

RESISTENCIA ESTOMÁTICA, TRANSPIRACIÓN Y POTENCIAL HÍDRICO EN SÁBILA CON DIFERENTES CONDICIONES AMBIENTALES

Stomatal Resistance, Transpiration and Water Potential in *Aloe vera* M. under Different Environmental Conditions

José Alexander Gil-Marín^{1‡}, Raúl Rodríguez¹, Diana Jasso-Cantú² y Alejandro Zermeño¹

RESUMEN

Durante el año 2003, se estudió la respuesta de la sábila (*Aloe vera* M.), una planta de mecanismo CAM, a acolchado plástico, sombreado parcial y condiciones de suelo desnudo, con y sin estrés hídrico en los tres factores. Se midieron la transpiración, la resistencia estomática, la temperatura de la hoja, la temperatura del aire, la humedad relativa y el potencial hídrico en condiciones de campo. Se utilizaron plantas de tres años de edad con cinco hojas, sembradas a 1.2 m x 0.4 m y regadas con un sistema de riego por goteo. La medición del potencial hídrico de las hojas de sábila se realizó con el microvoltímetro de punto de rocío y el higrómetro/psicómetro de la hoja modificado para realizar las mediciones en sábila. La resistencia estomática y la transpiración se midieron en el haz y envés de la hoja con un porómetro de estado estable. El estrés hídrico, el acolchado plástico y el sombreado parcial no afectaron la resistencia estomática, ni la transpiración de la hoja. La resistencia estomática se incrementó de forma exponencial con el aumento de la temperatura del aire y del déficit de presión de vapor, y disminuyó con mayor humedad relativa del aire. La apertura estomática aumentó con la disminución de la temperatura nocturna.

Palabras clave: *Aloe vera* M., CAM, porómetro, déficit de presión de vapor, riego.

SUMMARY

During 2003 the response of *Aloe vera* M., a plant that exhibits CAM, to plastic cover, partial shade, and

¹ Departamento de Riego y Drenaje, ² Departamento de Fitomejoramiento, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, 25315 Buenavista, Saltillo, México.

[‡] Autor responsable (jalalexgil@cantv.net)

Recibido: noviembre de 2004. Aceptado: febrero de 2006.

Publicado como nota de investigación en

Terra Latinoamericana 24: 355-365.

bare soil conditions, with and without water deficit, was studied. Air and leaf temperature, relative humidity, vapor pressure deficit, stomatal resistance, transpiration, and leaf water potentials were measured under field conditions. Three-year-old plants with five leaves were planted with a separation of 0.4 m between plants and 1.2 m between furrows, with a trickle irrigation system. Leaf water potential was measured with a modified Dew Point Microvoltmeter and a hygrometer. A steady state porometer was used to measure stomatal resistance. Stomatal resistance and transpiration were measured on the abaxial (lower) side and then on the adaxial side of each leaf. Water stress, plastic mulch and partial shade did not affect stomatal resistance or leaf transpiration. Stomatal resistance increases exponentially with increments in air temperature and vapor pressure deficit and decreases with increments in relative humidity. Stomatal opening increases with decreases in night temperatures.

Index words: CAM, porometer, vapor pressure deficit, irrigation.

INTRODUCCIÓN

La sábila (*Aloe vera* M.) es una planta semitropical, perenne y suculenta, perteneciente a la familia de las Liliáceas. La adaptación más importante de esta planta suculenta a la sequía se basa en el metabolismo CAM (metabolismo ácido de las crasuláceas), caracterizado por el ritmo estomatal invertido, la asimilación nocturna de CO₂, su fijación en ácido málico y la descarbolización de este ácido en el día para liberar el CO₂ requerido en el proceso de fotosíntesis; estos procesos generan fuertes fluctuaciones en la acidez de los tejidos entre el día y la noche (Nobel, 1991). En la actualidad, el CAM ocurre en 16 000 especies de plantas vasculares, en particular en especies de zonas áridas y semiáridas (Pimenta-Barríos, 2003).

La oscilación diaria en la concentración de malato puede tener un efecto marcado sobre la presión osmótica

e hidrostática de los tejidos, e influir en las relaciones hídricas de las plantas, como se comprobó en *Cereus validus* y *Agave deserti* (Luttge y Nobel, 1984).

Por lo general, las plantas CAM almacenan grandes cantidades de agua en el mesófilo, cuando existe agua disponible en el suelo, y minimizan la pérdida al abrir los estomas en la noche (Pimienta-Barrios, 2003). La apertura nocturna de los estomas favorece el ahorro de agua, debido a que los gradientes de presión de vapor entre la hoja y el aire son menores que en el día; normalmente, este tipo de plantas se encuentra en regiones desérticas, donde las temperaturas frescas en la noche favorecen la apertura estomatal (Szarek y Ting, 1975). En *Agave deserti*, Nobel (1976) encontró que, cuando la temperatura de la hoja en la noche se incrementaba de 5 °C a 20 °C, la resistencia de los estomas aumentaba cinco veces. Las temperaturas nocturnas tienen una influencia importante en la asimilación neta de CO₂ (Nobel, 1988), altas tasas de asimilación se encuentran en *Opuntia ficus-indica* (Nobel y Hartsock, 1984) y *Agave tequilana* (Pimienta-Barrios *et al.*, 2001), cuando las temperaturas fueron frescas a moderadas. Otro mecanismo para evitar la pérdida de agua en las plantas CAM lo descubrieron Nobel y Cui (1992); cuando están bajo fuerte sequía en el suelo, las raíces de las plantas de *Opuntia-ficus-indica* se encogen y provocan cámaras de aire entre la raíz y el suelo que evitan la pérdida de agua desde la planta al suelo.

Díaz (2001) indicó que se ha demostrado experimentalmente que la protección parcial de los árboles favorece la productividad de algunas suculentas, como *Aloe vera* y *Agave cocui*, debido a que la sombra parcial favorece el balance hídrico y permite una mayor fijación de carbono y una reducción del gasto energético por transpiración y respiración.

La relación entre variables fisiológicas como resistencia estomática, transpiración, potencial hídrico y temperatura de la hoja se ha investigado poco en *Aloe vera*, así mismo, la relación de estas variables fisiológicas con variables climáticas, como la temperatura del aire, el déficit de presión de vapor y la humedad relativa. Por lo anterior, se implementaron diferentes condiciones de manejo de la sábila que pueden provocar una amplia gama de condiciones climáticas y de respuestas de las variables fisiológicas, con el objetivo general de estudiar estas relaciones entre sí, considerando que la información generada será de utilidad para comprender

el funcionamiento de la planta y así mejorar las condiciones de manejo agrícola del *Aloe vera*.

