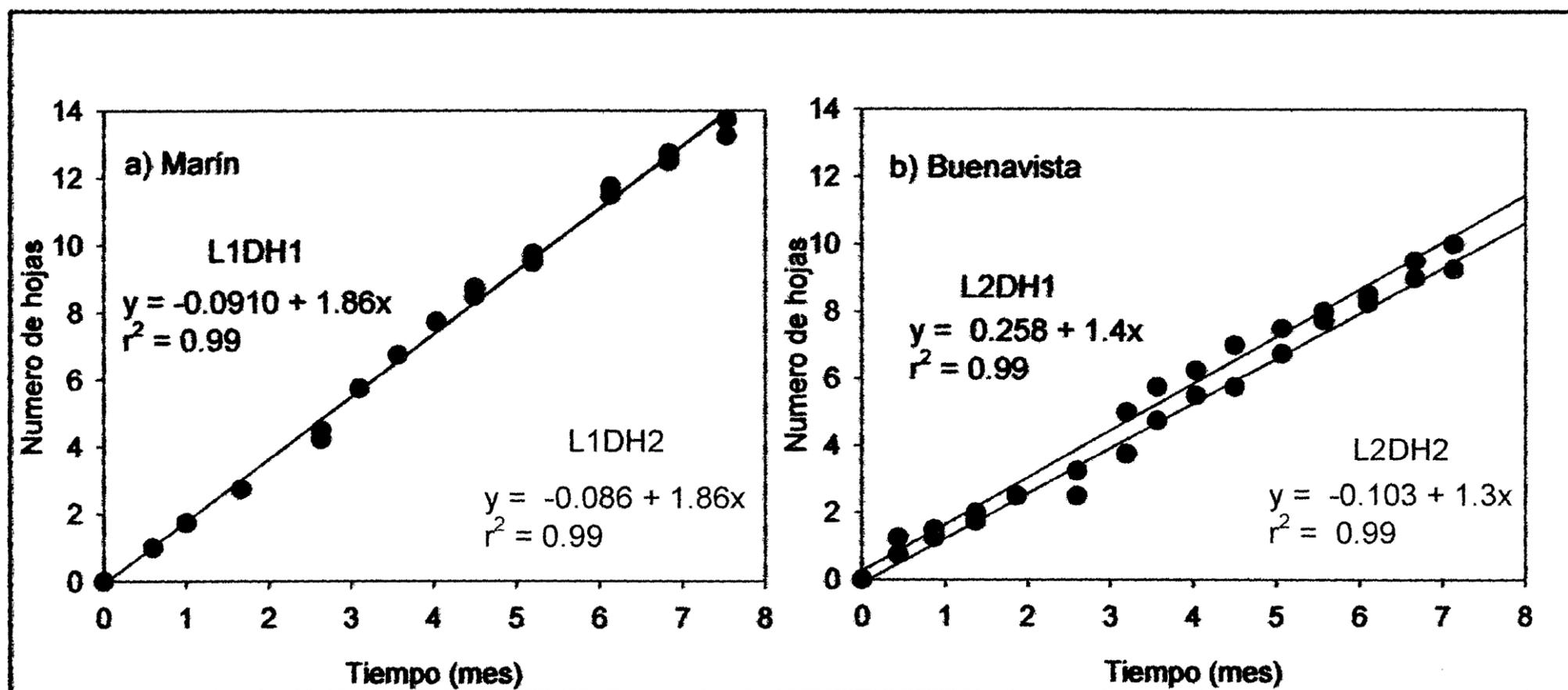
En el peso de hoja a la cosecha, la prueba de medias indicó que las interacciones L1DH1, L1DH2 y L2DH1 son estadísticamente iguales con un peso a la cosecha que fluctúa entre 523 y 450  $\text{g.hoja}^{-1}$ . El peso de las hojas es comercialmente aceptable por el elevado contenido de compuestos comerciales como son el contenido de gel y jugo. La interacción Buenavista con sequía (L2DH2) tuvo el menor peso con 324  $\text{g.hoja}^{-1}$ .



