



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.
Posgrado en Ciencias Biológicas

RESPUESTAS FISIOLÓGICAS, ANATÓMICAS Y DE
CRECIMIENTO DE *Beaucarnea pliabilis* (Baker) J.N.
Rose A ATMOSFERAS ENRIQUECIDAS CON
BIÓXIDO DE CARBONO

Tesis que presenta

KARLA ESTHER ALMANZA RODRÍGUEZ

En opción al título de

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
Opción Recursos Naturales

Mérida, Yucatán (Enero, 2012)





RECONOCIMIENTO



Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis titulado RESPUESTAS FISIOLÓGICAS, ANATÓMICAS Y DE CRECIMIENTO DE *Beaucarnea pliabilis* (Baker) J.N. Rose A ATMOSFERAS ENRIQUECIDAS DE CO₂, realizado en los laboratorios de la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección de los Drs. Roger Orellana Lanza y Alfonso Larqué Saavedra, dentro de la Maestría en Ciencias Biológicas, Opción Recursos Naturales, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente,

Dr. Oscar A. Moreno Valenzuela
Director Académico
Centro de Investigación Científica de Yucatán, AC.

Mérida, Yucatán, México; a 10 de enero de 2012.

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos Experimentales, los Resultados y Discusión de este documento proviene de las actividades de experimentación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que a razón de lo anterior y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica, A.C., y en el mismo tenor, reconozco que si derivaren de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se registrarán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.

Firma: Karla Almanza.

Nombre: Karla Esther Almanza Rodríguez.

AGRADECIMIENTOS

A la unidad de Recursos Naturales del Centro Científico de Yucatán, A.C (CICY), por las facilidades brindadas para hacer uso de material, equipo e instalaciones para la creación de esta tesis.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada.

Al Dr. Roger Orellana Lanza por el apoyo brindado para la realización de esta tesis, por su enseñanza, amistad y comprensión.

Al Dr. Alfonso Larqué Saavedra por compartirme sus conocimientos. Por su infinita paciencia y amistad.

Al Dr. Luis Hernández Sandoval por aceptar estar en mi comité tutorial, por colaborar en la realización y revisión de esta tesis y por la disponibilidad que siempre mostró.

A la Dra. Casandra Reyes por la amable atención que me proporcionó, por el interés que mostró sobre este trabajo de investigación y por la colaboración en la revisión de esta tesis.

A la Dra. Guadalupe Malda Barrera, por aceptar formar parte de mis revisores y sínodo de tesis.

DEDICATORIAS

A **Dios** por permitirme concluir esta etapa de mi vida.

A mis **padres y hermano** por su apoyo incondicional, su amor, su cariño y comprensión.

A mi esposo **Omar** por ser parte de mi vida, por su paciencia, comprensión, amor y confianza.

A mi hija **Ilaila Elisa**, por ser la felicidad más grande de mi vida, por ser mi motivación.

Gracias por estar siempre conmigo.

LISTA DE ABREVIATURAS	iii
ÍNDICE DE FIGURAS	v
ÍNDICE DE CUADROS	vii
RESUMEN	1
ABSTRACT	3
CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN	5
ANTECEDENTES GENERALES	7
Especie de estudio	7
Clasificación	8
Efectos del cambio climático sobre los ecosistemas	9
El CO ₂ en las plantas	11
JUSTIFICACIÓN	14
PREGUNTAS E HIPÓTESIS	14
PREGUNTAS	14
HIPÓTESIS	15
OBJETIVOS Y ESTRATEGIA EXPERIMENTAL	15
Objetivo general	15
Objetivos específicos	16
Estrategia experimental	16
Análisis estadístico	19
REFERENCIAS	20
Capítulo II. PRECISIÓN DE LA RUTA METABÓLICA FOTOSINTÉTICA DE	23
<i>Beaucarnea pliabilis</i> (Baker) Rose	
INTRODUCCIÓN	23
Plasticidad	24
MATERIALES Y MÉTODOS	25
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	26
REFERENCIAS	30
CAPÍTULO III. RESPUESTAS DE ALGUNAS VARIABLES FISIOLÓGICAS DE	33
<i>Beaucarnea pliabilis</i> DESARROLLADAS EN TRES CONCENTRACIONES DE	
CO₂	
INTRODUCCIÓN	33

MATERIALES Y MÉTODOS	34
Variables fisiológicas evaluadas	34
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	34
REFERENCIAS	38
CAPÍTULO IV. RESPUESTAS ANATÓMICAS FOLIARES DE <i>Beaucarnea pliabilis</i> DESARROLLADAS EN TRES CONCENTRACIONES DE CO₂	41
INTRODUCCIÓN	41
MATERIALES Y MÉTODOS	42
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	42
REFERENCIAS	47
CAPÍTULO V. RESPUESTAS DE ALGUNAS VARIABLES DE CRECIMIENTO DE <i>Beaucarnea pliabilis</i> DESARROLLADAS EN TRES CONCENTRACIONES DE CO₂	49
INTRODUCCIÓN	49
MATERIALES Y MÉTODOS	50
Cálculo de producción foliar	50
Peso seco	50
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	51
Acumulación biomasa (peso seco)	52
REFERENCIAS	55
CAPÍTULO VI. DISCUSIÓN GENERAL	57
CONCLUSIONES GENERALES	59
PERSPECTIVAS	60
REFERENCIAS	60

LISTA DE ABREVIATURAS

- B.** *Beaucarnea*
- CO₂** Dióxido de carbono o bióxido de carbono
- CAM** Metabolismo ácido de las crasuláceas
- CICY** Centro de Investigación Científica de Yucatán
- C₃** Ruta fotosintética en donde el primer compuesto que se fija durante el proceso de la fotosíntesis, es un compuesto de tres carbonos, el ácido 3-fosfoglicérico (PGA)
- C₄** Ruta fotosintética en donde el primer compuesto que se fija durante el proceso de la fotosíntesis, es un compuesto de cuatro carbonos, el ácido oxalacetato
- IRGA** Infrared Gas Analyzer
- Var.** Variedad

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1	<i>Beaucarnea pliabilis</i> en la selva baja de Yucatán.	5
Figura 1.2	Cambios en la concentración de bióxido de carbono a través de los años, registrados en la estación de análisis instalada en el volcán Mauna Loa en Hawaii.	6
Figura 1.3	Ciclo del carbono de una planta con metabolismo C_3 .	9
Figura 1.4	Ciclo del carbono en plantas C_4 , y ciclo del carbono en las plantas con Metabolismo Ácido de las Crasuláceas (CAM).	10
Figura 1.5	Diseño experimental de la precisión de la ruta metabólica fotosintética de plantas de <i>Beaucarnea pliabilis</i> .	15
Figura 1.6	Diseño experimental de diferentes variables fisiológicas, anatómicas y de crecimiento de <i>Beaucarnea pliabilis</i> , bajo diferentes concentraciones de CO_2 (380, 760 y 1,140 ppm).	16
Figura 2.1	Tasa fotosintética (A), conductancia estomática (g_s) y transpiración (E) de <i>Beaucarnea pliabilis</i> en dos condiciones hídricas (sin aplicación de riego durante 5 meses y con aplicación de riego cada 15 días en respuesta a diferentes intensidades de luz.	26
Figura 2.2	Acidez titulable en hojas de <i>Beaucarnea pliabilis</i> en dos condiciones hídricas (sin aplicación de riego durante 5 meses y con aplicación de riego cada 15 días).	27
Figura 3.1	Tasa fotosintética (A), conductancia estomática (g_s), transpiración (E) y carbono intercelular (C_i) de plantas de <i>Beaucarnea pliabilis</i> bajo tres concentraciones de CO_2 , en respuesta a diferentes intensidades de luz. Los valores fueron calculados de las mediciones del intercambio gaseoso hecho en una sola hoja para cada uno de los tratamientos de CO_2 .	34
Figura 4.1.	Estomas al microscopio óptico (10x), en: a) superficie adaxial y b) superficie abaxial de hojas de plantas de <i>Beaucarnea pliabilis</i> crecidas en tres concentraciones de CO_2 , 380, 760 y 1,140 ppm de CO_2 .	42

- Figura 4.2.** Estomas al microscopio óptico (40x), en: a) superficie adaxial y b) 44
superficie abaxial de hojas de plantas de *Beaucarnea pliabilis* crecidas
en tres concentraciones de CO₂, 380, 760 y 1,140 ppm de CO₂.
- Figura 5.1.** Peso seco a los 37 meses de edad de plantas de *Beaucarnea pliabilis*, 52
desarrolladas en tres concentraciones de CO₂. Las barras representan
el promedio de tres plantas ± error estándar.
- Figura 5.2.** Plantas, tallos, raíces y hojas de *Beaucarnea pliabilis* en tres 52
concentraciones de CO₂, (380, 760 y 1,140 ppm), antes de ser
sometidos a la determinación de peso seco.

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1	Tasa fotosintética (A), conductancia estomática (g_s) y transpiración (E) de <i>Beaucarnea pliabilis</i> en dos condiciones hídricas (sin aplicación de riego durante 5 meses y con aplicación de riego) en respuesta a diferentes intensidades de luz.	25
Cuadro 3.1	Tasa fotosintética (A), conductancia estomática (g_s) y transpiración (E) de plantas de <i>Beaucarnea pliabilis</i> bajo tres concentraciones de CO_2 , en respuesta a diferentes intensidades de luz.	35
Cuadro 4.1	Densidad estomática de la superficie adaxial y abaxial de la hojas de la parte superior de las plantas de <i>Beaucarnea pliabilis</i> , bajo tres concentraciones de CO_2 (380, 760 y 1,140 ppm).	41
Cuadro 4.2	Área del poro estomático de la superficie adaxial y abaxial, de la hoja superior de plantas de <i>Beaucarnea pliabilis</i> , bajo tres concentraciones de CO_2 (380, 760 y 1,140 ppm). Los valores son el promedio de tres plantas \pm error estándar.	43
Cuadro 5.1	Número, longitud, ancho y área foliar de plantas de <i>Beaucarnea pliabilis</i> desarrolladas en tres concentraciones de CO_2 (380, 760, 1,140 ppm).	49
Cuadro 5.2	Peso seco a los 37 meses de edad, de plantas de <i>Beaucarnea pliabilis</i> en tres concentraciones CO_2 (380, 760 y 1,140 ppm).	51

RESUMEN

Ha sido señalado que el cambio climático, afectará los procesos fisiológicos de los sistemas biológicos, para favorecer en su caso la adecuación y/o adaptación a dicho cambio. Los niveles elevados de CO₂ son causantes, en gran medida, del efecto invernadero que propicia el cambio climático; el cual puede ser un fertilizante de las plantas. Por esta razón se han desarrollado metodologías específicas para evaluar su potencial como nutrimento. Por lo señalado en el párrafo anterior, se definió llevar a cabo el presente estudio en el que se evaluaron las respuestas en las variables fisiológicas, tasa fotosintética, conductancia estomática y transpiración. Las variables anatómicas, área y densidad estomática foliar. Y las variables de crecimiento, incremento, longitud, ancho y área foliar y peso seco, en una planta de interés comercial, *Beaucarnea pliabilis* (Baker) J.N. Rose, para cuantificar el efecto de niveles elevados de CO₂. Para el desarrollo de la investigación se seleccionaron lotes de plantas en estado juvenil (individuos en estado pre-reproductivo) de *B. pliabilis*, que se cultivaron en cámaras de crecimiento con diferentes concentraciones de CO₂: 380, 760 y 1,140 ppm, a una temperatura máxima regulada de 28°C. El diseño experimental utilizado fue completamente al azar con un promedio de 15 plantas por tratamiento.

Los resultados obtenidos indican que los tratamientos de 760 y 1,140 ppm de CO₂, estimularon un aumento en la tasa fotosintética y una disminución en la conductancia estomática, la transpiración, el área y la densidad estomática. Además las plantas de estos tratamientos manifestaron los siguientes incrementos en crecimiento: Incrementos foliares, longitud, ancho y área foliar, peso seco total, peso seco en raíz, tallo y hojas, en comparación con el tratamiento de 380 ppm de CO₂.