Los objetivos específicos de este trabajo fueron: analizar el efecto del estrés hídrico en el suelo, acolchado plástico y sombreado parcial sobre la apertura estomática; determinar la relación de la resistencia estomática con la humedad relativa, la temperatura del aire y el déficit de presión de vapor; y estudiar la relación del potencial hídrico de la hoja y la resistencia estomática.

MATERIALES Y MÉTODOS

La investigación se realizó en el mes de marzo y en el periodo de agosto a noviembre de 2003, en un campo experimental, ubicado en Buenavista, Saltillo, Coahuila, México, a una altitud de 1743 m, a 25° 23' N y 100° 0' O, cuyo clima es semiseco templado, con lluvias escasas todo el año. La precipitación media anual es de 461 mm y los meses más lluviosos son julio, agosto, septiembre y octubre (García, 1981).

Con la finalidad de evaluar el comportamiento fisiológico de *Aloe vera* en diferentes condiciones ambientales, se establecieron los tratamientos: T1, acolchado plástico con menor déficit hídrico; T2, acolchado plástico con mayor déficit hídrico; T3, sombra con menor déficit hídrico; T4, sombra con mayor déficit hídrico; T5, sin cobertura plástica con menor déficit hídrico; y T6, sin cobertura plástica con mayor déficit hídrico.

El acolchado plástico tuvo la finalidad de incrementar la temperatura del medio ambiente cercano a las plantas de sábila, en comparación con los tratamientos sin acolchado o bajo sombreado; se asume que las plantas en esta última condición tendrán las menores temperaturas debido a que recibirán menor radiación durante el día. Asimismo, se evaluó el efecto del déficit de humedad en el suelo sobre las variables fisiológicas.

Los tratamientos con acolchado plástico consistieron en camas de 1.2 m de ancho por 6 m de largo y 1.8 m de espaciado, de centro a centro. La cama se cubrió con polietileno negro de 20 µm de espesor (PN de 20 µm). Dos cintas de riego por goteo se instalaron bajo el acolchado. Las plantas de *Aloe vera* se sembraron en hileras dobles con una densidad de 25 000 plantas ha⁻¹. Entre los tratamientos se dejó una cama de bordura que sirvió para evitar el flujo de agua de los tratamientos húmedos a los secos.

Los tratamientos con sombra consistieron en malla plástica de color negro de la utilizada en los viveros. Estas se instalaron sobre una infraestructura tubular para sostener las mallas de sombreo a una altura de 1.90 m. La transmisividad de las mallas fue de 70%. La sombra abarcaba surcos de 6 m de largo y cubrían a cuatro hileras de plantas.

Los tratamientos sin acolchado se conformaron de cuatro surcos de 6 m de largo cada uno, con una separación de 1 m. Una cinta de riego por goteo se instaló en cada surco.

El suelo es arcilloso-arenoso, con una profundidad de 40 a 60 cm y una humedad disponible de 1.4 mm cm⁻¹. Se instalaron tensiómetros en el centro de los surcos entre dos plantas y la tensión de humedad del suelo se midió a 30 cm de profundidad. Para los tratamientos sin estrés hídrico, el riego se aplicó cuando el tensiómetro mostró una lectura de 50 kPa. El tratamiento con mayor déficit hídrico consistió en regar dos semanas después de regar los tratamientos con menor déficit hídrico.

La resistencia estomática (RE) se midió con un porómetro de estado estable (marca Licor, modelo LI-1600); estas mediciones se realizaron durante la noche (del oscurecer al amanecer) y, en algunas ocasiones, durante 24 h en intervalos de 1 h. Las mediciones se efectuaron en dos plantas por tratamiento y en dos hojas por planta, en el haz y envés, tomando en cuenta que la hoja estuviera sana. La resistencia estomática de la hoja se calculó de acuerdo con la expresión de Sivakumar y Shaw (1978):

$$\frac{1}{RE} = \frac{1}{R_{haz}} + \frac{1}{R_{envés}}$$

La transpiración de la hoja se obtuvo con el promedio de las lecturas del haz y envés en $\mu\text{g H}_2\text{O cm}^{-2} \text{s}^{-1}$. Otras variables medidas con el porómetro fueron: temperatura de la hoja (Th), en °C; humedad relativa (Hr) de la interfase hoja-ambiente, en porcentaje; y la radiación fotosintética activa (PAR), en $\mu\text{mol cm}^{-2} \text{s}^{-1}$. En gabinete, se calculó el déficit de presión de vapor del aire (DPV), en kPa.

La medición del potencial hídrico de las hojas de sábila (Ψ_p) se realizó con el microvoltímetro de punto de rocío (modelo HR-337, marca Wescor) y el higrómetro/psicómetro de la hoja (modelo L-51, marca Wescor), modificado para realizar las lecturas de sábila. La toma

de datos se efectuó sólo en una planta por tratamiento, en dos tratamientos a la vez (uno con estrés hídrico y otro sin estrés hídrico). Estas mediciones se realizaron en los mismos intervalos que las mediciones porométricas.

El análisis estadístico se hizo mediante un diseño completamente al azar, con ocho repeticiones por tratamiento. Para la comparación de medias se usó la prueba de Duncan, con 0.05 de probabilidad de error.

Para conocer la relación que existió entre la resistencia estomática y la transpiración, con algunos factores climáticos, se utilizó la técnica multivariada de análisis de factores (Manly, 1986), la cual es similar al análisis por componentes principales.

El modelo del análisis de factores se expresa de la siguiente forma (Manly, 1986):

$$X_i = a_{i1}f_1 + a_{i2}f_2 + \dots + a_{im}f_m + e_i$$

donde: X_i es el resultado de la i -ésima prueba o variable; f_s son los factores comunes básicos, no observables, que representan un vector de observaciones; a_{ij} indica la importancia de f_j en la variable X_i ; e_i es el factor específico para interpretar la parte de la variable que es única para ésta.