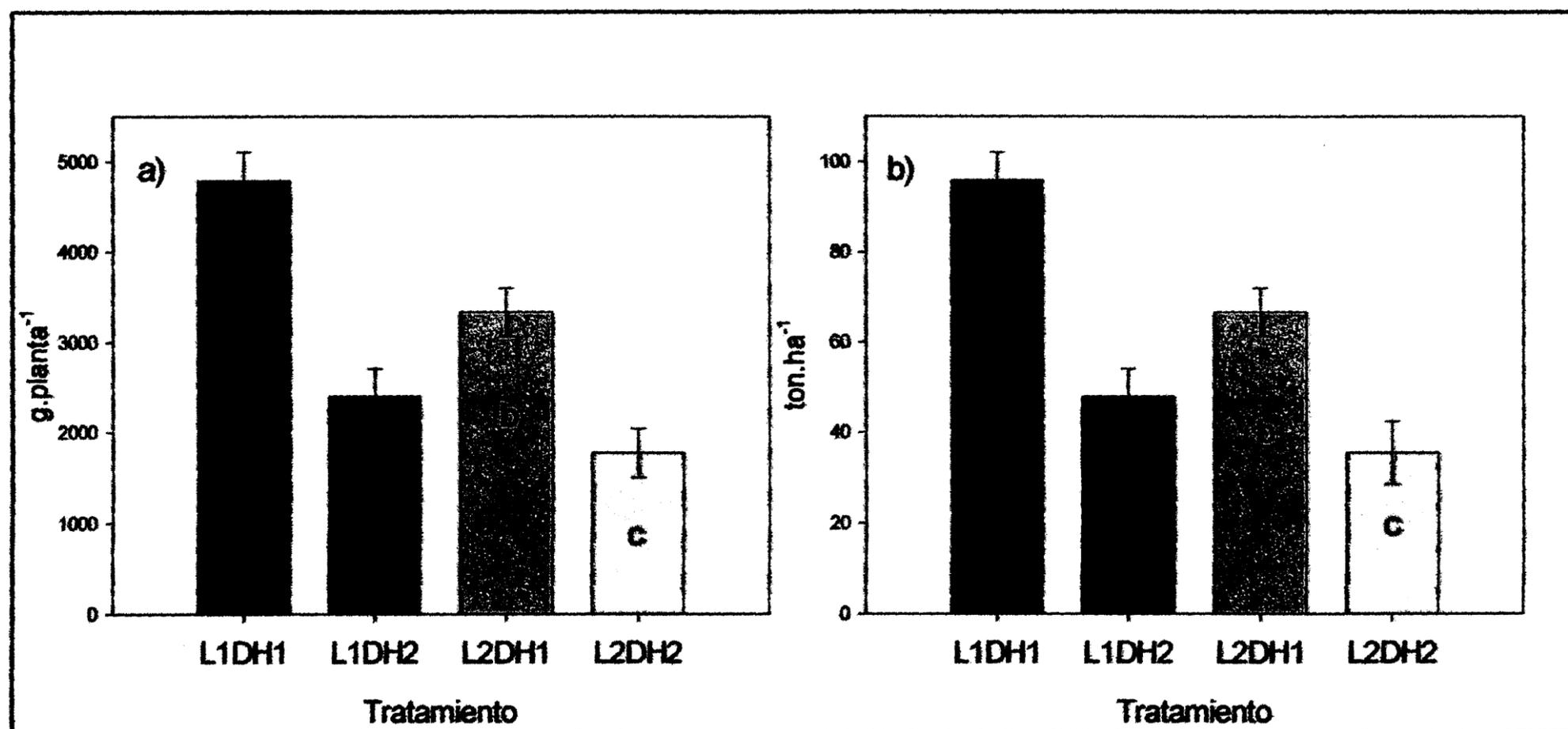
SAS 9.1.3 (DMS  $\alpha = 0.05$ )

**Figura 4.8** Incremento en número de hojas (a), incremento en peso diario por planta (b), incremento en peso mensual por planta (c) y peso máximo de las hojas a cosecha (d).

El rendimiento total de hojas al final de la evaluación fue de 4791 g.planta<sup>-1</sup> para la interacción Marín sin sequía (L1DH1) equivalente a 96 ton.ha<sup>-1</sup> (20,000 plantas.ha<sup>-1</sup>), Buenavista sin sequía se obtuvo un peso total al final de la evaluación de 3335 g.planta<sup>-1</sup> equivalente a 66 ton.ha<sup>-1</sup>, con una diferencia de 30% mayor en Marín respecto a Buenavista. En ambas localidades con sequía fueron las que tuvieron el menor rendimiento, el efecto de la sequía provocó una disminución hasta un 53% respecto a DH1 (Figura 4.10).



**Figura 4.9** Relación entre el número de hojas formadas por planta en el tiempo. Las regresiones que aparecen en el gráfico son significativas al  $\alpha = 0.05$ .



SAS 9.1.3 (DMS  $\alpha = 0.05$ )

**Figura 4.10** Rendimiento total en g.planta<sup>-1</sup> (a) y en ton.ha<sup>-1</sup> (b).

## V. CONCLUSIONES

Bajo condiciones sin sequía, las plantas de *Aloe vera* L. tiene un comportamiento similar a las especies CAM nativas de las zonas semiáridas, las condiciones de temperatura fresca en la noche favorecen en la apertura estomática, asimilación de CO<sub>2</sub> y transpiración.

En las plantas sin sequía se presentaron las cuatro fases clásicas de asimilación de CO<sub>2</sub>, la asimilación se realiza principalmente en la noche y en pequeñas cantidades al atardecer y amanecer, comportándose en esta última como una planta de tipo C3 o una combinación entre CAM y C3. Las plantas de *Aloe* en condiciones extremas de sequía son fuertemente afectadas en la asimilación de CO<sub>2</sub>, comportamiento contrario a algunas especies como *Opuntia ficus-indica*, *Agave deserti* y *Agave tequilana*.

Las condiciones ambientales de Marín son más favorables al crecimiento de *Aloe* que en Buenavista, debido a que en Marín se tuvo mayor número de hojas y rendimiento. El crecimiento de las hojas de *Aloe* es mayor en condiciones ambientales más cálidas, se atribuye este comportamiento a que las plantas CAM en climas cálidos cierran los estomas, lo cual ocasiona una pérdida menor de agua por transpiración conservando de esta manera un estado de turgencia más prolongado.

## **VI. LITERATURA CITADA**

- Andreev, I. 2001. Functions of the vacuole in higher plants cells Russian Journal. Plant Physiology. 48 (5), 777-787.**
- ASERCA, 2002. Apoyos de Servicios a la Comercialización Agropecuaria. <http://www.aserca.gob.mx/>.**
- Barrow, S.R., W. Cockbur. 1982. Effects of light quantity and quality on the decarboxylation of malic acid in crassulacean acid metabolism photosynthesis. Plant Physiology 69:568-571.**
- Botha, M.C. 1994. Process for extracting polysaccharides from plant material. S. Afr. Patent ZA 941581.**
- Boyer. J. S. y W. K. Silk. 2004. Hydraulics of plant growth. Functional Plant Biology. 31: 761 - 773.**
- Bray, E.A. 2002. Classification of genes differentially expressed during water-deficit stress in *Arabidopsis thaliana*: an analysis using microarray and differential expression data. Annals of Botany 89: 803-811.**
- Carter, S. 1994. Flora of tropical east Africa. Aloaceae. Royal Botanic Gardens Kew Pp 1-10.**

