

ISBN: 970-27-0770-6

EFFECTO DE LA PRESENCIA DE CLADODIOS HIJOS EN EL INTERCAMBIO DE CO₂ EN CLADODIOS MADRE DE *Opuntia ficus-indica*

Julia Zañudo-Hernandez y Eulogio Pimienta-Barrios

Departamento de Ecología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, 45110, Zapopan, Jalisco, México.

Introducción

Las zonas semiáridas de la parte noroeste de México regularmente experimentan periodos de sequía prolongados, lo cual no sólo causa daños en las especies cultivadas C₃ y C₄, sino que también a algunas especies CAM.

Parte del gran daño causado por la sequía en especies cultivadas de *Opuntia* en cladodios madre es debido al desarrollo de cladodios jóvenes (hijos) durante la primavera.

En contraste a las especies cultivadas de *Opuntia*, las especies silvestres generalmente no desarrollan cladodios jóvenes cuando las condiciones extremas de sequía prevalecen, esto ha sido considerado una estrategia para evitar o prevenir la pérdida de agua, ya que durante los estadios de desarrollo, los cladodios hijos presentan metabolismo fotosintético C₃, por lo cual abren sus estomas durante el día y requieren importar grandes cantidades de agua del cladodio madre. Clásicamente las plantas CAM toman el CO₂ por la noche lo cual permite mantener a los hijos, a través de un tejido suculento y presentando modificaciones anatómicas como son cutícula gruesa y baja frecuencia estomática. La plasticidad fotosintética en respuesta a la sequía ha sido poco estudiada. El principal objetivo de este estudio fue evaluar los efectos de los cladodios hijos en la fisiología de los cladodios madre de *Opuntia ficus-indica* dentro en condiciones de humedad como de sequía. La hipótesis fue que un incremento en la fuerza de la demanda (aumento en el número de cladodios hijos en los cladodios madre) reduce la capacidad fotosintética de los cladodios madre, especialmente durante la sequía, porque los cladodios hijos importan agua y materia orgánica de los cladodios madre.

Materiales y métodos

Descripción del Sitio de Estudio, Material Vegetal y Diseño Experimental.

El estudio fue instalado en la primavera del 2003, en un campo experimental del Departamento de Ecología de la Universidad de Guadalajara.

Se colectaron cladodios maduros de un año de edad de una plantación cultivada, estos fueron transplantados el 13 de marzo de 2003 en recipientes de plástico (19L) y fueron rellenados con una mezcla de vermiculita/arena (1:1, v:v) y fueron regadas semanalmente con 3L de agua por recipiente para estimular el desarrollo de cladodios hijos, 32 días después de plantadas (15 de abril de 2003) los cladodios hijos fueron podados

selectivamente para establecer un diseño de cero, uno, Dos, cuatro y ocho cladodios hijos por cladodio madre, en estos cinco tratamientos se dejaron 16 repeticiones en un diseño completamente al azar. El riego fue suspendido para generar una sequía de suelo durante la primavera. La longitud de los cladodios hijos fue registrada semanalmente empleando una regla desde la base del cladodio hasta el ápice.

Mediciones de intercambio de gases.

La asimilación neta de CO₂ la conductancia estomática y la concentración del CO₂ intercelular fueron medidas en todos los cladodios madre cada dos horas por un periodo de 24h el 9-10 de mayo, 30-31 de mayo, y 20-21 de junio de 2003 con una medidor portátil de fotosíntesis LI-COR LI-6200, para estas mediciones, la cámara foliar de medición de 0.25L fue modificada (Pimienta-Barrios, *et al.*, 2002).

En las fechas de medición de intercambio de gases también fue registrado cada hora, el flujo fotosintético de fotones (FFF) en un plano horizontal, desde la salida del sol hasta la puesta de este con un sensor cuántico LI-250 y posteriormente fue integrado como FFF diario. La temperatura del aire y la humedad relativa fue registrada cada hora empleando un termómetro de mercurio y sensor de humedad digital.