De manera paralela se estableció un experimento, para precisar la ruta metabólica fotosintética, que no había sido reportada. Por los datos estimados en la presente investigación, se define que esta especie posee el mecanismo CAM de reciclaje (cycling) para la fijación del CO₂. Es importante señalar que la especie seleccionada en el presente estudio tiene una alta importancia biológica y económica en la Península de Yucatán, y cuya población se ha visto disminuida significativamente tanto por la extracción de sus semillas y plántulas, como por la fragmentación de su hábitat.

ABSTRACT

It has been pointed out that climate change will affect the physiological processes of biological systems to favour the acclimation and/or adaptation to these changes. The presence of high levels of CO₂ in the atmosphere is the main cause of the greenhouse effect that leads to climate change. CO₂ can act as a fertilizer for plants, and specific methodologies have been developed to assess its potential as a nutrient. According to what is stated in the preceding paragraph, a study was carried out to assess the growth variables, foliar increases, length, width and area foliar, total dry weight, dry root weight, stem and leaf. Physiological variables, photosynthetic rate, stomatal conductance and transpiration and morphological variables leaf stomatal density and area, in an economically important plant species, *Beaucarnea pliabilis* (Baker) J.N. Rose, in order to quantify the effect of high levels of CO₂.

Young seedlings of *B. pliabilis* were selected and cultivated in growth chambers under different concentrations of CO₂: 380, 760 and 1,140 ppm to a regulated maximum temperature of 28 ° C. The experimental design was a random arrangement with an average of 15 plants per treatment.

The results indicate that the treatment of 760 and 1,140 ppm of CO₂, stimulated the photosynthetic rate increases and decreases in stomal conductance, transpiration, area and stomal density. Futhermore the plants of the these treatments expressed increases in growth: foliar increases, length, width and area foliar, total dry weight, root dry weight, stem and leaf, as compared to the plants under 380 ppm. In parallel an experiment, was established to clarify the photosynthetic metabolic pathway, which had not been reported. From the present research data, we defined this species as having a "CAM-cyclic" mechanism for the fixation of CO₂. It is important to note that the species selected in this study is of high biological and economic importance in the Yucatán peninsula; whose population has been decreased significantly both by the extraction of the seeds and seedlings, and by the fragmentation of their habitat.

INTRODUCCIÓN

Actualmente las actividades humanas y la variabilidad natural del clima, han influido directa o indirectamente en el clima a escala global, por la acción de diferentes gases de efecto invernadero, alterando las propiedades de la superficie terrestre y la composición química de la atmósfera, a esto se le conoce como “cambio climático global” o “cambio climático antropogenico”. El dióxido de carbono (CO₂) es el principal gas de efecto invernadero, actúa absorbiendo las radiaciones infrarrojas, jugando un papel muy importante en el calentamiento de la atmósfera baja. Este gas ha ido en aumento desde la revolución industrial, debido principalmente a la quema de combustibles fósiles, produciéndose una tonelada de carbono por cada uno de los cinco mil millones de habitantes del planeta. Otras causas han sido la deforestación o reemplazo de ecosistemas, la expansión de la agricultura, entre otros (NRC-CACC, 2002, citado por Thielen y Centeno, 2007).

De permanecer la tendencia al aumento del CO₂, podrían alterarse los patrones climáticos en todo el mundo, o bien podría no suceder nada. Es posible que el calentamiento observado durante este siglo sea resultado de variaciones naturales, aunque el incremento ha sido mucho más rápido, que el atestiguado por el planeta durante los últimos cien años, y los posibles cambios podrían ser abruptos, imposibilitando a que las estructuras ecológicas y biológicas se adapten con facilidad a tales modificaciones (NRC-CACC, 2002, citado por Thielen y Centeno, 2007).

Según los informes del IPCC (Intergovernmental Panel of Climate Change), los sistemas agrícolas y forestales han mostrado ser sensibles a los cambios graduales, y es muy probable que sean aún más vulnerables a los cambios abruptos. Para los sistemas naturales es conocido que los cambios climáticos graduales, pueden afectar la distribución de especies, la abundancia de poblaciones, la morfología y la conducta, así como la estructura y el funcionamiento del ecosistema durante extremos en la variabilidad climática (Easterling *et al.*, 2000). Finalmente todas esas modificaciones podrían tener consecuencias en las especies vegetales del planeta, principalmente en aquellos hábitats perturbados, debido a la fragmentación de bosques y selvas particularmente, la cual está estrechamente relacionada en gran medida, sobre la capacidad de adaptación de los organismos ante el calentamiento global (Alvarado *et al.*, 2002, Brown *et al.*, 1997) o bien

la resiliencia.

Por otro lado, el CO₂ es la principal fuente de recursos para las plantas, ya que por medio del proceso fotosintético, las plantas capturan las moléculas de CO₂, produciendo compuestos orgánicos como: azúcares de cadena corta, almidones, y celulosa (Ainsworth y Rogers, 2007).

Diversos autores señalan que los aumentos en las concentraciones de CO₂, han incrementado notoriamente el crecimiento de las plantas, por el supuesto de que un ambiente rico en CO₂, puede servir para que ciertos vegetales no desperdicien energía durante el proceso de fotosíntesis, en particular aquellos con metabolismo fotosintético C₃, ya que en este tipo de plantas la enzima Ribulosa Bifosfato Carboxilasa (RuBP) (RUBISCO), posee un alto consumo de energía en forma de ATP al momento de fijar el CO₂ (Cruz y Valdez, 2007).

La península de Yucatán es una región biogeográfica y climática, altamente perturbada por el cambio de uso de suelo en más del 80% de su territorio, actualmente se registran alrededor de 177 especies endémicas (Carnevali *et al.*, 2003), de las cuales un gran número de ellas se restringen a porciones secas de la península (Espadas *et al.*, 2003).

Dentro de las especies más susceptibles a cambios en el clima, se encuentran las endémicas de distribución restringida, baja densidad poblacional y alta especificidad de hábitat, este es el caso de *Beaucarnea plibialis*, especie altamente cotizada a nivel nacional e internacional como planta de ornato. Debido a esto, su explotación se ha intensificado, desde semillas y plántulas hasta juveniles, contribuyendo a una disminución de las poblaciones, proporción de sexos, diversidad genética e incluso a su desaparición en algunos sitios de su área de distribución, además de esto, la modificación del paisaje por actividades agropecuarias y los desmontes, han impactado a sus poblaciones naturales. Actualmente *Beaucarnea plibialis* se encuentran categorizadas por NOM-059-SEMARNAT-2001 como AMENAZADA (Hernández-Sandoval, 1993a). Por todo esto se decidió evaluar algunos aspectos fisiológicos importantes y poco conocidos, como lo es su ruta metabólica fotosintética, además de las respuestas de algunas variables anatómicas y de crecimiento, ante condiciones experimentales de incrementos en las concentraciones de CO₂. Las respuestas encontradas fueron las siguientes: la ruta

metabólica fotosintética de esta especie, es de tipo CAM de reciclaje (cycling). El crecimiento y desarrollo de *Beaucarnea pliabilis* se favorece ante incrementos de CO₂, como resultado muy probablemente del aumento en la tasa fotosintética, y las disminuciones en la conductancia estomática y transpiración, así como en la densidad y área estomática. Estas serían las respuestas que *Beaucarnea pliabilis* tendría si las concentraciones de CO₂ incrementarían en un futuro, sin cambios en otras condiciones ambientales como las precipitaciones.

Aunque el aumento en la temperatura atmosférica es concomitante al incremento en las concentraciones de CO₂, en el presente trabajo solamente se evaluó el efecto del aumento de CO₂, con el fin de conocer su efecto aislado.

A NTECEDENTES GENERALES

Los tipos de vegetación en que se distribuye *Beaucarnea pliabilis* son: selva baja caducifolia con cactáceas candelabriformes, selva baja subcaducifolia y selva mediana subcaducifolia (Espadas-Manrique, 2008). Por lo general se desarrolla en suelos rocosos y muy superficiales con hojarasca; asimismo en ocasiones crece en caliza muy intemperizada y desecha, denominada "sahcab". Se puede desarrollar en paisajes en los que la matriz sea de suelos rendzínicos aunque se presentan por lo general en altillos rocosos (Tzekel-Kankab).

Especie de estudio

Beaucarnea pliabilis (Baker) J.N. Rose.

Sinónimos: Dasyllirion pliabile Baker

Beaucarnea ameliae Lundell

Beaucarnea petenensis Lundell

Nombres comunes: Despeinada, Corcho, Tsipil, Tsilil, Mechuda, ponytail, pata de elefante.

Clasificación

Reino: Plantae

División: Magnoliophyta

Clase: Liliopsida

Orden: Asparagales

Familia: Asparagaceae

Género: *Beaucarnea*

Especie: *Beaucarnea pliabilis*

<http://www.tropicos.org/NameSynonyms.aspx?nameid=18404172>



Figura 1.1. *Beaucarnea pliabilis* en la selva baja de Yucatán.

Se reconocen 10 especies de *Beaucarnea*: *B. gracilis* Lem, *B. hiriartiae* L. Hernández, *B. purpusii* Rose, *B. pliabilis* var. *pliabilis* (Baker) J.N. Rose, *B. pliabilis* var. *petenensis* (Lundell) L. Hernández, *B. recurvata* Lem. *B. sanctomariana* L. Hernández, *B. stricta* Lem, *B. guatemalensis* Rose. *B. compacta* L. Hernández. Todas las especies de *Beaucarnea* en México tienen un rango de distribución relativamente estrecho, encontrándose en regiones semiáridas y tropicales secas, en el Noreste, Centro y sureste de México (Hernández 1992, 1993).

Efectos del cambio climático global en los ecosistemas

Desde el siglo pasado la concentración de CO₂ ha ido en aumento, principalmente por el incremento en la quema de los combustibles fósiles (carbón y petróleo), los cambios de uso del territorio y la destrucción de la vegetación, así como la tala de árboles. De esta manera el CO₂ no es consumido, dificultando que el calor sea disipado, y originando la elevación de la temperatura de la atmósfera cercana a la corteza terrestre (EcoNet, 2003).

El efecto invernadero está basado en los mismos principios de los invernaderos. La Tierra recibe radiación luminosa visible (onda corta), absorbe parte de esta energía e irradia el resto a la atmósfera en forma de radiación infrarroja (onda larga). Este fenómeno es beneficioso para la vida en la tierra.

Los cambios en la concentración de CO₂ en la atmósfera se han registrado desde 1958, en la estación de análisis Mauna Loa en Hawaii, los registros han demostrado un aumento en la concentración de CO₂ (Figura 1.2). Cambios en los patrones de precipitación pluvial, elevación del nivel del mar y cambios en humedad del suelo, son los principales efectos esperados como consecuencia del cambio climático, estos fenómenos causarían inundaciones y salinizaciones, sequías más frecuentes y períodos de crecimiento más cortos, esto repercutiría en la agricultura y la distribución de la vegetación en todo el mundo, afectando la distribución de especies que podrían llegar a desaparecer del planeta (Bongaarts, 1994).

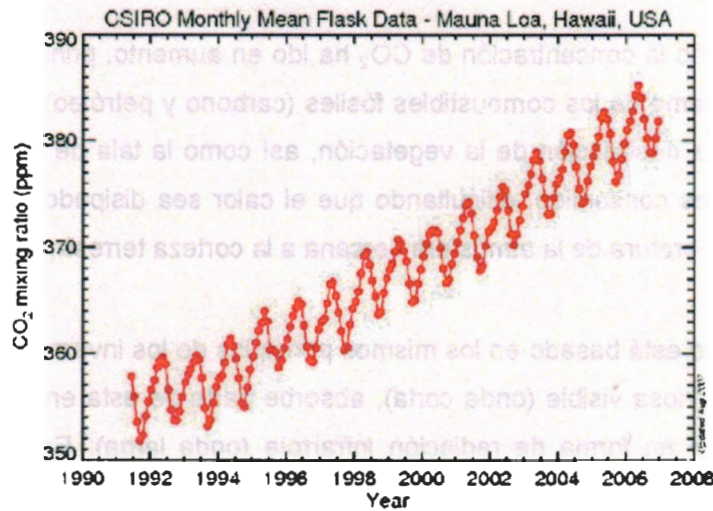


Figura 1.2. Cambios en la concentración de CO₂ a través de los años, registrados en la estación de análisis instalada en el volcán Mauna Loa en Hawaii <http://cdiac.ornl.gov/trends/co2/csiro/csiro-mlo.html>

Diversas son las investigaciones que muestran los efectos del cambio climático en los ecosistemas. Para ejemplificar, el retorno de los bosques boreales ecotonales en el este de EEUU, y su reemplazo por otras formas de vidas vegetales, al final del Dryas temprano (evento en el que se interrumpió el calentamiento gradual de la tierra) (Peteet, 2000). Registros de polen para los períodos fríos de hace 8,200 años en Europa, señalan un cambio significativo en la composición de especies en menos de 20 años (Tinner y Lotter, 2001). Además un estrés climático es señalado como la posible causa de la disminución histórica de los bosques, ya que un conjunto de veranos inusualmente cálidos, están asociados con desapariciones pasadas de poblaciones de píceas rojas (*Picea rubens*) en el Norte de América. En ecosistemas de pradera, algunos eventos fenológicos sufren adelantos o retrasos, como consecuencia de los incrementos de CO₂. En pastos la floración es retrasada y en arbustos sucede lo contrario (Cleland *et al.*, 2006).