El análisis multivariado de factores, según Rencher (1995), tiene como objetivo representar las variables X_1, X_2, \dots, X_p como combinaciones lineales de un pequeño número de variables aleatorias f_1, f_2, \dots, f_m llamadas factores o índices. Al igual que las variables originales, los factores varían de individuo a individuo pero, a diferencia de las variables, los factores no pueden medirse u observarse. Si las variables están moderadamente correlacionadas, la dimensión básica del sistema es menor que el número de variables.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Efectos de los Tratamientos sobre la Resistencia Estomática (RE) y Transpiración (Tr)

De acuerdo con los análisis de varianza, no hubo diferencias entre los tratamientos aplicados (Cuadro 1) para las variables resistencia estomática y transpiración en el día y la noche.

Durante el periodo que comprendió la investigación, a los tratamientos de menor déficit hídrico en el suelo se les aplicaron seis riegos y al tratamiento de mayor déficit

Cuadro 1. Prueba de medias para tratamientos en las variables resistencia estomática (RE) y transpiración de *Aloe vera*.

Trata- miento [†]	RE (noche)	RE (día)	Agua transpirada	
			noche	día
	----- s cm ⁻¹ -----	-----	----- μg cm ⁻² s ⁻¹ -----	-----
T ₁	3.553 a [‡]	7.779 a	1.475 a	1.250 a
T ₂	6.143 a	9.803 a	1.339 a	0.871 a
T ₃	4.079 a	8.315 a	1.474 a	0.816 a
T ₄	3.595 a	7.461 a	1.526 a	1.033 a
T ₅	3.744 a	7.056 a	1.508 a	1.213 a
T ₆	4.172 a	9.223 a	1.581 a	0.986 a
Pro- medio	4.214	8.273	1.484	1.028

[‡] Letras iguales significan promedios estadísticamente iguales. Duncan, 5%; [†] T1, acolchado plástico sin déficit hídrico; T2, acolchado plástico con déficit hídrico; T3, sombra sin déficit hídrico; T4, sombra con déficit hídrico; T5, sin cobertura plástica ni déficit hídrico; y T6, sin cobertura plástica con déficit hídrico.

tres riegos; durante este periodo, la precipitación fue de 572 mm, esta cantidad de lluvia evitó que los tratamientos de mayor déficit hídrico se diferenciaron. Asimismo, los tratamientos con y sin acolchado y sombreado no generaron, entre ellos, condiciones ambientales diferentes que manifestaran su influencia sobre estas dos variables fisiológicas

Es importante señalar que, en el presente trabajo, se detectó que los estomas en sábila no estuvieron cerrados durante el día. Jones (1992) citó que ciertas especies CAM son facultativas para operar como plantas C₃, cuando el abastecimiento de agua es adecuado; los resultados de esta investigación indican que la sábila tuvo este comportamiento.

En general, los valores de RE observados durante el día duplican a los observados durante la noche.

De acuerdo con Szarek *et al.* (1973) y Jones (1992), los valores de resistencia estomática de las plantas CAM están en un intervalo de 2 a 10 s cm⁻¹, por lo que los valores observados en este trabajo fueron consistentes con estos intervalos. Sin embargo, los valores observados en la sábila durante el día son inferiores a 10 s cm⁻¹.

Mussett y Díaz (2001) reportaron valores mínimos de resistencia estomática de 2.30 s cm⁻¹, en *Agave cocui*, y Herppich (1997) de 0.033 s cm⁻¹ en *Plectranthus marruboides*. En cambio, Nobel (1976), en *Agave deserti*, reportó resistencia máxima de 900 s cm⁻¹ y Ting *et al.* (1972) reportaron, para *Opuntia Basilares* y *Opuntia Acanthocarpa*, valores máximos de 620 y 1020 s cm⁻¹, respectivamente.

Dinámica de la Resistencia Estomática y Transpiración

En los tratamientos, las plantas de sábila presentaron un comportamiento similar en el ritmo nocturno de la resistencia estomática (Figura 1), que se caracterizó por valores bajos de resistencia estomática; los valores menores se registraron alrededor de la 1:00 h. En el ritmo diurno, a partir de las 7:30 h, en todos los tratamientos se incrementó la resistencia estomática y alcanzó los mayores valores al mediodía; el sombreado influyó para que la RE fuera menor en las plantas que están en esta condición.

Los estomas responden a concentraciones intercelulares de CO₂, pero no a la concentración de CO₂ en la superficie de la hoja y en el poro estomático. Las plantas suculentas, como la sábila, fijan el CO₂ en ácidos orgánicos durante la noche, reduciendo

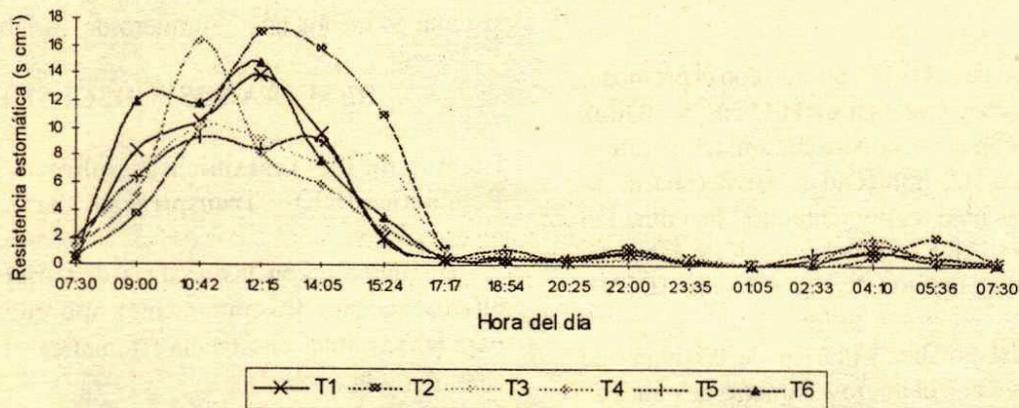


Figura 1. Evolución de la resistencia estomática en *Aloe vera* durante un periodo de 24 h (7-11-2003). T1, acolchado plástico sin déficit hídrico; T2, acolchado plástico con déficit hídrico; T3, sombra sin déficit hídrico; T4, sombra con déficit hídrico; T5, sin cobertura plástica ni déficit hídrico; y T6, sin cobertura plástica con déficit hídrico.

la concentración interna de CO_2 , lo que hace que los estomas se abran (Salisbury y Ross, 1993).

En general, las plantas CAM bien regadas absorben CO_2 en la mañana y al final de la tarde, mientras que las plantas C_3 y C_4 no absorben CO_2 durante la noche (Nobel, 1999).