Contenido de clorofila

Para determinar el contenido de clorofila se colectaron muestras de tejido del centro de los cladodios madre en cada tratamiento, en las mismas fechas de medición de intercambio de gases. La clorofila se extrajo por un homogenizado del material en acetona fría al 80%. Los homogenizados se centrifugaron por 10 min. a 12 000g a -4°C, el contenido de clorofila (mg cm⁻²) fue calculada espectrofotométricamente a 645 y 663 nm.

Potencial Hídrico del Suelo, Contenido de Agua en el Suelo y Contenido de Relativo de Agua

El potencial hídrico del suelo fue determinado con un potenciómetro de rocío WP4, empleando muestras que se tomaron del centro de la zona radical (a una profundidad de 10-15 cm). Para el contenido de agua en el suelo se tomaron muestras de la zona radical, los datos son expresados como porcentaje de contenido de agua en el suelo: [(masa fresca-masa seca)/masa seca] X100. El contenido relativo de agua (RWC) en los cladodios madre fueron determinados en cinco segmentos (Koide *et al.*, 2000).

Análisis estadístico

Los datos fueron analizados empleando una ANOVA jerárquica (Zar, 1999); y los promedios fueron separados por una prueba de diferencia mínima significativa (DMS).

Resultados y discusión

La ganancia total de carbono en los cladodios madre de *Opuntia ficus-indica* con cladodios hijos fue significativamente reducida durante la sequía (tabla 1). El RWC de los cladodios madre disminuye paralelamente a la disminución de la asimilación CO₂, sugiriendo el movimiento de agua a los cladodios hijos (Nobel *et al.*, 1994; Herrera *et al.*, 2000). Esta observación está soportada por el hecho de que los cladodios madre con cuatro y ocho cladodios mostraron un gran amarillamiento y síntomas de deshidratación y un RWC de cerca del 60% en el 30-31 de mayo contra 80% en sus cladodios hijos (tabla 2).

Aparentemente los cladodios hijos también importan grandes volúmenes de agua de los cladodios madre, causando una condición de sequía fisiológica en los cladodios madre acelerada por la disminución en la disponibilidad de agua en el suelo. Estas observaciones sugieren que un factor ontogénico (cladodios hijos) actúa en un sinergismo con la sequía abiótica causando un estrés de sequía en los cladodios madre.

El contenido de clorofila en los cladodios madre disminuyó progresivamente de cero a dos cladodios, pero se redujo más con cuatro y ocho cladodios en las fechas del 9-10 y 30-31 de mayo (tabla 2); por lo tanto los cladodios madre mostraron amarillamiento y síntomas de deshidratación. En el 20-21 de junio el contenido de la clorofila fue más bajo que en mayo y no hubo diferencias estadísticas entre los tratamientos (tabla 2). Tal vez, esta reducción en la asimilación neta de CO₂ en los cladodios madre, es un efecto para agravar la presencia de los cladodios hijos. Aparentemente la relativa poca cantidad del contenido de clorofila en los cladodios madre después del periodo de lluvia en junio fue ligeramente suficiente para soportar la fijación de CO₂ y la ganancia de carbono en *O. ficus-indica*.

Tabla 1. Asimilación neta de CO₂ durante las fases CAM, máxima tasa de asimilación de CO₂, asimilación neta diaria de CO₂ y promedio de la fracción molar intercelular de CO₂ en cladodios madre en respuesta a los cladodios hijos en diferentes fechas. Los datos son promedio ($n = 16$ plantas).