El CO₂ en las plantas

El proceso global de la fotosíntesis está dividido en la fase luminosa y la oscura. La fase luminosa consiste en absorber luz por medio de la clorofila, y fragmentar las moléculas de

agua en O_2 e H^+ . El O_2 se libera a la atmósfera y el H^+ es empleado para reducir el CO_2 y sintetizar carbohidratos. Las reacciones mediante las cuales se fija el CO_2 y se sintetizan los carbohidratos se realizan en la reacción oscura, en la que la luz no interviene necesariamente (Arellano y Rivas, 2006).

Por la forma de captar el CO_2 de la atmósfera, las plantas fotosintéticas se han dividido en tres categorías: las plantas con metabolismo C_3 (Figura 1.3), que convierten el CO_2 en una molécula de tres carbonos (ácido 3-fosfoglicérico). Son poco eficientes en su fijación de carbono debido al proceso llamado fotorrespiración, mediante este proceso las plantas C_3 consumen oxígeno y liberan CO_2 . Las plantas C_4 (Figura 1.4) primero fijan el CO_2 como oxalacetato en las células del mesófilo, y después lo refijan en las células de la vaina del haz vascular, formando la molécula de tres carbonos, este tipo de arreglo de sus células se les denomina "Anatomía Kranz". A causa de la alta concentración de CO_2 que se presenta en las células de la vaina del haz vascular, las plantas C_4 hacen un uso más eficiente de éste, debido a que la actividad fotorrespiratoria no ocurre o sucede muy poco, y pueden mantener sus estomas cerrados durante más tiempo que las plantas C_3 , para una misma tasa de fijación de CO_2 . Por su parte las plantas con Metabolismo Ácido de las Crasuláceas (CAM, por sus siglas en inglés) (Figura 1.4) son muy similares a las plantas C_4 , sin embargo sus reacciones luminosas y oscuras no están separadas en el espacio si no en el tiempo. Estas plantas fijan el CO_2 durante la noche por medio de la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEPc). Los ácidos de cuatro carbonos que se originan se almacenan en la vacuola. Durante el día, los estomas se cierran y los ácidos C_4 son trasladados al citoplasma en donde son descarboxilados. El CO_2 liberado es fijado por la enzima RUBISCO en los cloroplastos, y después incorporado al ciclo de Calvin y Benson para la regeneración de carbohidratos (Andrade *et al.* 2007).

El O_2 y CO_2 compiten por el sitio activo de RUBISCO. Aunque esta enzima posee mayor afinidad por el CO_2 que por el O_2 , la concentración en el aire de O_2 es mucho mayor que la del CO_2 .

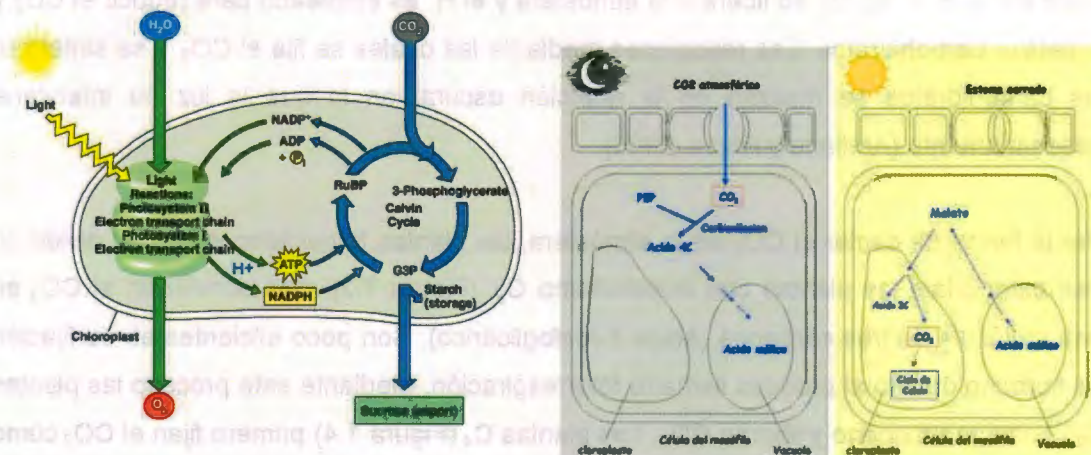


Figura 1.3. Ciclo del carbono de una planta con metabolismo C_3 .

<http://www4.nau.edu>

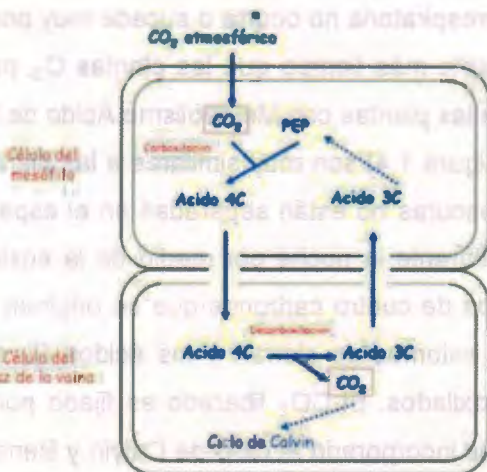


Figura 1.4. Ciclo del carbono en plantas C_4 , en las que se muestra la división de la fase de carboxilación en las células del mesófilo, y la fase de descarboxilación del ácido C_4 en las células de la vaina del haz vascular. El CO_2 liberado se vuelve a fijar en el ciclo de reducción fotosintética del carbono (Ciclo de Calvin), en las mismas células del haz vascular. Y el ciclo del carbono en las plantas con Metabolismo Ácido de las Crasuláceas (CAM). En las plantas CAM a diferencia de las C_4 , las reacciones de carboxilación y descarboxilación están separadas en tiempo y no en espacio (<http://porquebiotecnologia.com.ar>)

Evidencias pesimistas aseguran que el aumento del CO_2 afecta los sistemas biológicos, por el hecho de que se encuentran adaptados a un clima en específico, y son perturbados por cambios en ciertos parámetros ambientales.

Paradójico a esto algunos investigadores aseguran grandes beneficios, por el aumento de

CO₂ sobre la productividad de la vegetación, debido a que el CO₂ es un nutrimento indispensable, que las plantas necesitan para elaborar por medio del proceso fotosintético, carbohidratos, azúcares y otros compuestos necesarios para la vida.

En un estudio realizado en *Gypsophila paniculata* var. Bambino ante el enriquecimiento de CO₂, se obtuvieron incrementos en altura, diámetro, número de brotes, producción y peso de tallos, número de días en apertura de flor, número de días en florero (Guayllabamba, 2008).

De acuerdo con Robinson *et al.* (2008), las hojas transpiran menos y pierden menos agua a medida que el CO₂ aumenta, o sea que las plantas son capaces de crecer en condiciones más secas. Con esto los incrementos en las concentraciones de CO₂, traerán beneficios a la vegetación, aumentando las tasas fotosintéticas y de crecimiento. Esto coincide con lo reportado por Herrera *et al.* (2001) los que concluyeron que todas las especies de plantas tropicales examinadas, ya fueran silvestres o de cultivo, provenientes de hábitats con CO₂ ambiental, fueron capaces de incrementar su tasa fotosintética y disminuir su conductancia estomática, con un aumento moderado o muy grande del CO₂. Estos resultados indican que en ausencia de limitaciones de sustrato o agua, las especies tropicales podrán beneficiarse por la duplicación del CO₂ atmosférico actual, desde el punto de vista de su productividad, y posiblemente de su estado hídrico. En un estudio realizado en 16 especies entre las que se hallaban algunas provenientes de pastizales, especies de zonas desérticas y forestales, se encontraron incrementos de un 40% en sus tasas fotosintéticas ante el enriquecimiento de CO₂ (Ellsworth, 2004). En otro estudio, el 60% de 109 especies mostraron una reducción en la densidad estomática en concentraciones de CO₂ elevadas (Beerling y Woodward, 1995).

Por otra parte otros autores como Streck (2005) afirman que se espera que la productividad de las plantas C₃ se incremente en un 30%, en una concentración duplicada en la concentración de CO₂ actual .

JUSTIFICACIÓN

Se estuvieron buscando distintos modelos biológicos de estudio, sobre respuestas morfológicas y fisiológicas ante el aumento del CO₂ atmosférico, y consecuentemente al incremento de temperatura. En el presente trabajo se analizan las posibles respuestas comparativas de *Beaucarnea pliabilis*, ante tres concentraciones de CO₂; a 380, 760 y 1140 ppm.

Se seleccionó esta especie por tres razones:

- Es una especie nativa y endémica de la península de Yucatán.
- Ha sufrido en la naturaleza una seria disminución poblacional, por reducción del hábitat debido a la apertura de tierras por cultivos, ganadería y asentamientos humanos. No soporta el fuego, por lo que ha sido eliminada del paisaje en muchas localidades.
- Esta es una especie con gran valor ornamental y ha sido producto del comercio por mucho tiempo. Esto ha ocasionado además que haya sido sobrecolectada de sus poblaciones naturales (Hernández, 1993a).

De esta manera es importante tratar de modelar posibles escenarios de especies importantes, como *B. pliabilis* que aún antes de considerar los cambios ambientales que están ocurriendo con el cambio global, tenían previamente una problemática sin resolver.

PREGUNTAS E HIPÓTESIS

PREGUNTAS

Al haber seleccionado esta importante especie de estudio y ver el posible efecto ante el cambio climático, se han planteado principalmente las siguientes preguntas:

¿Qué tipo de ruta metabólica fotosintética realiza *Beaucarnea pliabilis*?

¿Existirán respuestas en algunas variables fisiológicas, anatómicas y de crecimiento,

cuando lotes de plantas juveniles de *Beaucarnea pliabilis* crecen en diferentes concentraciones de CO₂ atmosférico?

¿Las posibles respuestas tendrán algún efecto positivo o negativo en su crecimiento y desarrollo?

Para contestar esa pregunta se ha formulado las siguientes

HIPÓTESIS

- *Beaucarnea pliabilis* en la naturaleza crece en zonas secas, y tiene características morfológicas que sugieren adaptaciones a estos tipos de hábitats. Debido a la base engrosada de su tallo, así como la resistencia que presenta ante condiciones de estrés hídrico y altas temperaturas, esta especie pudiera presentar una ruta metabólica fotosintética tipo C₃-CAM (facultativa ó inducida).

Al crecerlas en tres concentraciones constantes de CO₂ 380, 760 y 1,140 ppm respectivamente, y bajo condiciones controladas de temperatura, ocurrirán:

- Aumento en la tasa fotosintética.
- Disminuciones en la transpiración y conductancia estomática.
- Disminuciones en las variables de anatomía epidérmica foliar (densidad y área estomática) y aumentos en el crecimiento (número, largo, ancho y área foliar, peso seco de raíz, tallo y hoja).

OBJETIVOS Y ESTRATEGIA EXPERIMENTAL

Objetivo general

Evaluar experimentalmente las posibles consecuencias de los incrementos de las concentraciones de CO₂, en *Beaucarnea pliabilis* a través de determinadas variables fisiológicas, anatómicas y de crecimiento.

Objetivos específicos

- Precisar la ruta metabólica fotosintética en plantas juveniles de *Beaucarnea pliabilis*.
- Evaluar las tasas de fotosíntesis, conductancia estomática y transpiración en tres concentraciones de CO₂: 380, 760 y 1,140 ppm.
- Cuantificar la densidad y área estomática en hojas emergidas tras haber sometido plantas juveniles de *B. pliabilis* a las tres concentraciones de CO₂.
- Inventariar el número de hojas producidas por tratamiento, así como el largo, ancho y área foliar total.
- Estimar el peso seco de la raíz, tallo y hojas, así como el peso seco total de la plantas tras 14 meses de haber crecido en las tres concentraciones de CO₂.