El ritmo diario de la transpiración fue similar en todos los tratamientos. Se observó que durante el día la tasa transpiratoria disminuye por un aumento de la resistencia estomática y que los mayores valores de transpiración se presentaron al inicio de la noche y alrededor de la medianoche; disminuyeron otra vez a partir de las 7:30 a. m. (Figura 2), lo cual indica un aumento de RE. Sheteawi *et al.* (2001), al trabajar con *Aloe vera* y *Aloe eru*, indicaron que la máxima tasa de transpiración se alcanzó a media noche y las tasas mínimas se mantuvieron durante la mayor parte del día, con el resultado de que la cantidad de agua pérdida para las dos especies fue baja.

Las variaciones de transpiración que se observan en la noche (Figura 2), y no así en la resistencia (Figura 1), se deben a los cambios en las condiciones climáticas que influyen en la transpiración y no en la resistencia estomática.

El intervalo de tasas transpirativas promedio diario durante el proceso de observación fue de 0.816 a 1.581 $\mu\text{g H}_2\text{O cm}^{-2} \text{s}^{-1}$. De acuerdo con los resultados, puede indicarse que el índice de transpiración de las plantas de *Aloe* fue notablemente bajo. La mayor transpiración

ocurrió en la noche, cuando los estomas estuvieron abiertos, y durante el día la transpiración fue insignificante o ausente, debido a que los estomas estuvieron parcialmente cerrados cuando la temperatura del aire alcanzó su máximo nivel.

Estos valores son cercanos a los observados en otras plantas CAM. Por ejemplo, Joshi *et al.* (1965) y Neales *et al.* (1968), quienes trabajaron con *Ananas comosus*, obtuvieron un intervalo de 1.88 a 2.94 $\mu\text{g H}_2\text{O cm}^{-2} \text{s}^{-1}$; Ehrlér (1969), en *Agave Americana*, reportó valores de 2.61 a 2.67 $\mu\text{g H}_2\text{O cm}^{-2} \text{s}^{-1}$; Szarek y Ting (1975), en *Opuntia basilaris*, obtuvieron valores de 2.78 $\mu\text{g H}_2\text{O cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ y Mussett y Díaz (2001), en *Agave cocui*, observaron valores de 1 a 3 $\mu\text{g H}_2\text{O cm}^{-2} \text{s}^{-1}$. Estos valores son pequeños cuando se comparan con los valores obtenidos en las plantas C_3 y C_4 ; por ejemplo, Larqué-Saavedra *et al.* (1982) reportaron intervalos de 1.70 a 12.84 $\mu\text{g H}_2\text{O cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ en frijol; Parra *et al.* (1999), en zarzamora, obtuvo valores promedio de 7 $\mu\text{g H}_2\text{O cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ y Parra *et al.* (2002) obtuvieron, en manzano, valores entre 5 y 20 $\mu\text{g H}_2\text{O cm}^{-2} \text{s}^{-1}$. De acuerdo con Szarek *et al.* (1973), el intervalo de tasas de transpiración para las plantas C_3 y C_4 está entre 11 y 39 $\mu\text{g H}_2\text{O cm}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Relación entre Variables

Las variables analizadas fueron: resistencia estomática (RE), transpiración (Tr), temperatura de la hoja (Th), temperatura del aire (Ta), humedad relativa (HR) y déficit de presión de vapor (DPV).

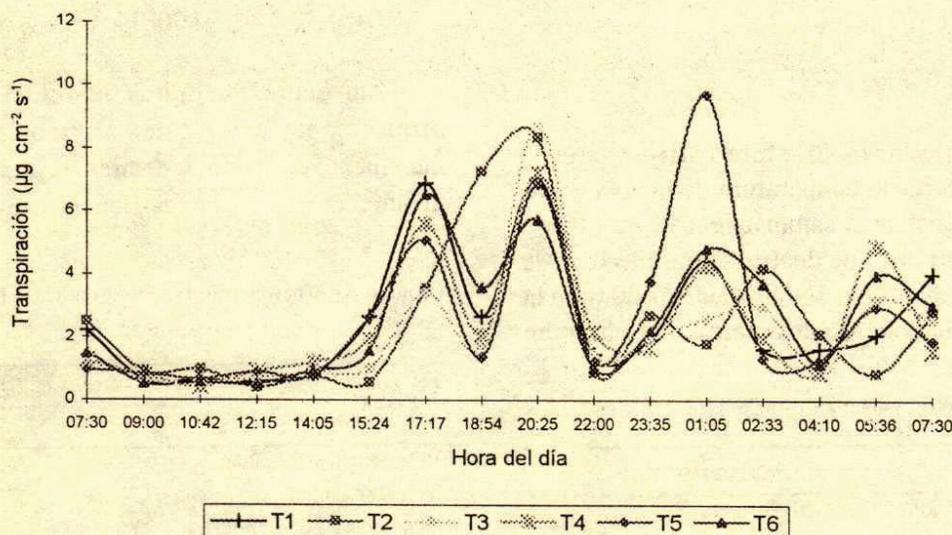


Figura 2. Dinámica de la transpiración de *Aloe vera* en el campo durante 24 h (7-11-2003). T1, acolchado plástico sin déficit hídrico; T2, acolchado plástico con déficit hídrico; T3, sombra sin déficit hídrico; T4, sombra con déficit hídrico; T5, sin cobertura plástica ni déficit hídrico; y T6, sin cobertura plástica con déficit hídrico.

El modelo indica que los tres primeros factores representan 92.31% de la varianza total. El primer, segundo y tercer factor representan 59.65, 21.81 y 10.85% de la varianza total (Cuadro 2).

Los resultados del Cuadro 3 muestran que las variables resistencia estomática (RE), temperatura de la hoja (T_h), temperatura del aire (T_a) y déficit de presión de vapor (DPV) están relacionadas positivamente entre sí y, en forma negativa, con el Factor 1. Las variables transpiración y humedad relativa se relacionan positivamente entre ellas y, en forma negativa, con la RE, la T_h , la T_a y el DPV. Sin embargo, el DPV, la temperatura de la hoja y la temperatura del aire son los que presentan los valores más significativos.

Esto indica que la RE es afectada positivamente por la T_h , la T_a y el DPV; es decir, a mayor T_h , T_a y DPV mayores serán los valores de RE.

El segundo factor muestra que las variables transpiración, temperatura de la hoja, temperatura del aire y humedad relativa tienen relación positiva entre sí y con este factor, aunque la relación de la transpiración es mayor que la de las otras variables.