Fecha	Número de cladodios hijos	Asimilación neta total de CO ₂ en las fases CAM (mmol m ⁻²)				Máxima tasa de asimilación de CO ₂ (mol m ⁻² s ⁻¹)	Asimilación neta diaria de CO ₂ (mmol m ⁻² d ⁻¹)	Promedio de la fracción molar intercelular de CO ₂ (mol mol ⁻¹)
		I	II	III	IV			
9-10 mayo 2003	0	430b	143a	-36a	28a	15a	565a	222 a
	1	439b	139a	-31a	35a	14a	582a	233 a
	2	472a	104a	-23a	34a	16a	589a	223 a
	4	447ab	126a	-29a	36a	14a	580a	224 a
	8	383b	117a	-25a	20a	13a	495b	245 a
30-31 mayo 2003	0	559a	132a	-25a	50a	23a	716a	184 b
	1	364b	100a	-27a	0b	17ab	437b	237 ab
	2	289bc	124a	-59a	0b	14b	354bc	313 ab
	4	208c	117a	-51a	0b	12b	274bc	328 ab
	8	86d	78b	-30a	0b	7c	134c	430 a
20-21 junio 2003	0	432a	29a	-29a	122a	18a	554a	308 a
	1	426a	3b	-26a	130a	17a	533a	305 a
	2	414a	27a	-26a	155a	17a	570a	298 a
	4	394a	25a	-32a	148a	16a	535a	315 a
	8	291b	4b	-26a	152a	13b	421a	333 a

Valores de la columna en particular seguidos por diferente letra son significativamente diferentes a $P < 0.05$.

Tabla 2. Relación entre el número de cladodios hijos y el contenido relativo de agua y el contenido de clorofila en *Opuntia ficus-indica* en las fechas de medición de intercambio de gases.

Fecha	Número de cladodios hijos	Contenido relativo de agua en cladodios madre (%)	Contenido relativo de agua en cladodios hijo (%)	Contenido de clorofila en cladodios madre (g cm ⁻²)
9-10 mayo 2003	0	97a		79a
	1	90b		69b
	2	84c		55c
	4	69d		52c
	8	59e		53c
30-31 mayo 2003	0	84a		69a
	1	73b	93a	46b
	2	67c	88b	39c
	4	61d	81c	42c
	8	58d	80c	42c
20-21 junio 2003	0	90a		32a
	1	85b	89b	34a
	2	83b	91a	25a
	4	93a	88b	29a
	8	91a	88b	32a

Valores de la columna en particular seguidos por diferente letra son significativamente diferentes a $P < 0.05$.

Después del comienzo del periodo de lluvia (medición en el 20-21 de junio; Fig. 1), el RWC de los cladodios hijos aumentó, pero esta fue acentuada en los cladodios madre. Los cladodios de hijos de *O. ficus-indica* jalan una gran demanda de agua de los cladodios madre ya que muestran mecanismo fotosintético C₃. Tal redistribución de agua es considerada como una respuesta adaptativa al estrés de sequía. La presencia de cladodios hijos aceleró los efectos de la sequía, aun en temperaturas moderadas durante las fechas de medición. Realmente, algunas variedades cultivadas de *O. ficus-indica* sufren excesivamente deshidratación y amarillamiento –y en algunos casos muerte– si los cladodios hijos se desarrollan en durante sequía extrema (Pimienta-Barrios, 1990; Pimienta-Barrios *et al.*, 2002).