- Chaves, M. M., J. S. Pereira, J. Maroco, M. L. Rodrigues, C. P. P. Ricardo, M. L. Osório, I. Carvalho, T. Faria and C. Pinheiro. 2002. How plants cope with water stress in the field. *Photosynthesis and Growth. Annals of Botany* 89: 907-916.
- Coursol, S.L., L. Fan, H. Le Stunff, S. Spiegel, S. Gilroy, and S. Assmann. 2003. Sphingolipid signalling in *Arabidopsis* guard cells involves heterotrimeric G proteins. *Nature* 423:651-654.
- Cowling, R. M. 1982. Patterns of plant endemism in the South East Cape. *The Naturalist* 27:17-36.
- Cushman J. 2001. Crassulacean Acid Metabolism. A Plastic Photosynthetic Adaptation to Arid Environments. *Plant Physiology*. 127:1439-1448.
- Devlin, R. M. 1982. Fisiología vegetal. En: Editorial. Omega, S.A. Barcelona, España. P. 61-82.
- Dodd, A. N., A. M. Borland, R. P. Haslam, H. Griffiths and K. Maxwell. 2002. Crassulacean Acid Metabolism: Plastic, Fantastic. *Journal Experimental Botany* 53:559-580.
- Esau, K. 1977. Anatomy of seed plants. John Wiley & Sons, Inc. New York.
- Fitter, A. H., and R. K. M. Hay. 2002. Environmental Physiology of Plants. Third Edition. Academic Press. San Diego, CA. 367 p.
- Gates, D.M. 1980. Biophysical ecology. Springer-Verlag New York, Inc New York.

- Gil, J. A. M., R. Rodríguez, D. C. Jasso y A. Zermeño. 2006. Resistencia estomática, transpiración y potencial hídrico en sábila con diferentes condiciones ambientales. *Terra Latinoamericana* 24: 355 - 365.
- Grindley, D., and Reynolds T. 1986. The *Aloe vera* phenomenon: A review of the properties and modern uses of the leaf parenchyma gel (review article). *Journal of Ethnopharmacology* 16: 117-151.
- Guzmán J.1991 La Zábila. Serie Agrícola Vegetal N° 16. 1<sup>ra</sup> edición. ESPASANDE Editores, Caracas. Venezuela. Pp 8-9
- Hernández, L. R, R. Rodríguez, D. Jasso and J.L. Angulo. 2002. *Aloe vera* response to plastic mulch and nitrogen. Trends in new crops and uses. Purdue University. United State Of América. PP- 570-579.
- Herppich, W. B. 1997. Stomatal responses to changes in air humidity are not necessarily linked to nocturnal CO<sub>2</sub> uptake in the CAM plant *Plectranthus marrubioides* Benth (Lamiaceae). *Plant, Cell and Environment* 20:393-399.
- Herppich, W. B. and 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.
- Herralde, F. T. 2000. Estudio integral de las respuestas ecofisiológicas al estrés hídrico: caracterización de variedades de almendro. Tesis de grado de doctorado. Universitat de Barcelona. Pp 1-176.

- Holland, P. G. 1978. An evolutionary biogeography of the genus *Aloe*. *Journal Biogeography*. 5:213-226.
- Hsiao, T. C and E. Acevedo 1974. Plant responses to water deficits, water – use efficiency, and drought resistance. *Agricultural meteorology* 14:59-84.
- Hsiao, T.C. and K.J. Bradford. 1983. Physiological consequences of cellular water deficits in “Limitations to efficient water use in crop production” ( H.M Taylor, W.R. Jordan and T.R. Sinclair, eds.).*Am.Soc.Agron.Madison,WI*. P-247.
- Hurtado, Ch. L. G. y Martínez, M. M. L. 1984. *Aloe vera*. Fac. Química. UNAM. Tesis. Pp 5-35.
- INEGI, 2008. Sistema Nacional de Estadística y Geográfica. [http://mapserver.inegi.gob.mx/geografia/espanol/estados/coa/climas\\_map.cfm](http://mapserver.inegi.gob.mx/geografia/espanol/estados/coa/climas_map.cfm),[http://mapserver.inegi.gob.mx/geografia/espanol/estados/nl/climas\\_map.cfm](http://mapserver.inegi.gob.mx/geografia/espanol/estados/nl/climas_map.cfm).
- Jones, H.G. and R.A. Sutherland. 1991. Stomatal control of xylem embolism. *Plant, Cell and Environment*, 14 (6): 607-612.
- Kluge, M. 1968. Untersuchungen über den Gaswechsel von *Bryophyllum* während der Lichtperiode II. Beziehungen zwischen dem Malatgehalt des Blattgewebes und der CO<sub>2</sub>-Aufnahme. *Planta* 80: 359-377.
- Kojo, E. and 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.

- Kubitzki, K. and Huber, H. 1998. Flowering plants, monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae). Families and genera of vascular plants 4. Springer Verlag.
- Larcher, W. 2003. Physiological plant ecology. 4<sup>th</sup> ed. Springer, Germany. 231 p.
- Lüttge, U. 2002. CO<sub>2</sub>-concentrating: consequences in crassulacean acid metabolism. *Journal of 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.
- Mauseth, J. D. 2004. The structure of photosynthesis succulent stems in plants other than cacti. *Int. J. Plant Sci.* 165(1): 1-9.
- Meidner, H. and T.A. Mansfield. 1968. *Physiology of Stomata*. 179 p. McGraw-Hill, London.
- Moroni, P. 1982. *Aloe* in cosmetic formulations. Terry Corporation. 3270 Pineda Avenue. Melbourne, FL. 32935. Pp 5-20.
- Mullet, J.E. and M.S. Whitsitt. 1996. Plant cellular responses to water deficit. *Plant Growth Regulation* 20: 41-46.
- Mussett, S. y M. Díaz. 2001. Establecimiento de *Agave cocui trelease* en zonas semiaridas de Falcón. Efecto de la densidad de siembra y asociacion con *Erythrina wild*. Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda.

**Centro de Investigaciones en Ecología y Zonas Áridas (CIEZA). Falcón Venezuela. Pp 1-29.**

**Newton, L. E. 2004. Aloes in habitat. In: Reynolds (ed.) Aloes: The genus *Aloe*. CRC Press, London, pp. 3-15.**

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

**Nobel, P. S. 1976. Water relation and photosynthesis of a desert CAM plant, *Agave deserti*. Plant. Phylol. 58: 576 – 582.**

**Nobel, P. S. 1991. Physicochemical and environmental plant physiology. Depart, Ent. of biology, University of California, Los Angeles. Academic Press, INC. Harcourt Brce Jovanovich, Publishers, Los Angeles, California, USA. Pags. 373-411, 478-479.**

**Nobel, P. S. 1995. Environmental biology. In: Agro-Ecology, Cultivation and Uses of Cactus Pear. Barbera G., P. Inglese and E. Pimienta-Barrios (eds). Plant Production and Protection Paper, FAO. Rome, Italy. Vol. 132. pp: 36-48.**

**Nobel, P. S. 1998. Los incomparables agaves y cactus. En: Editorial Trillas, México, D.F. 666p.**

**Nobel, P. S. 2005. Physicochemical and Environmental Plant Physiology. Third Edition. Elsevier Academic Press. San Diego, USA. 571 p.**

**Nobel, P. S. and E. Barrera. 2004. CO<sub>2</sub> uptake by the cultivated hemiepiphytic cactus, *Hylocereus andutus* . Annual Application Biology 144:1-8.**

- Nobel, P. S., and T. L. Hartsock. 1983. Relationships between photosynthetically active radiation, nocturnal acid accumulation, and CO<sub>2</sub> uptake for a crassulacean acid metabolism plant *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiology* 71: 71-75.
- Nobel, P. S., G. Castañeda, E. North, E. B. Pimienta, and J. A. Ruiz-Corral. 1998. Temperatures influences on leaf CO<sub>2</sub> exchanges, cell viability and cultivation range for *Agave tequilana*. *Journal Arid Environment* 39:1-9.
- Ortiz, H. Y. D., M. L. Muñoz, M. T. L. Colinas y J. A. S. Carrillo. 1999. Estrés Hídrico e intercambio de CO<sub>2</sub> de la Pitahaya (*Hylocereus undatus*). *Agrociencia* 33:396-405.
- Pimienta, B. E., C. Robles-Murguía and P. S. Nobel (2001) Net CO<sub>2</sub> uptake for *Agave tequilana* in a warm and a temperate environment. *Biotropica* 33:312-318.
- Pimienta, B. E., J. Z. Hernández y J. G. Galindo. 2006. Fotosíntesis estacional en plantas jóvenes de *Agave tequilana*. *Agrociencia* 40:699-709.
- Pimienta, B. E., Zañudo J. and Yopez E. En. Pimienta, B. and Nobel P. S. 2000. Seasonal variation of net CO<sub>2</sub> uptake for cactus pear (*Opuntia ficus-indica*) and pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) in a semiarid environment. *Journal. Arid Environment* . 44: 73-83.
- Quer, P. F. 1978. Plantas medicinales. 3ª Edición. Ed. Labor. México. Pp 5-33.
- Riley, H. P and S. K. Majumdar. 1979. The Aloinae. A biosystematics survey. The University Press, Kentucky. Pp 15-30.
- Rodríguez, L. P. 2006. Implicaciones fisiológicas de las osmorregulación en plantas. *Agronomía Colombiana*. 24 (1): 28 - 37.

- Rodriguez, R. G., D. C. Jasso, J. A., J. L. Angulo- Sánchez y R. H. Lira-Saldivar. 2006. Resistance stomatal conductance, and transpiration of *Aloe vera* under different soil water deficit potentials. *Industrial Crops and Products, An International Journal*. INDCRO 49551-6
- Ruiz, C. J. A., E. B. Pimienta y J. Z. Hernández. 2002. Regiones térmicas y marginales para el cultivo de *Agave tequilana* en el estado de Jalisco. *Agrociencia* 36:41-53.
- Salisbury, B. F. y Ross, W. C. 1991. Fisiología vegetal. En: Grupo Editorial Iberoamérica S.A. de C.V. México, D.F. Pp 77-97.
- Smith, G. 1991. Additional notes on the taxonomic status and habitat of *Aloe bowiea* (Asphodelaceae: Aloideae). *Aloe, J.Succ.Soc.S.A.* 28(1):9-17.
- Smith, S. D., R. K. Monson and J. E. Anderson. 1997. *Physiological Ecology of North American Desert Plants*. Springer - Verlag. Heilderberg. 286 p.
- Steudle, E. 2000. Water uptake by roots: effects of water deficit. *Journal Experimental Botany* 51:1531-1542.
- Thomas, D. A., M. Andrea, and A. M. Ganzin. 1987. Oxygen and carbon dioxide exchanges in crassulacean acid metabolism plants. II Effects of CO<sub>2</sub>-concentration and irradiance. *Plant Physiology and Biochemistry* 25: 95-103.
- Ting, I. P., Johnson H. B. and Szarek S. R. 1972. Net CO<sub>2</sub> fixation in crassulacean acid metabolism plants. In: C. C. Black, end. *Net carbon dioxide assimilation in higher plants*. Cotton, Inc., Raleigh, N. C. pp. 26-53.

- Torres, E. R. 1984. Manual de conservación de suelos. En: Editorial Diana, México, D.F. 180p.
- Tyree, M. T., G. Vargas, B. M. J. Engelbrecht and 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.
- Van Wyk and G. Smith. 1996. The Aloes of south Africa. Briza Publications, Pretoria. Pp10-20.
- Vavasseur, A., A. S. Raghavendra. 2005. Guard cell metabolism and CO<sub>2</sub> sensing. *New Phytologist* 165:665 - 682.
- Zhu, J.K. 2003. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual. Rev. Plant Biology*. 53, 247- 273.