El tercer factor explica la transpiración (T_r) como la única variable que presenta valor significativo.

Resistencia Estomática y Temperatura de la Hoja

Los cambios de RE, en función de la temperatura de la hoja, se representan por medio de un modelo polinomial de segundo orden (Figura 3):

$$RE = 14.775 - 2.2335 T_h + 0.1017 T_h^2$$

($R^2 = 0.68$ y $\alpha < 0.0001$)

Esta relación señala el efecto directamente proporcional que ejerce la temperatura de la hoja sobre los valores de la resistencia estomática.

La Figura 3 muestra que dentro de un intervalo de temperatura de la hoja de 5 a 20 °C, medidos durante la noche, se favorece la apertura estomática y se observan

Cuadro 2. Porcentaje de varianza total por factor.

Factor	Varianza total
	%
1	59.65
2	21.81
3	10.85
Total (%)	92.31

los menores valores de resistencia. Cuando la temperatura de la hoja es mayor de 20 °C, la resistencia estomática aumenta considerablemente.

Las plantas CAM abren sus estomas a bajas temperaturas, cuando el gradiente de concentración de vapor entre la hoja y el aire es pequeño, minimizan la pérdida de agua; al incrementarse la temperatura de la hoja, a partir de un valor crítico, la resistencia estomática presenta un aumento exponencial para evitar la pérdida de agua.

Las observaciones obtenidas en el presente trabajo concuerdan con lo señalado por Nobel (1976), en el sentido de que las bajas temperaturas nocturnas favorecen la apertura estomática en las plantas CAM.

En plantas CAM, las temperaturas cálidas reducen la actividad fotosintética e incrementan la respiración (Pimienta-Barrios *et al.*, 2000). Las bajas temperaturas de la noche favorecen la actividad de la enzima fosfoenol piruvato carboxilasa (PEP Casa) y la asimilación nocturna en condiciones controladas (Israel y Nobel, 1995; Nobel *et al.*, 1998) y en campo (Pimienta-Barrios *et al.*, 2000).

Resistencia Estomática y Déficit de Presión de Vapor

En la relación resistencia estomática y déficit de presión de vapor (DPV) se destaca una relación polinómica de segundo orden (Figura 4):

$$RE = 1.2506 + 0.05 DPV + 2.66002 DPV^2$$

($R^2 = 0.78$ y $\alpha < 0.0001$)

Esta ecuación indica la relación directamente proporcional entre estas variables, en la cual un incremento en el déficit de presión de vapor trae consigo un incremento en la resistencia estomática. También

Cuadro 3. Coeficiente de correlación de las variables con los factores.

Variable	Factores		
	1	2	3
Resistencia estomática	-0.7899	-0.2230	-0.0354
Transpiración	0.3369	0.7520	-0.5880
Temperatura de la hoja	-0.8385	0.5006	-0.1973
Temperatura del aire	-0.8315	0.5034	0.1989
Humedad relativa	0.7194	0.4712	0.4320
DPV†	-0.9641	-0.0818	0.1972

† DPV = déficit de presión de vapor.

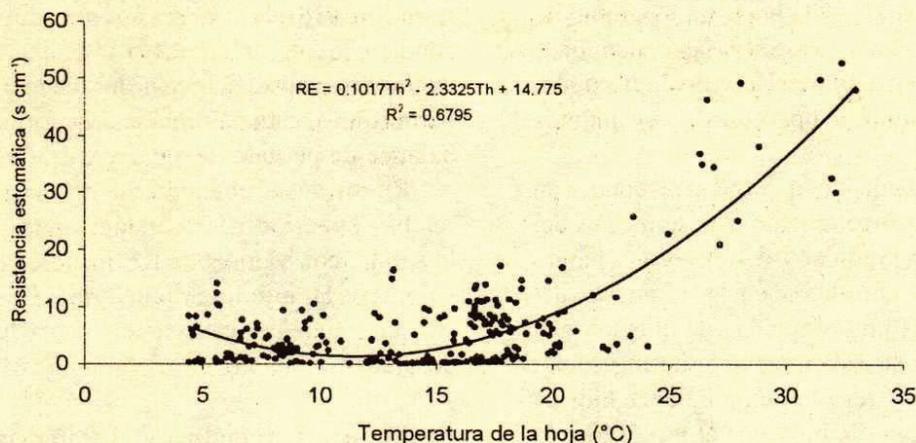


Figura 3. Relación de la resistencia estomática y la temperatura de la hoja de *Aloe vera* con datos de todos los tratamientos.

muestra que cuando el DPV tiende a cero, la resistencia estomática mínima es 1.25 s cm^{-1} .

La Figura 4 muestra que dentro de un intervalo de 0.2 a 2 kPa de DPV, los valores de resistencia estomática son bajos, con un pequeño incremento en la resistencia cuando el DPV tiende a aumentar de 0 a 2 kPa. Superior a este último valor, el estoma es altamente sensible al DPV y la resistencia se incrementa exponencialmente con el DPV.

La apertura de estomas a menor déficit de presión de vapor es un mecanismo que la planta utiliza para evitar la pérdida de agua debido a un menor gradiente de presión de vapor entre el estoma y el aire; asimismo, al estar los estomas abiertos, éstos permiten la entrada de CO_2 . Este mecanismo mejora la eficiencia en el uso del agua, debido a que la planta pierde poca agua sin afectar la entrada de CO_2 .

Herppich (1997), quien trabajó con *Plectranthus marrubioides*, otra planta CAM, reportó que el valor medio nocturno de la conductancia estomática de la hoja disminuyó curvilíneamente con el incremento del DPV, independientemente de la temperatura prevaleciente.

De acuerdo con Salisbury y Ross (1993), los estomas de la mayoría de las especies son sensibles a la humedad atmosférica. Se cierran cuando la diferencia entre el contenido de vapor de agua y los espacios intercelulares supera un valor crítico. En el caso de *Aloe vera*, puede decirse que el valor crítico fue de 2.0 kPa, ya que superior a éste, la resistencia estomática fue altamente sensible a DPV, mientras que los cambios fueron marginales cuando el DPV fue inferior al límite antes señalado.