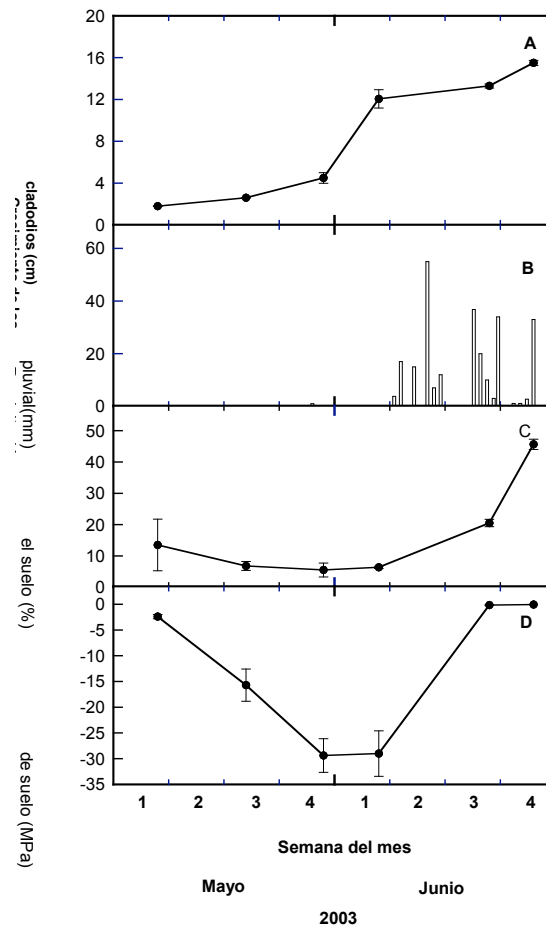


Fig. 1 Crecimiento de los cladodios hijos *Opuntia ficus-indica* (A), precipitación pluvial (barras) (B), contenido de agua en el suelo (C), y potencial hídrico en suelo (D). Las flechas indican las fechas de medición. Datos promedio \pm SE.

Debido a que la disponibilidad de agua, influye en la flexibilidad de las fases CAM es comúnmente relacionada a los cambios de condición de humedad a sequía y viceversa, tanto en condiciones artificiales y condiciones naturales. Sin embargo, en este trabajo se encontró que la flexibilidad de la expresión de las fases CAM de los cladodios madre de *O. ficus-indica* también depende de la presencia de los cladodios hijos (tabla 1), lo cual es un ejemplo de la plasticidad fotosintética a un factor ontogénico. La plasticidad fotosintética a través de la regulación de las fases CAM en *O. ficus-indica* incrementa la asimilación de CO_2 dentro de condiciones favorables, y mantener la ganancia de carbono en los cladodios madre cuando estos están estresados por el efecto combinado de la sequía y los cladodios hijos (tabla 1), ya que las especies cultivadas de opuntias no suspenden el desarrollo de cladodios hijos como las especies silvestres lo hacen (Pimienta-Barrios *et al.*, 2002).

La asimilación neta de CO_2 se redujo porque los cladodios hijos y la sequía disminuyeron los periodos positivos y las tasas máximas instantáneas de asimilación de CO_2 , las cuales fueron más pronunciadas conforme el número de cladodios aumentó a

ocho, causando un desplazamiento de las tasas más altas de asimilación al final de la noche (Fig. 2), cuando las temperaturas fueron más bajas y la humedad relativa alta. Este patrón refleja una estrategia de evitación para mantener la ganancia de carbono con una reducción en la pérdida de agua mostrando una plasticidad fisiológica.