Estrategia experimental

Esta investigación se realizó en el Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C (C.I.C.Y), en Mérida, Yucatán, localizado geográficamente al norte 21°36', al sur 19°32', de latitud norte; al este 87°32', al oeste 90°25', de longitud oeste, a ocho metros sobre el nivel de mar. El clima es cálido-subhúmedo con lluvias en verano (de junio a octubre) y la temperatura media es de 25.9 °C (Servicio Meteorológico Nacional, 2009). El experimento tuvo una duración de 14 meses (01 julio 2009- 09 agosto 2010). Esta investigación se dividió en dos experimentos independientes. Los experimentos fueron establecidos bajo un diseño experimental completamente al azar, con un promedio de 15 plantas por tratamiento.

Como se puede observar en el esquema de abajo, para el experimento de la precisión de la ruta metabólica fotosintética, se seleccionaron 10 plantas del vivero del jardín botánico del CICY. Se recomienda utilizar un número pequeño de plantas por tratamiento para este tipo de mediciones, debido a que las variaciones en el clima son instantáneas, y el error de una planta a otra puede ser grande. Las plantas tenían una edad de 37 meses, no se seleccionaron plantas de menor edad porque las hojas son muy delgadas, y es más complicado realizar las mediciones con el aparato IRGA. Además ciertas especies no muestran el comportamiento CAM cuando son plántulas, como podría ser el caso de *B. pliabilis*. Tampoco se emplearon plantas de mayor edad, debido a que la especie de

estudio es perenne, por lo cual cualquier cambio ya sea fisiológico, anatómico o de crecimiento es más perceptible en plantas de edad temprana. Y por otra parte individuos adultos son muy grandes como para caber en las cámaras de crecimiento.

De las 10 plantas seleccionadas, cinco se sometieron a suspensión de riego por 150 días, y las otras cinco recibieron riego cada 15 días. Las plantas con metabolismo CAM fijan el CO₂ durante la noche, cuando la transpiración es mucho menor, mientras que en las plantas C₃ sucede lo contrario. Es por esto que para poder determinar el tipo metabólico fotosintético de la especie de estudio, a los 150 días cuando las plantas mostraban un estrés hídrico severo, se les midió la tasa fotosintética, conductancia estomática, transpiración y el carbono intercelular, bajo diferentes intensidades de luz que iban de 50 a 2,800 $\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$ (Figura 1.5).

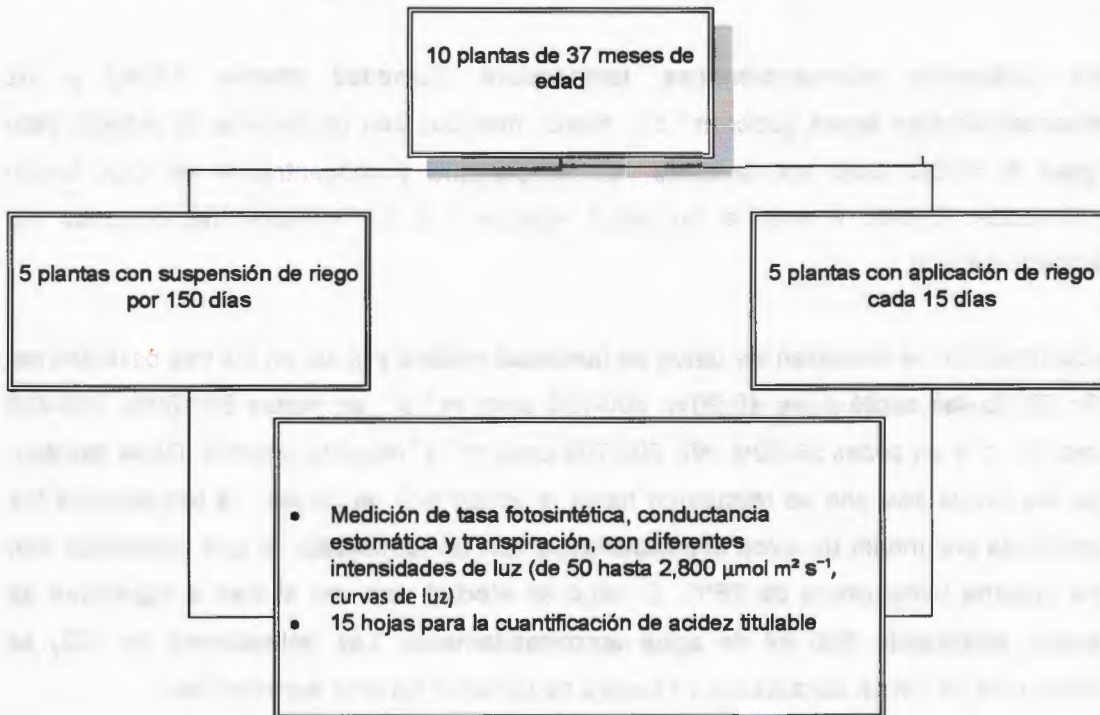


Figura 1.5. Diseño experimental de la precisión de la ruta metabólica fotosintética de plantas de *Beaucarnea pliabilis*.

El diseño experimental para el segundo experimento se puede observar en la Figura 1.6. Se seleccionaron un total de 45 plantas juveniles de *Beaucarnea pliabilis*, las que procedían del vivero del jardín botánico del CICY. Cada individuo estaba en bolsas de polietileno negro con capacidad de 10 L. El suelo en el que crecieron fue clasificado como

francoso, con pH de 6.85 y un contenido de materia orgánica de 7.84%. Se encontraban al sol directo, sin ninguna protección. Cinco plantas fueron utilizadas para las mediciones fisiológicas, cinco para las anatómicas y otras cinco para las de crecimiento (15 plantas por tratamiento). Las plantas al iniciar esta investigación tenían una edad de 24 meses, eran plantas que ya habían pasado el estado de plántula, lo cual facilitaba las realizar las mediciones. Estas fueron colocadas en tres cámaras de crecimiento con diferentes concentraciones de CO₂, 380+/- 50 ppm concentración actual, 760+/- 50 concentración duplicada esperada para los próximos 50 años y 1,140+/- 50 ppm concentración triplicada para los próximos 100 años. Las cámaras de un área de 2.25 m² estaban equipadas con un sensor, un tanque de CO₂ y un ventilador empleado para recircular el aire constantemente. Los individuos de cada tratamiento se rotaron en su posición periódicamente cada tres semanas para eliminar el efecto de luz.

Los parámetros microambientales, temperatura, humedad relativa (HR%) y luz fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), fueron medidos con un sistema de registro data logger ® HOBO. Solo las variables de temperatura y concentración de CO₂ fueron controladas. Debido a esto la humedad relativa y la luz variaban dependiendo del período del año.

A continuación se muestran los datos de humedad relativa y la luz en los tres períodos del año. En lluvias osciló entre 40-90%, 500-700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, en nortes 80-100%, 300-400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y en secas 50-80% HR, 500-700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivamente. Cabe destacar que las lluvias ese año se retrasaron hasta la temporada de nortes. La temperatura fue controlada por medio de aires acondicionados con un termostato, el que controlaba con una máxima temperatura de 28°C. El riego se efectuó una vez al mes a capacidad de campo, empleando 500 ml de agua aproximadamente. Las aplicaciones de CO₂ se hicieron las 24 horas, durante los 14 meses de duración de este experimento.

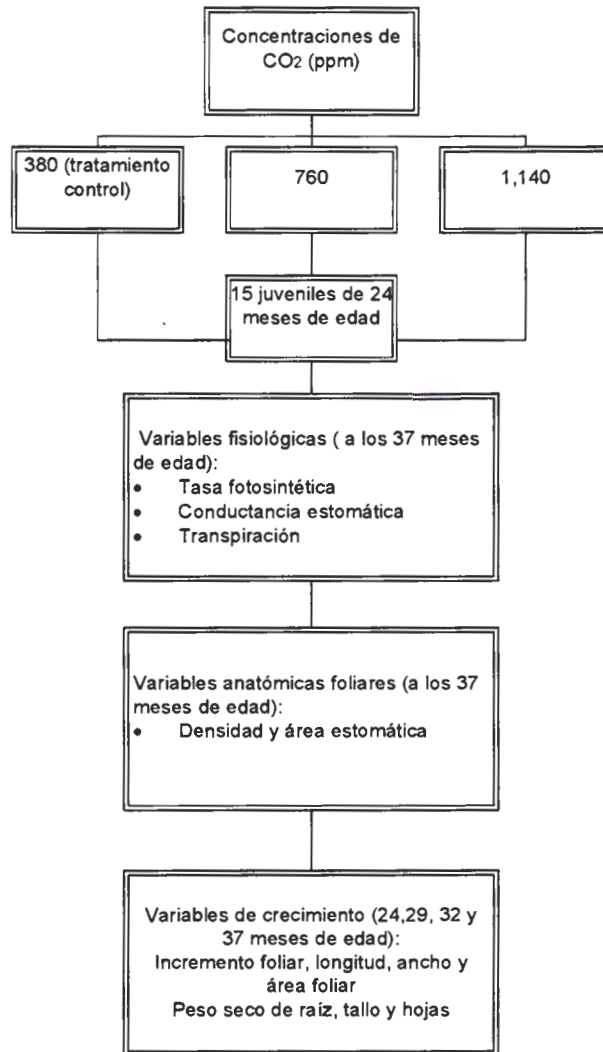


Figura 1.6. Diseño experimental de diferentes variables fisiológicas, anatómicas y de crecimiento de *Beaucarnea pliabilis*, bajo diferentes concentraciones de CO₂ (380, 760 y 1,140 ppm).

Análisis estadístico

Los datos fueron analizados estadísticamente por medio de un análisis de varianza y una prueba a posteriori Tukey ($p < 0.05$), utilizando el programa estadístico STATISTICA 2008.

REFERENCIAS

- Ainsworth, E.A. y A. Rogers (2007). The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising (CO₂): mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell & Environmental*. 30, 258-270.
- Alvarado, M., R. Foroughbakhch., E. Jurado y A. Rocha (2002). El cambio climático y la fenología de plantas. *Ciencia UANL*, 4, 495-497.
- Andrade, J.L., E. De La Barrera., C. Reyes-García., M.F. Ricalde., G. Vargas-Soto y J.C. Cervera (2007). El Metabolismo Ácido de las Crasuláceas: Diversidad, fisiología ambiental y productividad. *Boletín Sociedad Botánica de México*, 81, 37-50.
- Arellano, J.B. y J. De las Rivas (2006). Plantas y cambio climático. *Investigación y Ciencia*, 5, 42-50.
- Argenbio. Consejo Argentino para la información y el desarrollo de la Biotecnología. 2007. Disponible en: <http://porquebiotecnologia.com.ar> (Acceso 01 octubre 2011)
- Beerling, D.J y F.I. Woodward (1995). Stomatal responses of variegated leaves to CO₂ enrichment. *Annals of Botany*, 75, 507-511.
- Bongaarts, J. (1994). "Can the growing human population feed itself?" *Scientific American*, 270, 18-24.
- Brown, J.H., T. J. Valone y C.G. Curtin (1997). Reorganization of an arid ecosystem in response to recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94, 9729-9733.
- Carbon Dioxide Information Analysis Center. Disponible en: <http://cdiac.ornl.gov/trends/co2/csiro/csiro-mlo.html> (Acceso 20 octubre 2011)
- Carnevali, G., I. Ramírez y J.A González-Iturbe (2003). Flora y vegetación de la península de Yucatán. En: *Naturaleza y sociedad en el área Maya: pasado, presente y futuro*. P. Colunga-García Marín y A. Larqué-Saavedra (eds.). Academia Mexicana de Ciencias. Centro de Investigación Científica de Yucatán. pp. 255.
- Cleland, E., N. Chiariello., L. Scott., H. Mooney y C. Field (2006). Diverse responses of phenology to global changes in a grassland ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences* , 103, 13740-13744.
- Easterling, R., A. Mechl., C. Parmesan., A. Changnon., R. Karl y O. Mearns (2000). Climate extremes: Observations, modeling, and impacts. *Science*, 289, 2068-2074.
- EcoNet. Efecto invernadero. *Materiales Econet 99-E*, 2003.

Disponible en:

[\[http://www.gem.esw7materiales/document/document7g027d02105/d02105.htm\]](http://www.gem.esw7materiales/document/document7g027d02105/d02105.htm)

(Acceso 15 septiembre 2011)

Ellsworth, D.S., P. B. Reich., E.S. Naumburg., G.W. Koch., M.E. Kubiske y S.D. Smith (2004). Photosynthesis, carboxylation and leaf nitrogen responses of 16 species to elevated pCO₂ across four free-air CO₂ enrichment experiments in forest, grassland and desert. *Global Change Biology*, 10, 2121–2138.

Espadas-Manrique, C., R. Durán y J. Argaéz (2003). Phytogeographic analysis of taxa endemic to the Yucatan peninsula using geographic information systems, the domain heuristic method and Parsimony analysis of endemism. *Diversity & Distribution*, 9, 313-330.

Fisicanet. 2011. (Actualizado octubre 2011).

Disponible en: <http://fisicanet.com.ar>

(Acceso 19 octubre 2011).

Glosario pp. 2009. (Actualizado agosto 2009). 42-50

Disponible en: <http://www4.nau.edu>

(Acceso noviembre 2011).

González, M., E. Jurado., S. González., O. Aguirre., J. Jiménez y J. Navar (2003). Cambio climático mundial: origen y consecuencias. *Ciencia UANL*, 6, 377-385.

Guayllabamba, P., J. Durán y M. Calvache (2008). Respuesta de *Gypsophila* (*Gypsophila paniculata* var. Bambino) a la inyección de CO₂ en sus diferentes fases fenológicas. Tesis de grado. XI Congreso Ecuatoriano de la Ciencia del suelo. Sociedad Ecuatoriana de la Ciencia del suelo. 1-9 p.

Hernández, L. (1992). Una nueva especie de *Beaucarnea* (Nolinaceae). *Acta Botánica Mexicana* 18, 25–29.

Hernández, L. (1993). *Beaucarnea* ¿Un género amenazado? *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 38, 11–13.

Herrera, A., M. Fernández., E. Rengifo y W. Tezara (2001). Efecto de la concentración elevada de CO₂ sobre la fotosíntesis en especies tropicales. *Interciencia*, 26, 469-471.

Manrique, G. (2008). Distribución potencial de las especies de plantas nativas, amenazadas en la Península de Yucatán. Instituto Tecnológico de Conkal. Yucatán.

Peteet, D.M. (2000). Sensitivity and rapidity of vegetational response to abrupt climate change. *Proceeding of the National Academy of Sciences*. 97, 1359-1361.

Servicio Meteorológico Nacional, 2009.

Disponible en:

http://www.smn.cna.gob.mx/index.php?option=com_content&view=article&id=103&Itemid=80

(Acceso julio 2010)

Streck N. A. (2005). Climate change and agroecosystems: the effect of elevated atmospheric CO₂ and temperature on crop growth, development, and yield. *Ciencia Rural*, Santa María, 35, 730-740.

Thielen, D. (2003). Tendencias de la precipitación y la dinámica espacial y temporal de la vegetación leñosa en una sabana estacional del Neotrópico. Tesis de doctorado. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 227 p.

Thielen D.R y R. L Centeno (2007). Gradual vs abrupto: necesidad de definir mejor el paradigma del cambio climático y los de los procesos naturales y sociales. *Interciencia*, 32, 167-174.

Tinner, W. y F. Lotter (2001). Central European vegetation response to abrupt climate change at 8.2 ka. *Geology*, 29, 551-554.

Tropicos.org. Missouri Botanical Garden, 2011.

Disponible en:

<http://www.tropicos.org/NameSynonyms.aspx?nameid>

(Acceso junio 2010).

**PRECISIÓN DE LA RUTA METABÓLICA FOTOSINTÉTICA DE PLANTAS
JUVENILES DE *Beaucarnea pliabilis* (Baker) J.N. Rose.**

INTRODUCCIÓN

Las plantas C_3 , C_4 y las plantas con Metabolismo Ácido de las Crasuláceas (CAM), son las tres rutas metabólicas fotosintéticas existentes. Sin embargo hay plantas capaces de presentar dos rutas, o un metabolismo intermedio, ya que cuando se les presenta condiciones ambientales adversas, cambian al metabolismo que les sea más favorable ante las condiciones presentadas. *Beaucarnea pliabilis* es una especie muy poco estudiada fisiológicamente, de hecho no se conocía directamente su ruta metabólica fotosintética, debido a esto se decidió precisarla en esta investigación. Esta especie presenta varias similitudes morfológicas y fisiológicas con las plantas CAM, como la dureza de sus hojas, la resistencia a las altas temperaturas y radiación solar, y el abultamiento del tallo donde acumula agua, el cual le permite soportar condiciones de estrés hídrico severo. Por esto se podría suponer que esta especie es una planta CAM o intermedia C_3 -CAM.

La fotosíntesis de las plantas C_3 (ciclo Calvin-Benson) se efectúa en los cloroplastos, con el uso de la enzima Ribulosa 1,5-difosfato Carboxilasa (RUBISCO), como catalizador de la reacción del CO_2 con la Ribulosa 1,5-difosfato.

El metabolismo ácido de las Crasuláceas (CAM), es otro tipo de metabolismo fotosintético diferente al de las plantas C_3 , debido a que el CO_2 es fijado en dos etapas separadas temporalmente. Durante la noche los estomas abiertos permiten la entrada de CO_2 , el cual es fijado como HCO_3^- por la PEPC e incorporado en ácidos C_4 y acumulados en las vacuola. Durante el día los estomas cierran, y los ácidos C_4 son descarboxilados en el citoplasma. El CO_2 liberado, que alcanza concentraciones internas muy altas, es fijado en los cloroplastos por RUBISCO para unirlo al ciclo de Calvin-Benson (Larcher, 2003).

Plasticidad

La actividad fotosintética de las plantas CAM, puede ser modificada por variables ambientales como la temperatura, intensidad lumínica, humedad relativa, nutrimentos y estatus hídrico. La inducción de CAM es considerada como una respuesta al estrés que conserva un balance positivo del carbono (Dodd *et al.*, 2003).

Las especies C₃-CAM son probablemente las de mayor plasticidad, porque poseen la capacidad de convertirse en CAM dependiendo de los factores medioambientales presentes (Dodd *et al.*, 2003). Las plantas CAM de reciclaje (cycling) muestran toma diurna de CO₂ durante las primeras horas del día más re-fijación nocturna de CO₂ respiratorio, acompañado por una pequeña fluctuación de ácidos orgánicos de cuatro carbonos (Lüttge, 2004). En especies CAM obligadas o fuertes (obligate), la curva de asimilación de CO₂, ocurre en cuatro fases en plantas bien irrigadas (Osmond, 1978). La toma de CO₂ y formación de ácidos orgánicos ocurre en la fase II, cuando inicia el período de luz y los estomas se cierran. La enzima implicada es la PEPc. En la fase III se presenta el metabolismo C₃. Los ácidos orgánicos son descarboxilados y se acumulan azúcares y almidón. Y en la fase IV cuando los ácidos orgánicos se agotan, los estomas se abren de nuevo y el CO₂ es fijado por RUBISCO Y PEPc, con una gran fluctuación de ácidos orgánicos. Las plantas con metabolismo CAM reducida (idling), cuando se encuentran bajo condiciones de estrés hídrico, cierran los estomas durante el día y la noche previniendo la toma de CO₂ y la pérdida de agua; las plantas continúan mostrando pequeñas fluctuaciones de ácidos de cuatro carbonos debido a la fijación de CO₂ respiratorio (Lüttge, 2004).

El tipo metabólico fotosintético de una planta puede ser determinado por medio de la medición de la fijación directa de CO₂, conductancia estomática diurna y nocturna, que en conjunto pueden dar una imagen más precisa de la forma como se desarrolla el proceso en una especie determinada. Para las plantas CAM también puede ser empleada la variación de la acidez tisular a lo largo del día, por medio del método de titulación de extractos de hojas con soluciones alcalinas.

El propósito del trabajo realizado en este capítulo, es dilucidar cuál es la ruta metabólica fotosintética que presentan las plantas juveniles de *Beaucarnea pliabilis*. Para tener este

resultado y considerando la hipótesis general del trabajo, en el cuál se podía suponer que era del tipo CAM, se sometieron a extremos de sequía algunas plantas. Y se compararon con otras con riego periódico.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para la realización de este experimento se utilizaron 10 plantas juveniles de cuatro años de edad después de su germinación, procedentes del vivero del jardín botánico del CICY. Las 10 fueron regadas a capacidad de campo. A cinco de estas plantas se les suspendió el riego durante 150 días, las cinco restantes fueron regadas cada mes al igual que las plantas de los otros tratamientos que se describen en otros capítulos.

A cinco plantas con y sin aplicación de riego respectivamente, por medio del analizador de gases en el infrarrojo (IRGA) LICOR® modelo 6400 (Bad Homburg, Germany) se les midió la asimilación de CO₂, conductancia estomática y transpiración, con 10 diferentes intensidades de luz, en un rango de 50 a 2,800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (el IRGA incluye una lámpara que proporciona las intensidades de luz). Para el experimento de acidez titulable, se tomaron 3 hojas por planta en las dos condiciones hídricas, cada 3 horas durante un día completo (5, 8, 11, 14, 17, 20, 23 y 2 h). Las muestras fueron transportadas del sitio de estudio al laboratorio de Fisiología, donde se pesaron y se cortaron en segmentos pequeños, almacenándose en alcohol al 70% en tubos de ensayo, por 48 horas dentro de un refrigerador a 4°C.

Los segmentos de hoja se pusieron en vasos de precipitado y se les agregó 30 ml de agua destilada, después se hirvieron 5 min para eliminar el alcohol, esta solución se tituló utilizando NaOH al 0.01 molar hasta alcanzar un pH 7, el cual se midió con un potenciómetro (Modelo 744; Metrohm Ltd; Herisau, Switzerland).

Se determinaron los microequivalentes de ácido málico presentes en el tejido por medio de la siguiente fórmula (Ayres, 1970, citado por Reyes, 2001):

$$\mu\text{equivalente por gramo: } \frac{\text{ml de titulante} \times \mu\text{eq del titulante}}{1000 \times \text{peso del tejido en g}} \times 10^6$$

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En la Figura 2.1 se puede observar claramente cómo los valores de las variables evaluadas, tasa fotosintética (A), conductancia estomática (g_s) y transpiración (E) del tratamiento sin riego, fueron menores en comparación con las plantas del tratamiento control (con riego).

El tratamiento con suspensión de riego resultó diferente del tratamiento control (con riego), en las tres variables medidas A ($P= 0.0001$), g_s ($P=0.0001$) y E ($P=0.0001$), de acuerdo a los análisis estadísticos Tukey ($P\leq 0.05$), (Cuadro 2.1).

Cuadro 2.1. Tasa fotosintética (A), conductancia estomática (g_s) y transpiración (E) de *Beaucarnea pliabilis* en dos condiciones hídricas (sin aplicación de riego durante 5 meses y con aplicación de riego), en respuesta a diferentes intensidades de luz. Las letras representan diferencia estadística.

Tratamientos	Tasa fotosintética (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Conductancia estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Transpiración (E , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
Sin aplicación de riego	1.481 b	0.020 b	0.847 b
Con riego	3.219 a	0.034 a	1.193 a

Los valores de A del tratamiento sin riego fueron constantes, y aunque no alcanzaron a los valores del tratamiento control, nunca fueron valores de cero o negativos. Los valores de g_s y E fueron menores y conforme la intensidad de luz aumentaba la g_s decrecía. Los valores de g_s fueron muy cercanos a cero. Los bajos valores de A , g_s en las plantas sin riego, sugiere una limitación estomática para evitar la transpiración, lo cual origina la reducción de la cantidad de CO_2 absorbido, y consecuentemente el de la tasa fotosintética. Esto coincide con Tezara *et al.* (2003), al evaluar una especie de arbusto espinoso *Lycium nodium* (Solanaceae) de las zonas áridas de Venezuela, encontraron que tanto la A y g_s disminuyeron en más del 90% por causa de déficit hídrico. También El-Sharkawy *et al.* (1992a., 1992b) encontraron una disminución significativa en la absorción de CO_2 , y en la conductancia estomática en plantas de yuca (*Manihot esculenta* Cranz) con más de 40 días de estrés hídrico. La máxima tasa fotosintética de la Yuca en condiciones hídricas favorables es de $11 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

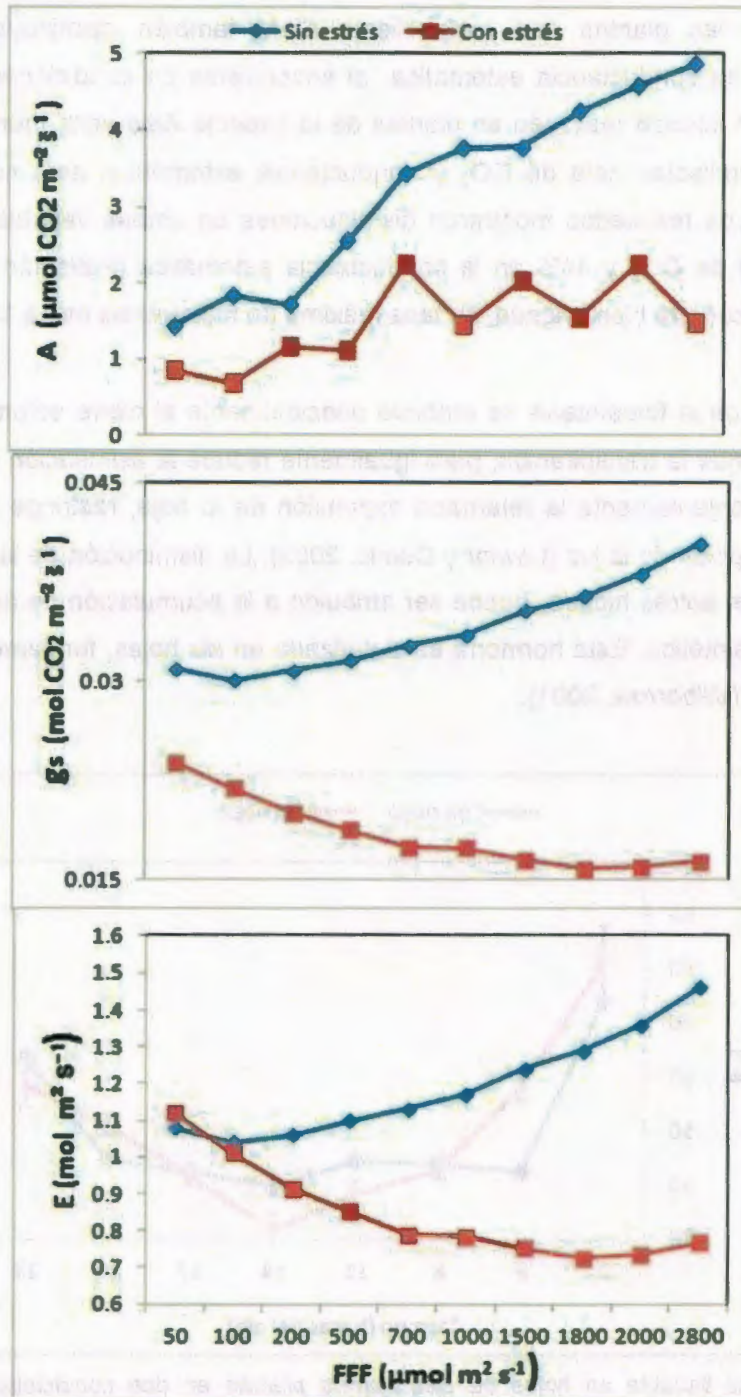


Figura 2.1 Tasa fotosintética (A), conductancia estomática (g_s) y transpiración (E) de *Beaucarnea pliabilis* en dos condiciones hídricas (sin aplicación de riego durante 5 meses y con aplicación de riego cada 15 días, en respuesta a diferentes intensidades de flujo de fotones para la fotosíntesis (50, 100, 200, 500, 700, 1000, 1500, 1800, 2000, 2800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Por otra parte las plantas con metabolismo CAM también disminuyen sus tasas fotosintéticas y su conductancia estomática, al encontrarse en condiciones ambientales adversas. En un estudio realizado en plantas de la especie *Aloe vera* Tourm. ex. Linn se les midió la asimilación neta de CO_2 y conductancia estomática, ante condiciones de estrés hídrico. Los resultados mostraron disminuciones en ambas variables, 65% en la asimilación neta de CO_2 y 44% en la conductancia estomática (Patisthán *et al.*, 2010). *Aloe vera* se encuentra bien irrigada, su tasa máxima de fotosíntesis es de $13 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$.

La disminución de la fotosíntesis se atribuye principalmente al cierre estomático, el cual sirve para disminuir la transpiración, pero igualmente reduce la asimilación de CO_2 (Dood *et al.*, 2002). Conjuntamente la retardada expansión de la hoja, restringe la entrada de CO_2 y la interceptación de la luz (Lawlor y Comic, 2002). La disminución de la conductancia estomática por el estrés hídrico, puede ser atribuido a la acumulación de ácido abscísico en el tejido fotosintético. Esta hormona es sintetizada en las hojas, fundamentalmente en los cloroplastos (Milborrow, 2001).

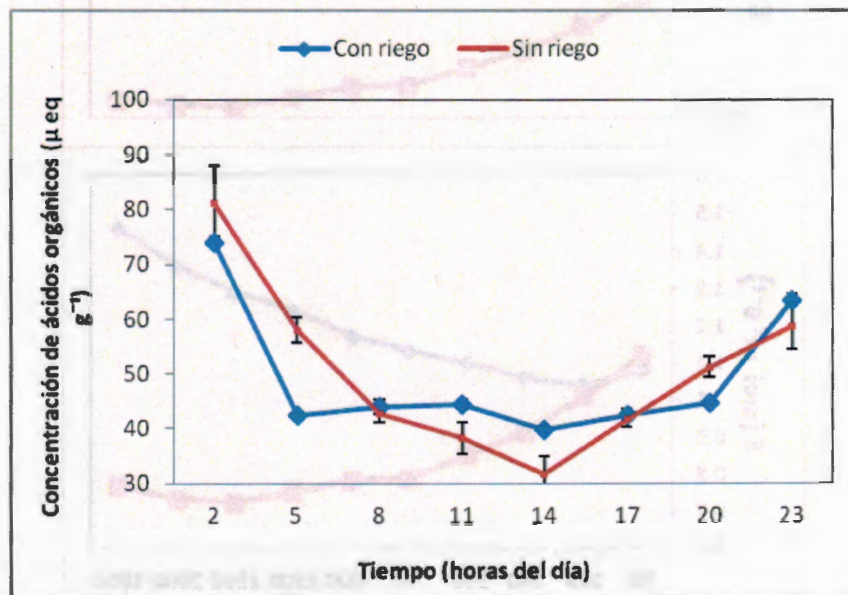


Figura 2.2 Acidez titulable en hojas de *Beaucarnea pliabilis* en dos condiciones hídricas (sin aplicación de riego durante 5 meses y con aplicación de riego cada 15 días). Los datos de acidez se expresan en función del peso fresco.

Los resultados del experimento de acidez titulable mostrados en la Figura 2.2, expresan lo siguiente: la mayor concentración de acidez se encuentra durante las 17:00 a las 2:00

horas, y comienzan a decaer a partir de las 5:00 hasta las 14:00 horas. Esto sugiere que la acumulación de ácidos ocurre durante el transcurso de la noche y la descarboxilación durante el día, comportamiento típico de plantas con Metabolismo Ácido de las Crasuláceas (CAM). Los análisis estadísticos ANOVA; ($P < 0.05$) no mostraron diferencia estadística. En nuestra curva de acidez (figura 2.2), ocurre una disminución de la concentración de ácidos orgánicos en el lapso de las 2 a las 5 a.m., similares resultados se encontraron en *Agave Salmiana*, donde ocurrió una disminución de la acidez después de alcanzar el valor más alto a las 2 a.m. (Vazquez, 2010).

De acuerdo a la literatura existen diferentes transiciones entre los metabolismos C_3 y CAM. Una de ellas son las CAM de reciclaje (cycling), la fijación de CO_2 ocurre durante el día como en la fotosíntesis C_3 , acompañada de la re-fijación de CO_2 nocturna (Cushman y Bohnert, 1997., Andrade *et al.* 2007). Además las plantas el metabolismo CAM obligado o fuerte (obligate), exhiben su metabolismo CAM independiente de cualquier factor interno y externo. Las plantas CAM facultativas o inducibles (facultative) en las que se presenta el metabolismo CAM, como resultado de condiciones ambientales o del desarrollo (Andrade *et al.* 2007., Luttge, 2006).

Como se puede observar en la Figura 2.1, la fijación de CO_2 ocurre durante el día, y la acumulación de ácidos orgánicos ocurre durante la noche (Figura 2.2). Este comportamiento ocurre en las plantas con metabolismo CAM de reciclaje obligada, ya que la fijación de CO_2 es de tipo C_3 y la acumulación de ácidos orgánicos de tipo CAM. Este comportamiento es el mismo en condiciones hídricas óptimas y no óptimas.

Se necesitan hacer más estudios que midan la conductancia estomática durante el período de la noche, para evaluar un posible cierre estomático, y así poder concluir firmemente que *B. pliabilis* tiene un tipo de metabolismo CAM de reciclaje (cycling).

Nuestros resultados coinciden con lo reportado en *Peperomia camptotricha*, especie con metabolismo CAM de reciclaje (cycling). La acumulación de ácidos orgánicos fue mayor en plantas con suspensión de riego de dos semanas, en comparación con plantas con suspensión de riego de una semana y con plantas irrigadas. Además los ácidos orgánicos nunca descienden a cero, comportamiento similar al de nuestra investigación Sipes y Ting (1984).

El engrosamiento en la base del tallo, es una característica que le permite almacenar en grandes cantidades agua y fotosintatos, necesarios para realizar los procesos metabólicos, contribuyendo a la supervivencia de la planta ante condiciones adversas de humedad, a pesar de que disminuye la tasa fotosintética y como consecuencia el crecimiento vegetal.

REFERENCIAS

- Andrade, J.L., E. De La Barrera., C. Reyes-García., M.F. Ricalde., G. Vargas-Soto y J.C. Cervera (2007). El Metabolismo Ácido de las Crasuláceas: Diversidad, fisiología ambiental y productividad. *Sociedad Botánica de México*, 81, 37-50.
- Cushman, J. y H. Bohnert (1997). Molecular genetics of Crassulacean Acid Metabolism. *Plant Physiology*, 93, 1253-1260.
- Dodd, A.N., H. Griffiths., T. Taybi., J.C. Cushman y A.M. Borland (2003). Integrating diel starch metabolism with the circadian and environmental regulation of CAM in *Mesembrythemum crystallinum*. *Planta*, 216, 789-797.
- El-sharkawy, M., A. Hernández y C. Hershey (1992a). Yield stability of Cassava during prolonged mid-season water stress. *Experimental Agriculture*, 28, 165-174.
- El-sharkaway, M., S. Mejía y L. Cadavid (1992b). Potential photosynthesis of cassava as affected by growth conditions. *Crop Science* 32 ,1336-1342.
- Larcher, W. (2003). *Physiological Plant Ecology. Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. Springer, Berlín. 513 p.
- Lawlor, D. y G. Comic (2002). Photosynthesis carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell and Enviromental*, 25, 275-294.
- Luttge, U. (2004). Ecophysiology of Crassulacean Acid Metabolism. *Annals of Botany*, 93, 629-652.
- Milborrow B.V. (2001). The pathway of biosynthesis of abscisic acid in vascular plants: a review of the present state of knowledge of ABA biosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, 52, 1145-1164.
- Osmond C.B. (1978). Crassulacean Acid Metabolism: a curiosity in context. *Annual Review of Plant Physiology*, 29, 379-414.
- Patisthán-Pérez, J.R. Rodríguez-García., F. Zavala-García., D. Jasso-Cantú (2010). Conductancia estomática y asimilación neta de CO₂ en sábila (*Aloe vera* Tourn) bajo sequía. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 33, 302-314.
- Reyes, C. (2001). Ecofisiología de epífitas de selva baja caducifolia del género *Tillandsia*

- (Bromelaceae). Tesis licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 81 p.
- Sipes, D. L. y I. Ting (1984). Crassulacean Acid Metabolism and Crassulacean Acid Metabolism modifications in *Peperomia camptotricha*. *Plant Physiology*, 77, 59-63.
- Tezara, W., D. Martínez., E. Rengifo y A. Herrera (2003). Photosynthetic responses of the tropical spiny shrub. *Annals of Botany*, 92, 757-765.
- Vázquez-Díaz, E. (2010). Cambios de acidez en hojas del maguey *Agave salmiana* Otto ex salm-dyck dependientes de la edad de la hoja y la planta. Tesis de maestría. Colegio de postgraduados. Texcoco, Estado de México. 92 p.
- Zyalalov, A. (2004). Water flows in higher plants: physiology, evolution, and system analysis. *Plant Physiology*, 51, 547-555.

RESPUESTAS DE ALGUNAS VARIABLES FISIOLÓGICAS DE *Beaucarnea pliabilis* DESARROLLADAS EN TRES CONCENTRACIONES DE DIÓXIDO DE CARBONO

INTRODUCCIÓN

Diversas investigaciones han demostrado que las elevaciones de las concentraciones de CO₂, tienen efectos sobre el crecimiento y el desarrollo de las plantas, por el hecho de que se encuentran ligados al proceso de fotosíntesis. Al aumentar las concentraciones de CO₂, es reducida la constante competencia que existe entre el CO₂ y el O₂, por el sitio activo de RUBISCO, aumentado considerablemente la probabilidad de que el carbono se ligue al sitio, originando incrementos en las tasas fotosintéticas, la acumulación de carbohidratos y subsecuentemente la diferenciación celular, el crecimiento y desarrollo de las plantas (Del Pozo, 2001). Sin embargo si la tasa fotosintética sobrepasa la capacidad de las demandas, las plantas pueden reaccionar de diferentes maneras, como lo son: disminuyendo la tasa fotosintética, abriendo nuevos sitios de almacenamiento temporal entre tallos y hojas, utilizándose en demandas vegetativas y reproductivas pre-existentes, e iniciando nuevas demandas y acelerando el crecimiento de las ya existentes, para utilizar el exceso de fotosintatos (Stitt, 1991). Un ambiente rico en CO₂, puede servir para que ciertas plantas no desperdicien energía durante el proceso de fotosíntesis, en particular plantas con metabolismo C₃. En este tipo de plantas el alto requerimiento de la proteína RUBISCO, la elevada conductancia estomática y el elevado uso del agua, son factores importantes dependientes de la difusión del CO₂ (Cruz y Valdez, 2007; Ainsworth y Rogers, 2007).

El objetivo de este capítulo fue evaluar las tasas de fotosíntesis, conductancia estomática y transpiración en tres concentraciones de CO₂: 380, 760 y 1,140 ppm. Para poder aceptar la hipótesis planteada, en la que se presumía el supuesto aumento de la tasa fotosintética y la disminución en la conductancia estomática y transpiración, se hicieron curvas de luz en las plantas de cada uno de los tres tratamientos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Variables fisiológicas evaluadas

- Tasa de fotosíntesis (A), conductancia estomática (g_s) y transpiración (E).

Las mediciones se realizaron al finalizar el experimento, cercano a 14 meses de haber crecido las plantas en tres concentraciones de CO_2 a 380, 760 y 1,140 ppm. Las plantas evaluadas tenían una edad de 37 meses. A tres individuos por tratamiento (en cámaras de crecimiento) se les midió la actividad fotosintética, por medio de un analizador de gases en el infrarrojo (IRGA) LICOR® modelo 6400. Con el mismo aparato se midió la conductancia estomática y transpiración, con 10 diferentes intensidades de luz, en un rango de 50 a 2,800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Las condiciones ambientales de las cámaras durante los meses de medición se detallan en el Capítulo I.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Al inicio del experimento las mediciones de las variables fueron planteadas para hacerse en cuatro diferentes fechas, durante los 14 meses de duración, sin embargo por problemas de equipo (falla de aparato en los primeros meses) se tomó la decisión de hacer varias curvas de luz, en los diferentes tratamientos al finalizar el experimento, cuando las plantas tenían una edad de 37 meses. Se obtuvieron los siguientes resultados mostrados en la Figura 3.1:

Los análisis estadísticos Tukey ($P \leq 0.05$) aplicados a los resultados obtenidos, nos muestran que en la tasa fotosintética, hubo diferencia significativa en el tratamiento de 1,140 con respecto al de 380 ppm ($P=0.003$). Al igual en la conductancia estomática el tratamiento de 1,140 resultó diferente del tratamiento 380 ppm ($P=0.0001$). En la transpiración no se encontró diferencia estadística (Cuadro 3.1).

Los tratamientos de 760 y 1,140 ppm de CO_2 , obtuvieron valores de 7.003 y 9.153 respectivamente en la tasa fotosintética (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), superando a los valores del tratamiento testigo el cual fue de 4.249. La conductancia estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) del tratamiento con CO_2 de 1,140 ppm, seguido por el tratamiento de 760 ppm obtuvieron

valores menores (0.034 y 0.039 respectivamente), en comparación con el tratamiento testigo (0.046). De la misma manera que la conductancia estomática, la tasa de transpiración (E , $\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$) en el tratamiento de 380 ppm obtuvo los mayores valores (promedio de 1.300), seguido por el tratamiento de 760 ppm (1.232). Por su parte en el tratamiento de 1,140 ppm se presentaron los menores valores (1.158).

Cuadro 3.1. Tasa fotosintética (A), conductancia estomática (g_s) y transpiración (E) de plantas de *Beaucarnea pliabilis* bajo tres concentraciones de CO_2 , en respuesta a diferentes intensidades de luz. Los valores son el promedio de todas las intensidades de luz. Letras iguales no tienen diferencia estadística (Tukey $P < 0.05$).

(CO_2) ppm	Tasa fotosintética (A , $\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$)	Conductancia estomática (g_s , $\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$)	Transpiración (E , $\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$)
380	4.249 b	0.046 a	1.300 a
760	7.003 ab	0.039 a	1.232 a
1,140	9.153 a	0.034 b	1.158 a

Esto coincide con la mayoría de los estudios realizados en plantas y enriquecimiento de CO_2 atmosférico, como es el caso de un estudio en 16 especies entre las que se hallaban pastizales, especies de zonas desérticas y forestales. Los resultados encontrados fueron incrementos de un 40% en sus tasas fotosintéticas, en una concentración de CO_2 de 760 ppm (Ellsworth, 2004). Sin embargo en nuestro trabajo se encontró un aumento del 65%, a la misma concentración. Además estudios en plantas CAM monocotiledoneas como *Agave salmiana*, *Agave deserti*, *Agave vilmoriniana*, *Ananas comusus*, mostraron incrementos en las tasas fotosintéticas, al doble de la concentración de CO_2 actual (Graham y Nobel, 1996; Nobel P.S, 1996; Szarek, *et al.* 1987; Zhi, 1997).

En una atmósfera rica en CO_2 , el gradiente de concentración que existe entre el exterior y el interior de la hoja es mayor, y por lo tanto un mayor número de moléculas se difunden a través de los estomas, permitiendo suficiente fijación de carbono a pesar de presentar estomas más pequeños o tiempos de apertura estomáticos menores (Ainsworth y Long, 2005).

En cuanto a los estomas, se puede afirmar que funcionan como sensores de los niveles de CO₂ y que reaccionan abriendo o cerrando, debido mayormente al cambio en la concentración del CO₂ intercelular, más que al que se encuentra en la capa límite de la superficie de la hoja. Por lo anterior, al someter a las plantas a elevadas concentraciones de CO₂, el CO₂ intercelular incrementó (Figura 3.1) originando el cierre del estomático, disminuyendo las tasas de transpiración, sin afectar las altas tasas fotosintéticas alcanzadas por los altos niveles de CO₂ interno.

El incremento del carbono intercelular, originado por los aumentos en las concentraciones de CO₂ atmosférico (Figura 3.1), produjo una disminución de la conductancia estomática, muy probablemente por la propiedad intrínseca que poseen las células guarda de tener sensibilidad al carbono intercelular, evitando de esta manera la pérdida de humedad por transpiración. Además si aumenta la concentración de CO₂ se da un alza en la aparición de malato, lo que se traduce en el rápido incremento de los protones, bajando el pH citosólico. Esto inhibe las enzimas de la degradación del almidón. Cuando se agota la fuente de CO₂, los estomas se vuelven a abrir y vuelve a funcionar de nuevo todo el sistema (Heterington y Woodward, 2003).

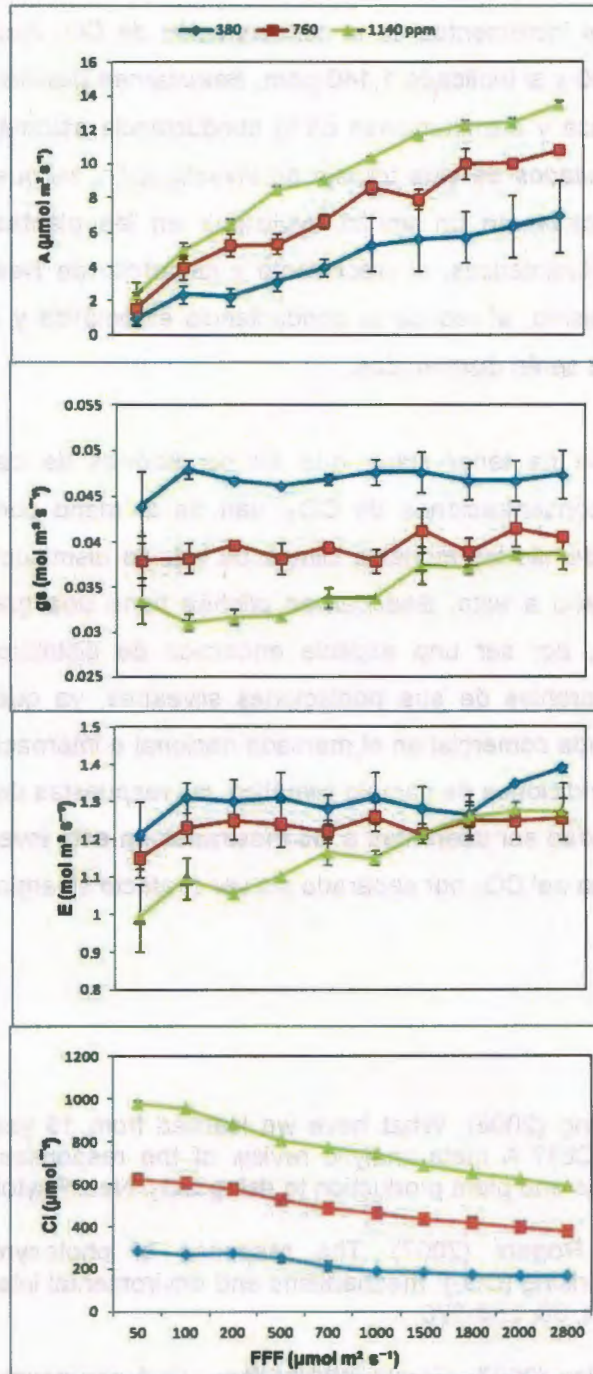


Figura 3.1. Tasa fotosintética (A), conductancia estomática (g_s), transpiración (E) y carbono intercelular (C_i) de plantas de *Beaucarnea pliabilis* bajo tres concentraciones de CO₂, en respuesta al flujo de fotones para la fotosíntesis (FFF). Cada punto representa el promedio de tres plantas \pm error estándar.

Como respuesta a los incrementos de la concentración de CO₂ actual o sea 380 ppm dados el duplicado 760 y el triplicado 1,140 ppm, *Beaucarnea pliabilis* mostró aumento en la actividad fotosintética y disminuciones en la conductancia estomática y transpiración. Con base en los resultados de este trabajo de investigación, se puede concluir que los aumentos del CO₂, causarían un efecto fertilizante en las plantas, debido a que al aumentar las tasas fotosintéticas, el crecimiento y desarrollo de *Beaucarnea pliabilis* se verá favorecido. Asimismo, al reducir la conductancia estomática y la transpiración, las pérdidas por humedad serán disminuidas.