Jones (1992) señaló que los estomas de muchas especies se cierran en respuesta a la diferencia de

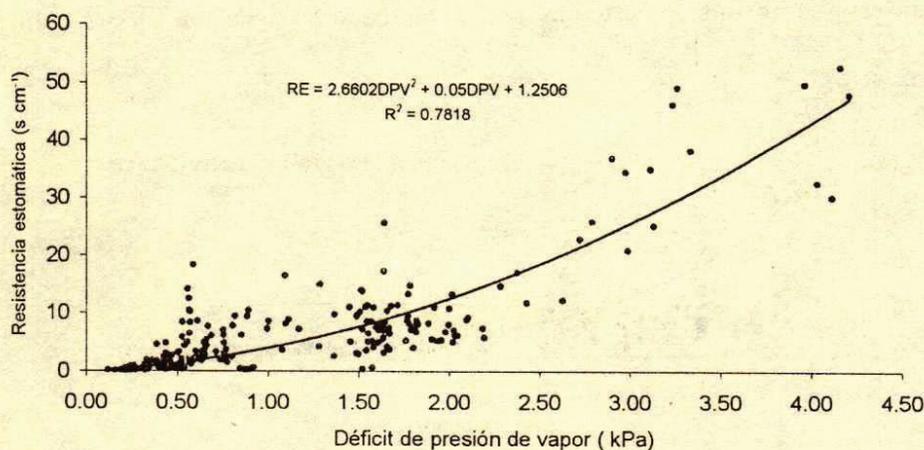


Figura 4. Relación entre la resistencia estomática y el déficit de presión de vapor de *Aloe vera* con datos de todos los tratamientos.

presión de vapor entre el aire y la hoja. La magnitud de esta respuesta depende de las especies, las condiciones de crecimiento y, en particular, el estado hídrico. La respuesta es menor a altas temperaturas o en plantas estresadas.

Schulze (1986) indicó que el estoma responde, en condiciones de sequía, directamente a la humedad del aire y al funcionamiento radical y del mesófilo, debido a condiciones internas. Explicó que la respuesta del estoma a la humedad es una propiedad de la epidermis y está relacionada con su estado estable de turgencia; turgencia epidérmica que resulta de un balance hídrico entre la cantidad de agua recibida por el mesófilo y la cantidad de agua perdida por la epidermis.

Resistencia Estomática y Humedad Relativa del Aire

Los cambios en la RE, en relación con la humedad relativa del aire (Hr), se presentan en la Figura 5. Los datos se ajustaron bien a un modelo polinomial de segundo orden, con la ecuación:

$$RE = 22.537 - 0.623 Hr + 0.044Hr^2$$

$$(R^2 = 0.47 \text{ y } \alpha < 0.0001)$$

Esta relación señala el efecto inversamente proporcional que ejerce la humedad relativa sobre los valores de resistencia estomática.

La humedad relativa es otro de los principales factores del ambiente que influye sobre los estomas, para que éstos lleven a cabo su objetivo principal, el de regular el intercambio de vapor de agua y CO_2 a través de las hojas de las plantas.

El estoma es muy sensible a la humedad relativa del aire, si se incrementa ésta se abrirán los estomas y

la magnitud de su respuesta dependerá de las condiciones de crecimiento y de factores fisiológicos internos (potencial hídrico de los tejidos) que, en conjunto, permitirán al estoma funcionar de forma que optimice el balance de pérdida de agua y entrada de CO_2 .

En los datos obtenidos se observa que la humedad relativa superior a 50% induce apertura estomática en la sábila, con valores de RE menores de 4 s cm^{-1} . Para valores de Hr inferiores a 30%, la RE se vuelve sensible, ya que pequeñas variaciones en la humedad relativa ocasionarán una gran variación en la RE.

Resistencia Estomática y el Potencial Hídrico de la Hoja

La Figura 6 muestra la relación entre la RE y el Ψ_h durante 24 h, y se observa que la RE aumenta y disminuye en forma potencial con los incrementos y disminuciones del Ψ_h . Igual comportamiento se observó en los otros días. Los valores más altos de RE, entre 14.769 y 3.471 s cm^{-1} , ocurrieron entre las 9:00 y 14:00 h, cuando Ψ_h disminuyó de -6 a -10 MPa, posteriormente ocurrieron pocos cambios de RE cuando el Ψ_h disminuyó de -2 a -6 MPa.

Los potenciales hídricos medidos durante el día fueron mayores (más negativos) que los medidos durante la noche.

El potencial hídrico de la hoja es el factor fisiológico interno más importante que está involucrado con el control de la apertura estomática, éste induce respuestas hidropasivas e hidroactivas que actúan en forma directa sobre las células guardianes de los estomas. La respuesta hidropasiva estará controlada por la diferencia en potencial hídrico que pueda existir entre las células guardianes y las células acompañantes;

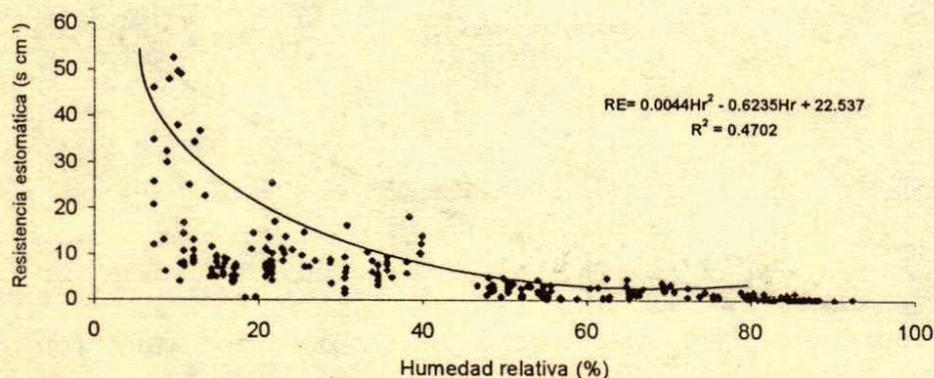


Figura 5. Relación entre la resistencia estomática de *Aloe vera* y la humedad relativa del aire con datos de todos los tratamientos.

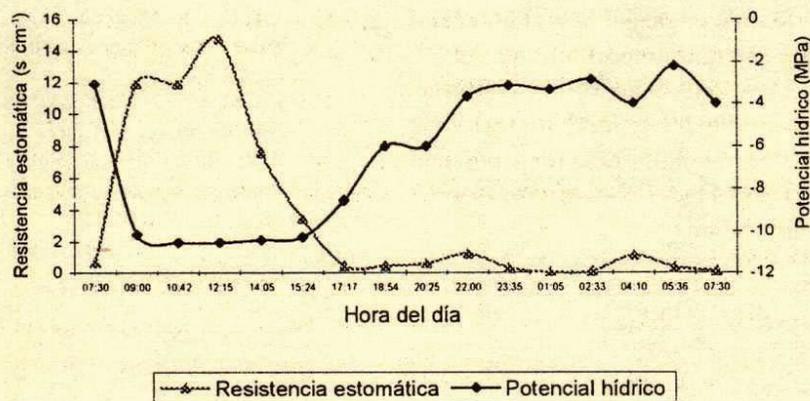


Figura 6. Dinámica de la resistencia estomática y el potencial hídrico de la hoja de *Aloe vera* en el campo, durante un periodo de 24 h (7-11-2003).

esta diferencia de potenciales ocasionará un flujo pasivo del agua de la zona de mayor potencial hacia la zona de menor potencial (valor más negativo). Por otro lado, la respuesta hidroactiva estará relacionada con el movimiento de iones de una célula a otra, lo cual, a su vez, ocasionará incrementos en el potencial osmótico de las células a la cual va dirigido el flujo de iones (Jones, 1992).

Los datos se ajustaron bien a un modelo lineal. En la Figura 7, se observa que los valores de RE aumentaron en relación directa con el Ψ_h ; se encontró una relación del tipo lineal:

$$RE = 1.0095 - 1.1302 \Psi_h$$

($R^2 = 0.87$ y $\alpha < 0.0001$)

Según la anterior ecuación, ocurriría una máxima apertura estomática total ($Re = 0$) alrededor de -0.893 MPa.

De Gouveia y Marín (2001) también reportaron una relación lineal entre la RE y el Ψ_h en los cultivos de soya

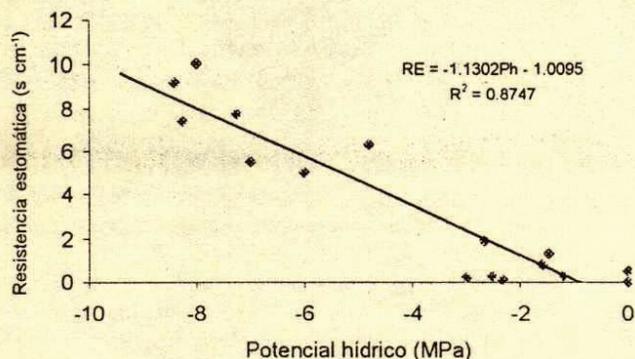


Figura 7. Relación de la resistencia estomática y el potencial hídrico de la hoja de *Aloe vera*.

[*Glycine max.* (L.) Merr.] y canavalia (*Canavalia ensiformis*).

Castle y Fereres (1982) indicaron que en las relaciones de RE vs Ψ_h es típica la presencia de amplias dispersiones en las curvas de campo. Parte de esa dispersión se atribuye a la respuesta estomática y a otros factores ambientales, como temperatura y déficit de presión de vapor.

Hsiao y Bradford (1983) señalaron que para las hojas maduras de muchos cultivos herbáceos que crecen bajo alta radiación en el campo, el umbral de Ψ_h para cierre estomático se encuentra entre -1.2 y -1.6 MPa, si el cultivo ha tenido poco o ningún estrés hídrico. Por otra parte, Hsiao y Acevedo (1974) indicaron que existen plantas que pueden funcionar a bajos valores de potencial hídrico en las hojas, afectando ligeramente la asimilación de CO_2 y la transpiración, como es el caso de árboles del género *Acacia*, que a valores de potencial hídrico de -3 MPa pueden mantener sus estomas abiertos.

En la sábila se observa que el umbral de Ψ_h para cierre estomático se encuentra superior a -6 MPa, ya que la planta tiene habilidad de mantener sus estomas abiertos a valores bajos de potencial hídrico.

Este comportamiento de la sábila puede atribuirse a una alta concentración de solutos en las células y a que la remoción de una pequeña cantidad de agua de estas células ocasiona una disminución bastante significativa del potencial osmótico.

Los resultados obtenidos en esta investigación indican que las relaciones entre Ψ_h y RE varían de acuerdo con el grado de estrés al cual esté sujeta la planta.

Jones (1992) reportó que, en ocasiones, el potencial hídrico del suelo puede ser más importante que el Ψ_h para el control de la RE y que cuando una planta se riega después de un periodo de sequía, los estomas requieren de varios días para recuperarse (dependiendo de la severidad y duración del estrés); en cambio, el Ψ_h puede recuperarse rápidamente.

CONCLUSIONES

En las condiciones del estudio, los tratamientos de déficit hídricos bajos no se diferenciaron, debido a la presencia de lluvia y esto no permitió que la resistencia estomática ni la transpiración de *Aloe vera* manifestaran diferencias significativas entre tratamientos. La sombra y el acolchado plástico tampoco afectaron significativamente a la resistencia estomática. La sábila mantiene sus estomas abiertos durante el día, cuando la disponibilidad de agua en el suelo es adecuada. La apertura estomática o menor resistencia estomática en plantas de sábila se favorece en condiciones de temperatura de la hoja baja, déficit de presión de vapor pequeño y humedad relativa alta. La relación entre la RE y el Ψ_h fue lineal y significativa. El valor umbral de Ψ_h para cierre estomático se encuentra por encima de -6 MPa.