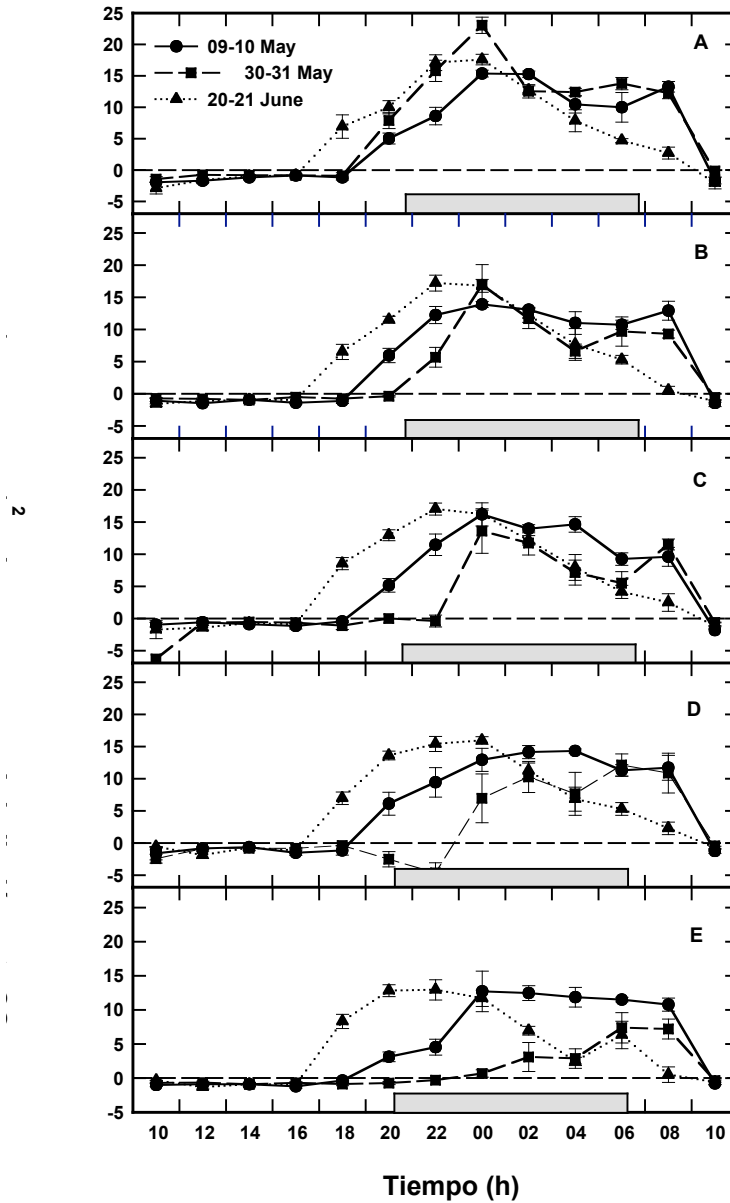


Fig. 2. Asimilación neta diaria instantánea de CO_2 ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) durante 24h en *Opuntia ficus-indica* con 0 brotes (A), con 1 brotes (B), con 2 brotes (C), con 4 brotes (D), con 8 brotes (E).

Conclusiones

Consistiendo con la hipótesis, el aumento en el número de cladodios hijos disminuye la actividad fotosintética de los cladodios madre. Verdaderamente, la disminución sustancial en el RWC de los cladodios madre, y el mantenimiento del alto RWC en los cladodios hijos sugiere un movimiento de agua en *O. ficus-indica* (Wang *et al.*, 1997, 1998). Después de que el estrés de sequía fue calmado por la lluvia, los cladodios madre iniciaron la rehidratación y el incremento en la asimilación neta de CO₂ así como de la conductancia estomática acontecida en la fase IV.

Literatura citada

- Herrera A, Fernández MD, Taisma MA. 2000. Effects of drought on CAM and water relations in plants of *Peperomia carnevalii*. *Annals of Botany* 86: 511-517.
- Koide RT, Robichaux RH, Morse SR, Smith CM. 2000. Plant water status, hydraulic resistance and capacitance. En: Pearcy RW, Ehleringer J, Mooney HA, Rundel PW, eds. *Plant physiological Ecology, Field Methods and Instrumentation*. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 161-178.
- Nobel PS, Andrade JL, Wang N, North GB. 1994. Water potentials for developing cladodes and fruits of a succulent plant including xylem-versus-phloem implications for water movement. *Journal of Experimental Botany* 45: 1801-1807.
- Pimienta-Barrios E. 1990. *El nopal tunero*. Serie Libros Tiempos de Ciencia. Guadalajara: Universidad de Guadalajara.
- Pimienta-Barrios E, González del Castillo-Aranda ME, Nobel PS. 2002. Ecophysiology of a wild platyopuntia exposed to prolonged drought. *Environmental and Experimental Botany* 47: 77-86.
- Wang N, Zhang H, Nobel PS. 1997. Phloem-xylem water flow in developing cladodes of *Opuntia ficus-indica* during sink-to-source transition. *Journal of Experimental Botany* 48: 675-682.
- Wang N, Zhang H, Nobel PS. 1998. Carbon flow and carbohydrate metabolism during sink-to-source transition for developing cladodes of *Opuntia ficus-indica*. *Journal of Experimental Botany* 49: 1835-1843.
- Zar JH. 1999. *Biostatistical analysis, 4th edn*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall.