

Relaciones hídricas e intercambio gaseoso en dos especies de un enclave semiárido de los Andes venezolanos

Gas exchange and water relationship in two species from a xerophytic environment in the venezuelan Andes

ANGEL INFANTE CRUZ¹,
JOSÉ SALAS ROSALES¹
y JUDITH PETIT ALDANA²

¹ Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Mérida, Venezuela, E-mails: infantea@ula.ve, salasj@ula.ve

² Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Mérida, Venezuela, E-mail: jcpetita@ula.ve

Recibido: 24-10-08 / Aceptado: 06-06-08

Resumen

Entre los factores que influyen en la fotosíntesis en las zonas áridas se cuenta el déficit hídrico, la temperatura y la radiación. En esta investigación se estudió el intercambio de gases y las relaciones hídricas de dos especies del ambiente semiárido cercano a la Laguna de Caparú, Lagunillas estado Mérida. Las especies consideradas fueron Cují (*Prosopis juliflora*) y Olivo (*Capparis odoratissima*), para evaluar los posibles efectos de las limitaciones de estrés hídrico a que puedan estar sometidas, sobre la tasa fotosintética. Los cursos diarios se realizaron durante la estación seca. Los resultados mostraron que las dos especies se diferenciaron en su comportamiento con relación al potencial hídrico, a las tasas de asimilación y sus respuestas ecofisiológicas. Los valores más altos de la temperatura de la hoja se alcanzaron al mediodía y disminuyeron en las horas de la tarde, siendo *C. odoratissima* la especie que presentó mayor temperatura foliar. Los valores máximos en las especies consideradas fueron de 32,9 y 32,8 °C para *C. odoratissima* y *P. juliflora* respectivamente. En cuanto al Diferencial de Presión de Vapor (DPV) *C. odoratissima* en condición de sol, presenta los valores mayores a partir de las 10 am con 2,1 – 2,8 KPa, mientras que *P. juliflora* tiende a disminuir su DPV en el transcurso del día, entre 3,0 y 2,1 KPa. Los resultados exhiben que la especie *P. juliflora* tiene mejor comportamiento ecofisiológico que *C. odoratissima* bajo sombra, mientras que éste último soporta mayores condiciones de estrés y su adaptación a la zona se ve significativamente favorecida.

Palabras clave: xerofítico, potencial hídrico, tasa fotosintética, eficiencia en el uso del agua, Caparú, *Capparis odoratissima*, *Prosopis juliflora*.

Abstract

Hydric shortage, temperature and radiation are factors affecting photosynthesis in arid zones. Gas exchange and hydric relations of two species, from the semiarid Laguna de Caparú environment, were studied in this research. The species considered were cují (*Prosopis juliflora*) and Olivo (*Capparis odoratissima*) in order to assess the hydric stress limitation possible effects to which they can be submitted upon the photosynthetic rate. The daily courses were made in the dry period. Results showed that the two species differed in their behaviour toward hydric potential, in their assimilation rates, and their ecophysiological responses. The highest leaf temperature values were reached at noon and decreased in the afternoon hours, being *C. odoratissima* the species that presented the highest foliar temperature. Maximum values of 32.9 and 32.8 °C are present in the considered species *C. odoratissima* and *P. juliflora*, respectively. With respect to the vapor pressure differential under sunshine conditions, *C. odoratissima* presents the highest values from 10 am with 2.1 – 2.8 KPa, while *P. juliflora* tends to decrease its vapor pressure differential during the day, between 3.0 and 2.1 KPa. These results show that *P. juliflora* has better ecophysiological behaviour than *C. odoratissima* under shade, whereas the second one bears higher stress conditions and its adaptation to the zone is significantly favoured.

Key words: xerophytic, hydric potential, photosynthetic rate, water use efficiency, Caparú, *Capparis odoratissima* and *Prosopis juliflora*.

1. Introducción

El ambiente semiárido impone condiciones o factores estresantes que pueden afectar el crecimiento y desarrollo de las plantas. Dentro de estos factores se encuentran los abióticos como la sequía o estrés hídrico, llamado también estrés físico. Las especies *P. juliflora* y *C. odoratissima* son representantes del

enclave xerofítico de San Juan de Lagunillas, adaptadas a estos ambientes de escasa precipitación. Los estudios sobre la autoecología de estas especies son realmente escasos y mucho más aquellos referidos al intercambio de gases y relaciones hídricas que afectan los procesos fotosintéticos y productividad.