LITERATURA CITADA

- Castle, J. R. y E. Fereres. 1982. Responses of young almond trees to two drought periods in the field. *J. Hort. Sci.* 57: 175-187.
- De Gouveia, M. y D. Ch. Marín. 2001. Una comparación agroecológica de canavalia [*Canavalia ensiformis* (L.) D.C.] y soya [*Glycine max* (L.) Merr.]. II. Potencial hídrico, conductividad estomática y distribución de las raíces. *Rev. Fac. Agron. (LUZ)* 18: 187-200.
- Díaz, M. 2001. Ecología Experimental y Ecofisiología: bases para el uso sostenible de los recursos naturales de las zonas áridas neo-tropicales. *Interciencia* 26: 472-478.
- Ehrlér, W. L. 1969. Daytime stomatal closure in *Agave Americana* as related to enhanced water-use efficiency. pp. 239-247. In: C. C. Hoff y M. L. Riedesel (eds.). *Physiological systems in semiarid environments*. University of New Mexico Press. Albuquerque, NM, USA.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Herppich, W. 1997. Stomatal responses to changes in air humidity are not necessarily linked to nocturnal CO₂ uptake in the CAM plant *Plectranthus marrubioides* Bent. (Lamiaceae). *Plant Cell Environ.* 20: 393-399.
- Hsiao, T. C. y E. Acevedo. 1974. Plant responses to water deficits, water - use efficiency, and drought resistance. *Agric. Meteorol.* 14: 59-84.
- Hsiao, T. C. y K. J. Bradford. 1983. Physiological consequences of cellular water deficits. pp. 227-265. In: H. M. Taylor, W. R. Jordan y T. R. Sinclair (eds.). *Limitation to efficient water use in crop production*. American Society of Agronomy. Madison, WI, USA.
- Israel, A. A. y P. S. Nobel. 1995. Growth temperature versus CO₂ uptake, Rubisco and PEPCase activities, and enzyme high temperature sensitivities for a CAM plant. *Plant Physiol. Biochem.* 33: 345-351.
- Jones, H. 1992. *Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology*. Second edition. Cambridge University Press. New York, NY, USA.
- Joshi, M. C., J. S. Boyer y P. S. Kramer. 1965. Growth, carbon dioxide exchange, transpiration, and transpiration ratio of pineapple. *Bot. Gazette* 126: 174-179.
- Larqué-Saavedra, A., L. C. Trejo y D. F. Gutiérrez. 1982. Perfil de respuestas estomatales de frijol en invernadero y cámara de crecimiento. *Agrociencia* 50: 7-15.
- Lüttge, U. y P. S. Nobel. 1984. Day-night variations in malate concentration, osmotic pressure and hydrostatic pressure in *Cereus validus*. *Plant Physiol.* 75: 804-807.
- Manly, B. E. J. 1986. *Multivariate statistical methods*. Chapman and Hall. London, UK.
- Mussett, S. y M. Díaz. 2001. Establecimiento de *Agave cocui* *trelease* en zonas semiáridas de Falcón. Efecto de la densidad de siembra y asociación con *Erythrina wild*. Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda. Centro de Investigaciones en Ecología y Zonas Áridas (CIEZA). Falcon, Coro, Venezuela.
- Neales, T. F., A. A. Patterson y V. J. Hartney. 1968. Physiological adaptation to drought in the carbon assimilation and water loss of xerophytes. *Nature* 219: 469-472.
- Nobel, P. 1976. Water relations and photosynthesis of a Desert CAM plant, *Agave deserti*. *Plant Physiol.* 58: 576-582.
- Nobel, P. 1999. *Agroecología, cultivos y usos del nopal*. FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y Alimentación). Roma, Italia.
- Nobel, P. S. 1988. *Environmental biology of agave and cacti*. Cambridge University Press. New York, NY, USA.
- Nobel, P. S. 1991. *Physicochemical and environmental plant physiology*. Academic Press. San Diego, CA, USA.
- Nobel, P. S. y M. Cui. 1992. Hydraulic conductances of the soil, the root-soil air gap, and the root: changes for desert succulents in drying soil. *J. Exp. Bot.* 43: 317-326.
- Nobel, P. S. y T. L. Hartsock. 1984. Physiological responses of *Opuntia ficus-indica* to growth temperature. *Physiol. Plant* 60: 98-105.
- Nobel, P. S., M. Castañeda, G. North, E. Pimienta-Barrios y J. A. Ruiz-Corral. 1998. Temperature influences on leaf CO₂ exchange, cell viability and cultivation range for *Agave tequilana*. *J. Arid Environ.* 39: 1-9.
- Parra-Quezada, R. A., J. L. Rodríguez-Ontiveros y V. A. González-Hernández. 1999. Transpiración, potencial hídrico y proлина en zarzamora bajo déficit hídrico. *Terra* 17: 125-130.
- Parra-Quezada, R. A., A. E. Becerril-Román y C. López-Castañeda. 2002. Transpiración, resistencia estomática y potenciales

- hídrico en manzano "Golden delicious" injertado sobre portainjertos clonales. *Terra* 20: 113-121.
- Pimienta-Barrios, E. 2003. Ecofisiología de la fotosíntesis. Temas selectos en Ecología y Fisiología Vegetal. Academia de Ecofisiología Vegetal. Universidad de Guadalajara. Centro Universitario de Ciencias Biológicas. Guadalajara, Jalisco, México.
- Pimienta-Barrios, E., J. Zañudo, E. Yopez y P. S. Nobel. 2000. Seasonal variation of net CO₂ uptake for cactus pear (*Opuntia ficus-indica*) and pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) in a semiarid environment. *J. Arid Environ.* 44: 73-83.
- Pimienta-Barrios, E., C. M. Robles y P. Nobel. 2001. Net CO₂ uptake for *Agave tequilana* in a warm and temperature environment. *Biotropica* 33: 312-318.
- Rencher, A. C. 1995. *Methods of multivariate analysis*. John Wiley. Hoboken, NJ, USA.
- Salisbury, F. B. y C. W. Ross. 1993. *Fisiología vegetal*. Trad. al español por V. González-Velásquez. Grupo Editorial Iberoamericana. Mexico, D.F.
- Schulze, E. D. 1986. Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 37: 247-274.
- Sheteawi, Soad A., Kawther M., Tawfik y Zcinab Abd El-Gawad. 2001. Water relation, transpiration rate, stomatal behavior and leaf sap pH of *Aloe vera* and *Aloe eru*. *Egyptian J. Biol.* 3: 140-148.
- Sivakumar, M.V.K. y R. H. Shaw. 1978. Relative evaluation of water stress indicator for soybeans. *Agron. J.* 70: 619-622.
- Szarek, S. R. y I. P. Ting. 1975. Photosynthetic efficiency of CAM plants in relation to C₃ y C₄ plants. pp. 289-297. *In: R. Marcelle (ed.)*. Environmental and biological control of photosynthesis. W. Junk. The Hague, The Netherlands.
- Szarek, S. R., H. B. Johnson y I. P. Ting. 1973. Drought adaptation in *Opuntia basilaris*. Significance of recycling carbon through crassulaceam and metabolism. *Plant Physiol.* 52: 539-541.
- Ting, I. P., H. B. Johnson y S. R. Szarek. 1972. Net CO₂ fixation in crassulacean acid metabolism plants. pp. 26-53. *In: C. C. Black (ed.)*. Net carbon dioxide assimilation in higher plants. Cotton Inc. Raleigh, NC, USA.