El déficit hídrico es el mayor factor limitante, además, las altas temperaturas son importantes en zonas áridas y tropicales (Azcón y Talón, 2003).

El propósito de este trabajo fue caracterizar el intercambio de gases y relaciones hídricas en el campo durante dos días de la estación seca, tomando en consideración los posibles efectos de las limitaciones del estrés hídrico impuestas sobre la fotosíntesis y los procesos de asimilación, mediante un enfoque comparativo de dos ambientes contrastantes, de luz y de sombra cerca de la Laguna de Caparú y un poco más alejado de ella e influenciado por el contenido de agua del suelo.

2. Materiales y métodos

2.1 Especies estudiadas

Para realizar este estudio se seleccionaron dos especies pertenecientes al arbustal espinoso en la localidad cercana de la Laguna de Caparú, Lagunillas, estado Mérida, Venezuela. Se estudiaron las especies *P. juliflora* DC y *C. odoratissima* Jacq, las cuales, son tolerantes a la sequía y presentan metabolismo C_3 .

2.2 Sitio de estudio

Se encuentra localizado en el sector llamado Caparú, en el valle medio del río Chama, a 3 Km SE de la población de San Juan de Lagunillas, en el estado Mérida, Venezuela, con una altitud de 820 msnm.

Las condiciones climáticas son marcadamente semiáridas, determinadas por el régimen bimodal de lluvias, con dos picos de máxima pluviosidad de abril-mayo y septiembre-noviembre y dos períodos de sequía, uno muy marcado de diciembre a marzo y otro corto de junio-agosto. La precipitación media anual está entre los 500 y 600 mm. La temperatura media anual oscila alrededor de los 24 °C. Los vientos corren N-S. La humedad relativa presenta un valor alrededor de 70% (Andressen y Ponte, 1973 citados por Zambrano, 2001). La vegetación es de tipo xerófilo, destacándose en la periferia de la Laguna de Caparú, un bosque deciduo seco (arbustal espinoso) bajo y bastante denso con una altura promedio de 12 m.

En cuanto a la vegetación del área, se puede observar que existen otras especies como las cactáceas columnares como *Stenocereus griseus*, *Subpilocereus repandus* y *Pilosereus tillianus*, las cuales pueden alcanzar una altura de 6-8 m. En el estrato intermedio que tiene una altura de 0,5 a 2m, se encuentran los géneros: *Croton*, *Capparis*, *Cnidoloscus*, *Opuntia* y *Jatropha*, entre otras. El estrato inferior está caracte-

rizado por presentar plantas herbáceas de los géneros *Digitaria*, *Evolvulus*, *Sporobulus* y los géneros de cactáceas como *Opuntia*, *Mamillaria* y *Melocactus* (Sarmiento *et al.*, 1971 citado por Zambrano, 2001).

Entre otras especies presentes están la *Acacia mearnsii*, *A. tortuosa*, euforbiáceas, caesalpináceas como *Parkinsonia aculeata* y gramíneas (Rondón, 1992).

De acuerdo con las observaciones de Rondón (1992), en los sitios de mayor humedad se observan individuos arbóreos mejor desarrollados con abundantes epífitas. Destacan el yagrumo (*Cecropia peltata*), guácimo (*Guazuma ulmifolia*), mamón (*Melicocca bijuga*) y otros. Son notorias las epífitas en la laguna como bromeliáceas (*Tillandsia flexuosa* y *T. usneoides*) y orquídeas (*Brassauola nodosa*).

2.3 Mediciones de intercambio de gases de la hoja

Para la obtención de información de campo, se realizaron mediciones de variables microclimáticas y fisiológicas a distintas horas del curso diario. Se utilizó un sistema portátil (ADC LC-4, Hoddesdon, RU) para la determinación de las tasas de intercambio gaseoso (conductancia estomática – g_s , asimilación de CO_2 – A y transpiración – E). Este equipo está conformado por una cámara foliar, una unidad de suministro de aire y un analizador de gases infrarrojo. Se tomaron datos en dos hojas por planta, completamente extendidas de tres individuos diferentes ($n = 3$), para cada una de las especies consideradas, a intervalos de 2 a 3 horas en el transcurso del día, haciendo tres registros por cada hoja, durante dos días del mes de febrero de 2005, perteneciente a la época seca.

2.4 Medición del potencial hídrico de la hoja

La condición hídrica de las especies se evaluó, midiendo la tensión del agua en el xilema (Taiz y Zeiger, 1991), el cual es aproximadamente al potencial hídrico foliar (ψ_p) utilizando la cámara de presión de Schölander (PMS modelo 600, Corwallis, Oregon, USA), en horas de la mañana, al mediodía y en la tarde, seleccionando dos hojas por individuo para una muestra de $n = 3$, por especie estudiada.

2.5 Variables microclimáticas

Durante cada curso diario se midieron: la temperatura del aire y la humedad relativa del aire. Las mediciones se realizaron con termómetros digitales (OMEGA,

mod. HH-23), termopares cobre-constantan (calibre 36) e higrometros digitales (OMEGA mod. RH-200F). La humedad relativa se registró colocando los higrometros a una altura de 1,5 m en cada uno de los puntos de medición, igualmente, se midió la temperatura foliar con termopares de cobre conectados a la hoja por la parte abaxial.

De acuerdo con Pearcy *et al.* (1989), con estas variables se estimó la Diferencia de Presión de Vapor hoja-aire (DPV), la cual es la diferencia entre la presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja (ρ_h) y la presión de vapor ambiental (ρ_a). El cálculo se hace a través de la Humedad Relativa Ambiental y tablas de presión de vapor a saturación: $DPV = \rho_h - (\rho_a \times HR/100)$.

3. Resultados

Se determinó que *Prosopis juliflora* alcanza tasas de radiación fotosintéticamente activas mayores en condiciones de sol que de sombra, teniendo un valor máximo promedio en las horas del mediodía, de $1916 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ y va decreciendo a media tarde. La tendencia en el comportamiento de esta especie, al compararla en condiciones de sombra, es a decrecer en el transcurso del día, presentando a media mañana, el valor alto de $1027 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$. En condiciones de sol, *C. orodatisima* presenta el máximo valor de RFA de $1677 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ durante el mediodía, disminuyendo a mitad de la tarde. Bajo sombra, *C. orodatisima* presenta un valor, a media mañana de $662,47 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ y no se incrementa, de manera significativa, al mediodía y disminuye al final de la tarde con un valor de $94 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$. Sin embargo, comparando *P. juliflora* y *C. orodatisima* en condiciones de sol, *P. juliflora* presentara la mayor Radiación Fotosintética Activa, en horas del mediodía. Se esperaría que la especie *P. juliflora* presentara puntos de compensación más altos que *C. orodatisima*. En contraste con las horas tempranas de la mañana, ambas especies tienen valores bajos en condiciones de sombra (Figura 1).

En general, la temperatura de la hoja para las especies consideradas va aumentando en las horas de la mañana, alcanzando valores más altos al mediodía y decrece en horas de la tarde. *C. orodatisima* es la especie que presenta mayores valores de temperatura foliar. Los valores máximos se presentan tanto en *C. orodatisima* como en *P. juliflora* expuestas al sol alrededor de $32,9^\circ\text{C}$ y *P. juliflora* $32,8^\circ\text{C}$ (Figura 2).

C. orodatisima en condición de sol, presenta los mayores valores de DPV a partir de las 10 am, con valores de 2,1 a 2,8 KPa, mientras que *P. juliflora* presenta la tendencia a disminuir los valores de DPV en el transcurso del día entre 3 y 2,1 KPa. *C. orodatisima* bajo sombra los valores son bajos en la mañana, altos al mediodía y bajos en la tarde. El máximo DPV alcanzó un valor de 2,3 KPa y el menor 0,8 KPa. *P. juliflora* en condición de sombra, alcanzó el mayor valor al mediodía de 2,28 KPa y el más bajo en la mañana, 0,8 KPa. Probablemente, esto sea una respuesta al potencial hídrico. En general, para las dos especies, el DPV presenta valores más bajos en la mañana, aumenta al mediodía y decrece en horas de la tarde (Figura 3).

Las tasas de CO_2 tienden a incrementar a medida que aumenta la Radiación Fotosintéticamente Activa, en ambas especies, sin embargo, *P. juliflora* en la sombra tiene un valor de $16,44 \mu\text{mol}/\text{m}^2.\text{s}$, más alto que *C. orodatisima*. Las tasas de Asimilación máximas (A_{max}) comienzan a disminuir en las horas de la tarde (Figura 4).

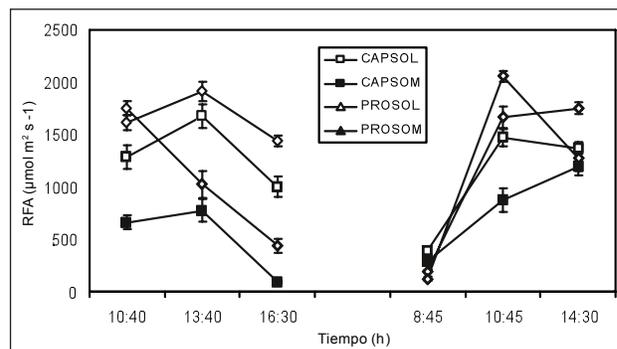


Figura 1. Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA) de *Prosopis juliflora* y *Capparis orodatisima* en el ambiente semiárido a la laguna de Caparú (Capsol: *C. orodatisima* bajo sol; Capsom: *C. orodatisima* bajo sombra; Prosol: *P. juliflora* bajo sol; Prosom: *P. juliflora* bajo sombra).

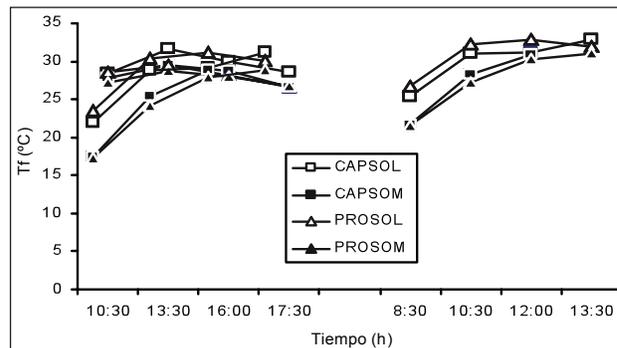


Figura 2. Temperatura foliar de las especies estudiadas bajo ambiente de sol y sombra.

El potencial hídrico de *C. orodatissima* en condiciones de sol, varió de -4,7 a -5,05 MPa, mientras que *P. juliflora* (en sol) tiene valores más positivos que *C. orodatissima* de -3,63 a -3,95. En condiciones de sombra, *C. orodatissima* se comporta con potenciales hídricos alrededor de -3,58 MPa. *P. juliflora* en sombra mostró el valor mayor de -2,66 MPa y se tornó más positivo en las horas de la mañana, alcanzando un valor de -1,75 MPa. La tendencia general en ambas especies es la de mantener sus potenciales relativamente constantes en los cursos, siendo más positivos al inicio de la mañana y final de la tarde, con valores más negativos en las horas del mediodía (Figura 5).

En condiciones de sombra, cuando aumenta la evapotranspiración, *P. juliflora* alcanza los valores más altos de conductancia estomática, lo que se refleja en un incremento de la asimilación, aun cuando los potenciales hídricos se hacen más positivos y el DPV disminuye. Las mayores conductancias de *P. juliflora* se observan alrededor de la media mañana (1,35 mol/m²s) y mediodía, mientras que disminuye en la tarde (Figura 6).

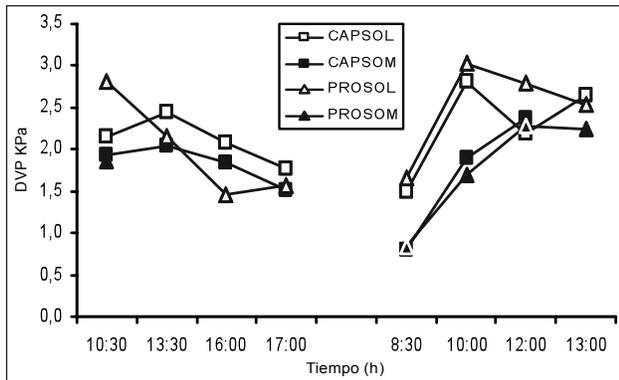


Figura 3. Diferencias de presión de vapor de *Prosopis juliflora* y *Capparis orodatissima* en los ambientes estudiados.

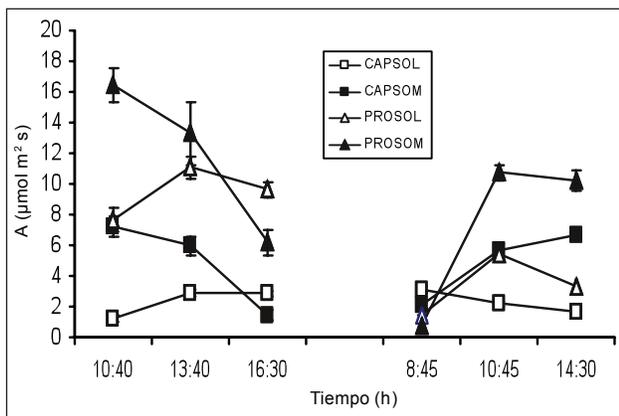


Figura 4. Asimilación (A) en las especies bajo estudio.

La eficiencia en el uso del agua útil (EUA), parámetro de productividad, aumenta en las horas de la mañana, en las dos especies estudiadas, sin embargo, el comportamiento de *P. juliflora* bajo sombra incrementó su EUA durante todo el curso diario. *P. juliflora* en condiciones de sol, muestra la mayor tasa de uso de agua registrándose un valor de 3,32 mmol/mol (Figura 7).

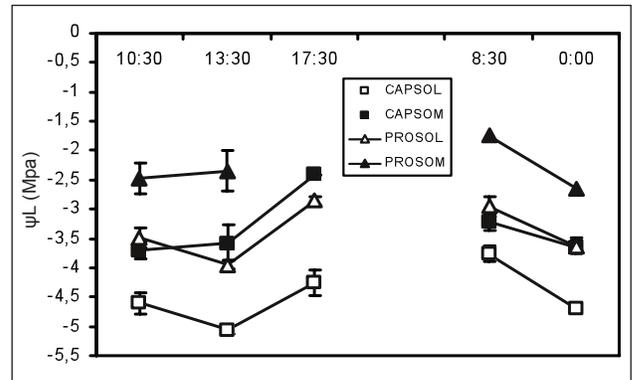


Figura 5. Potencial hídrico de *Prosopis juliflora* y *Capparis orodatissima* bajo ambientes de sol y sombra.

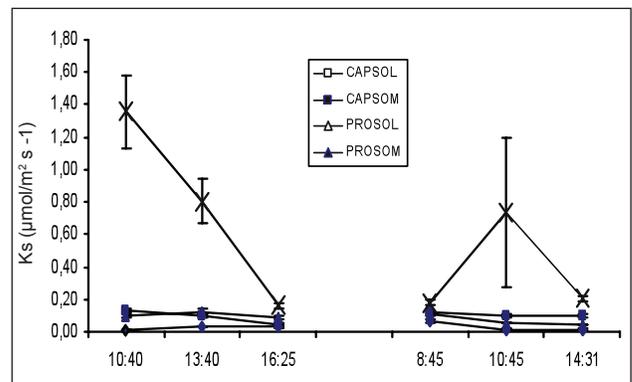


Figura 6. Conductancia real bajo los ambientes de sol y sombra de las especies evaluadas.

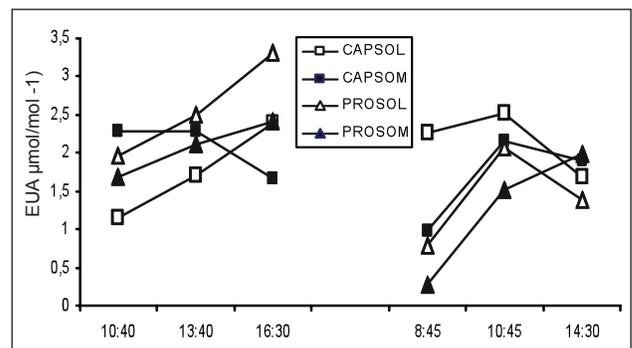


Figura 7. Eficiencia en el uso del agua (EUA) de las especies estudiadas.

4. Discusión y conclusiones

Las plantas que crecen en las regiones semiáridas del mundo necesitan estar adaptadas a un ambiente en el cual la sequía afecta fuertemente el crecimiento vegetal. La disponibilidad de agua es el factor ambiental limitante de la fotosíntesis y del crecimiento en las plantas adaptadas a condiciones áridas. Otra fuente de estrés es la salinidad del suelo en especies no tolerantes (Greenway y Munns, 1980). El déficit hídrico afecta la conductancia estomática (g_s), disminuyendo la tasa fotosintética (A), debido a que decrece la disponibilidad de CO_2 en el mesófilo. Sin embargo, existe una gran evidencia de que la sequía afecta el metabolismo del mesófilo, reduciendo la capacidad fotosintética (Tezara *et al.*, 1999; Lawlor, 2002). De manera similar al déficit hídrico y el estrés a la salinidad puede alterar la fotosíntesis principalmente a través de una reducción de la capacidad del mesófilo para fijar el CO_2 . Los suministros limitantes de agua conducen a la deshidratación de las plantas mostrado por el potencial hídrico y una pérdida de turgor de las hojas, los cuales pueden resultar en el cierre estomático

o incrementar la concentración de solutos y disminuir el potencial osmótico (Lawlor, 1995).

La disminución en A con una declinación del potencial hídrico y la disminución consecuente en g_s puede indicar que los estomas ejercían una gran limitación en A bajo agua y condiciones de estrés salino. Muchos estudios han reportado que los componentes estomáticos y no estomáticos son responsables de una disminución en A (Tezara *et al.*, 1999; Lawlor, 2002).

Considerando las especies estudiadas, se espera que a mayor radiación debe haber mayor asimilación por parte de *P. juliflora* en condiciones de sol; sin embargo, en condiciones de sombra, la asimilación es mayor. Esto se debe, posiblemente, a la influencia de luz lateral, tanto en la mañana como en la tarde, al observarse la gráfica de asimilación y la RFA. Las mayores tasas se obtuvieron en *P. juliflora* bajo condiciones de sombra, al compararlas con las observadas bajo sol. Pudiera pensarse que bajo condiciones de plena exposición solar, *C. orodatisima* presentase una asimilación que no dependiese solamente de la radiación sino de otros factores ambientales (Figura 8).

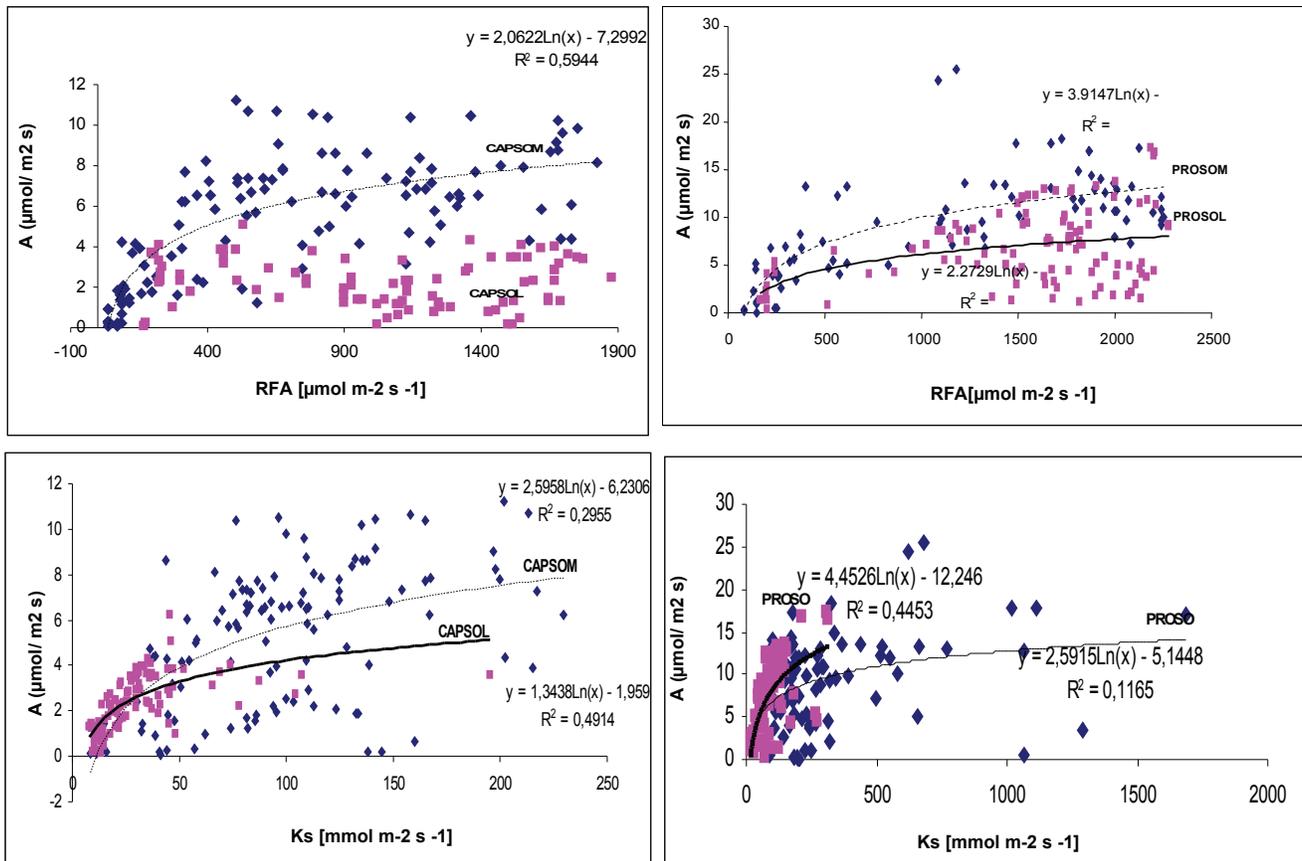


Figura 8. Relación entre la asimilación con la FRA y K_s para las especies evaluadas.

Por otra parte, la asimilación está afectada por la conductancia real, siendo mayor en *P. juliflora*; a una conductancia de aproximadamente $200 \text{ molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ se consigue más rápido el punto de saturación de luz, la tasa de fotosíntesis disminuye y tiende a ser constante, debido probablemente a la presencia de condiciones adversas de sequía y altas temperaturas en el área de estudio, en condiciones de sol y a lo mejor ocurre el cierre de estomas. *C. orodatisima*, presenta un control estomático fuerte, entra en mayor estrés que *P. juliflora* y cierra sus estomas. El comportamiento de *P. juliflora* bajo sombra es mucho mejor que *C. orodatisima*. En sombra, *P. juliflora* mantiene el balance hídrico, manteniendo sus estomas abiertos y transpirando.

A medida que el potencial hídrico se hace más negativo, la conductancia real aumenta más para *C. orodatisima* en condiciones de sol, que para *P. juliflora*; esto quiere decir que está tolerando el estrés hídrico y los estomas permanecen abiertos. Para potenciales aproximadamente de -4 MPa , presenta una conductancia de $120 \text{ molm}^{-2}\text{s}^{-1}$. Bajo sombra, a medida que el potencial hídrico se hace más positivo la conductancia disminuye para *C. orodatisima*, mucho más que para *P. juliflora*. Esto quiere decir que *P. juliflora* no está presentando estrés hídrico.

5. Referencias bibliográficas

- AZCON-BIETO, J. y M. TALON. 2003. *Fundamentos de fisiología vegetal*. McGraw Hill-Interamericana. 522 p.
- GREENWAY, H. and R. MUNNS 1980. Mechanisms of salt tolerance in non-halophytes. *Annual Rev. of Plant Physiology* 22: 131-160.
- LAWLOR, DV. 1995. The effects of water deficit on photosynthesis. In: *Environment and plant metabolism*. Smirnov N. (Ed.) Bios Scientific Publishers, Oxford: 129-161.
- LAWLOR, DV. 2002. Limitation to photosynthesis in water stressed leaves: stomata versus metabolism and the role of ATP. *A. of Botany* 89: 871-885.
- PEARCY, RW, JR. EHLENRINGER, HA, MONEY and PW. RUNDELL 1989. *Plant Physiological Ecology: Field Methods and Instrumentation*. Chapman and Hall, New York. 457 p.
- RONDÓN, A. 1992. Laguna de Caparú: un oasis del Estado Mérida en la zona xerófila. *Recursos* 44: 18-20.
- TAIZ, L. and ZEIGER E. 1991. *Plant Physiology*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., California. 565 p.
- TEZARA, W., VJ. MITCHELL, SD. DRISCOLL and DW. LAWLOR. 1999. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature* 401: 914-917.
- ZAMBRANO, Z. 2001. *Impacto del Marsupial Marmosa robinson sobre las semillas de dos cactáceas en un enclave semiárido interandino venezolano*. Trabajo especial de grado. Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida-Venezuela. 80 p.