Sin embargo se debe de tener claro, que en condiciones de cambio climático, los incrementos de las concentraciones de CO₂, van de la mano con el aumento de la temperatura, y que además los modelos climáticos indican disminuciones considerables de la humedad. Aunado a esto, *Beaucarnea pliabilis* tiene una gran susceptibilidad a cambios en el clima, por ser una especie endémica de distribución restringida con disminuciones considerables de sus poblaciones silvestres, ya que es una planta de ornato con alta demanda comercial en el mercado nacional e internacional. De tal manera que al presentarse condiciones de cambio climático, las respuestas de esta especie en su ambiente natural, podrían ser diferentes a los mostrados en esta investigación, en donde solo se evaluó el efecto del CO₂ por separado sin ver el efecto sinérgico del aumento de la temperatura.

REFERENCIAS

- Ainsworth, E. y S. Long (2005). What have we learned from 15 years of Free-Air CO₂ Enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytologist* 165, 351-372.
- Ainsworth, E. y A. Rogers (2007). The response of photosynthesis and stomal conductance to rising (CO₂): mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell and Environment*, 30, 258-270.
- Cruz B.M. y C.R. Valdez (2007). Efecto invernadero ¿Qué provocará en la productividad de los cultivos? *Temas de Ciencia y Tecnología*, 11, 41-49.
- Del Pozo-Rodríguez, P. Bases ecofisiológicas para el manejo de los pastos tropicales, 2001.
Disponble en: <http://www.isch.edu.cu/biblioteca/a>.
(Acceso enero 2011)

- Graham E.A. y P.S. Nobel (1996), Long term effects of a doubled atmospheric CO₂ concentration on the CAM species *Agave deserti*. *Journal of Experimental Botany*, 47, 61-69.
- Herrera, A., M. Fernández., E. Rengifo y W. Tezara (2001). Efecto de la concentración elevada de CO₂ sobre la fotosíntesis en especies tropicales. *Interciencia*, 26, 469-471.
- Hetherington, A.M. y F.I. Woodward (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424, 901-908.
- Knapp, A.K., E.P. Hamerynck., J.M. Ham y C.E. Owensby (1996). Responses in stomatal conductance to elevated CO₂ in 12 grassland species that differ in growth form. *Plant Ecology*, 15, 31-41.
- Nobel P.S. (1996). Responses of some North American CAM plants to freezing and doubled CO₂ concentrations: implications of global climate change for extending cultivation. *Journal of Arid Environments*, 34, 187-196.
- Nobel P.S. y T.L. Hartsock (1986). Short-term and long term responses of Crassulacean Acid Metabolism plants to elevated CO₂. *Plant Physiology*, 82, 604-606.
- Stitt, M. (1991). Rising CO₂ levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. *Plant, Cell and Environmental*, 14, 741-762.
- Szarek, S.R., P.A Holthe., I.P. Ting (1987). Minor physiological response to elevated CO₂ by the CAM plant *Agave vilmorianina*. *Plant Physiology*, 83, 938-940.
- Tali, D., M. Tjoelker., D. Ellsworth y P. Reich (2001). Leaf gas exchange responses of 13 prairie grassland species to elevated CO₂ and increased nitrogen supply. *New Phytologist*, 150, 405-418.
- Zhu J. D.P. Bartholomew., G. Goldstein (1997). Effect of elevated carbon dioxide on the growth and physiological responses of pineapple, a species with Crassulcean Acid Metabolism. *Journal of the American Society of Horticultural Science*, 122, 233-237.

**RESPUESTAS ANATÓMICAS FOLIARES DE *Beaucarnea pliabilis*
DESARROLLADAS EN TRES CONCENTRACIONES DE CO₂.**

INTRODUCCIÓN

Los estomas son pequeños poros en la superficie de las hojas y tallos, rodeados de un par de células guarda que controlan el flujo de gases, primordialmente el vapor de agua y el CO₂, entre el interior de la hoja y la atmósfera de la capa límite. El intercambio gaseoso es regulado por el control de la apertura del poro estomático y el número de estomas de la epidermis. La morfología, distribución y comportamiento de los estomas responde a un espectro de señales, tales como la intensidad de la luz, la concentración de CO₂ y hormonas endógenas de la planta (Heterington y Woodward, 2003).

La frecuencia estomática es convencionalmente expresada como densidad estomática (estomas por unidad de área), e índice estomático (densidad estomática/(densidad estomática+densidad epidérmica celular)*100). Diversos estudios han demostrado que con el incremento en la concentración de CO₂, la densidad estomática disminuye (Croxdale, 2000., Gray *et al*, 2002., Woodward, 2002., Heterington y Woodward, 2003). El decremento de la conductancia estomática es paralelo a la disminución de la densidad estomática (Romero *et al.*, 1993).

Las altas concentraciones de CO₂ pueden provocar un cambio en el número de estomas, debido a que se incrementan la tasa de difusión en la cavidad sub-estomática, y las plantas responden reduciendo el número y tamaño de sus estomas para reducir la pérdida de agua por transpiración, mientras mantienen los niveles de fotosíntesis. Aunque la respuesta de las plantas ante incrementos de CO₂ no es uniforme, es específico para cada especie (Royer, 2001., Woodward, 2002). En especies perennes resulta más complicada la observación de cambios anatómicos en corto tiempo, debido al ciclo de vida largo que presentan.

Los efectos del aumento en la concentración de CO₂ en el desarrollo estomático, han

sido estudiados con datos proxy al estado fósil de especies extintas, y con plantas desarrolladas en cámaras de crecimiento, con la finalidad de poder inferir las posibles consecuencias de un cambio climático futuro (Crowley y Berner, 2001).

El presente capítulo tiene la finalidad de evaluar la densidad y condiciones de los estomas de las hojas de plantas juveniles de *Beaucarnea pliabilis*, crecidas en tres concentraciones de CO₂ ambiental; a 380 760 y 1140 ppm durante 14 meses.

MATERIALES Y MÉTODOS

Esta parte del experimento se realizó a los 37 meses de edad de las plantas, al finalizar el experimento de crecimiento, tras 14 meses de haberlas sometido a diferentes concentraciones de CO₂; 380, 760 y 1,140 ppm CO₂ respectivamente. Con el fin de evaluar posibles efectos del CO₂ a nivel anatómico foliar, en la densidad y área de estomas de las plantas empleadas. Para realizar esto se tomaron impresiones de la superficie adaxial y abaxial de las hojas nuevas, de tres plantas por cada tratamiento; Se aplicó una gota de pegamento (Cianoacrilato de etilo; nombre comercial Kola Loka) en un portaobjetos por planta y tratamiento, se presionó la parte media de la hoja (hojas superiores de la planta) y se dejó secar por cinco minutos. Todas las muestras fueron observadas y fotografiadas en un microscopio con los objetivos 10x y 40x, y posteriormente la densidad y área estomática fueron determinadas por medio del programa Celera Scope, realizado *ex profeso* para mediciones microscópicas. Por medio de una reglilla graduada se calculó el área de observación, el cual fue 0.045 mm.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los Cuadros 4.1 y 4.2 contienen los resultados obtenidos:

En la densidad estomática el tratamiento de 760 ppm de CO₂, disminuyó en la superficie adaxial y abaxial (9.22 y 4.22% respectivamente), con respecto al tratamiento de 380 ppm de CO₂. El tratamiento de 1,140 ppm también disminuyó en ambas superficies, 16.99 y 32.95% adaxial y abaxial respectivamente (Cuadro 4.1, figura 4.1). A pesar de que en los dos tratamientos se observaron disminuciones, solo en el de 1,140 ppm de la superficie

adaxial, se obtuvieron diferencias significativas con respecto al tratamiento de 380 ppm ($P=0.0001$), y con el tratamiento de 760 ppm de CO_2 ($P= 0.001$), de acuerdo a los análisis estadísticos Tukey ($p\leq 0.05$) aplicados.

Cuadro 4.1. Densidad estomática de la superficie adaxial y abaxial de la hojas de la parte superior de las plantas de *Beaucarnea pliabilis*, bajo tres concentraciones de CO_2 (380, 760 y 1,140 ppm). Los valores son el promedio de tres plantas \pm error estándar. El área de observación es de 0.045mm. Letras diferentes tienen diferencia significativa (Tukey $p < 0.05$). \S Los porcentajes de incremento son con respecto al control.

Superficie adaxial		
CO ₂ (ppm)	Número de estomas/área observación (0.045mm)	Incremento (%)
380	75.9 \pm 1.95 a	-
760	68.9 \pm 5.37 a	-9.22 \S
1,140	63.0 \pm 2.89 b	-16.99 \S
Superficie abaxial		
380	92.4 \pm 3.65 a	-
760	88.5 \pm 5.62 a	-4.22 \S
1,140	62.6 \pm 4.39 b	-32.25 \S

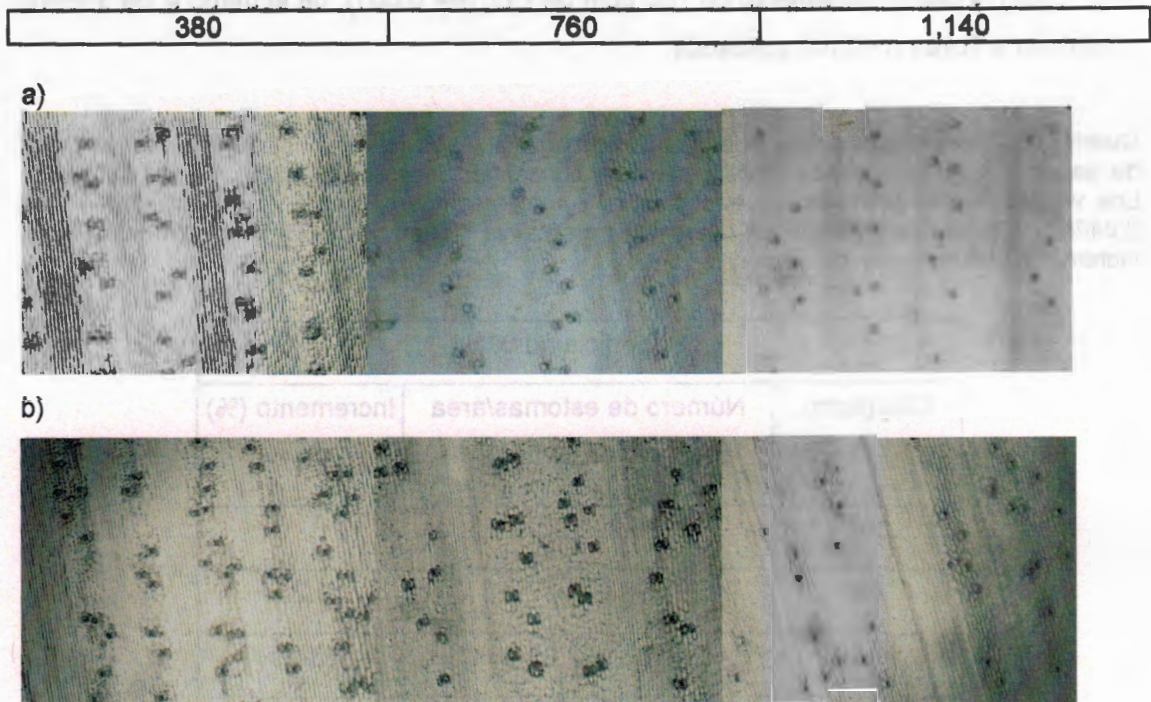


Figura 4.1. Estomas al microscopio óptico (10x), en: a) superficie adaxial y b) superficie abaxial de hojas de plantas de *Beaucarnea pliabilis* crecidas en tres concentraciones de CO₂, 380, 760 y 1,140 ppm de CO₂.

El área del poro estomático disminuyó en el tratamiento de 760 ppm, 3.84 y 13.27% en la superficie adaxial y abaxial respectivamente. El tratamiento de 1,140 ppm disminuyó 1.09% en la superficie adaxial, y en la abaxial 30.80%, resultando esta última es estadísticamente diferente ($P=0.008$) con respecto al tratamiento de 760 ppm y con el I tratamiento control (Cuadro 4.2, Figura 4.2).

Cuadro 4.2. Área del poro estomático de la superficie adaxial y abaxial, de la hoja superior de plantas de *Beaucarnea pliabilis*, bajo tres concentraciones de CO₂ (380, 760 y 1,140 ppm). Los valores son el promedio de tres plantas ± error estándar. Letras diferentes tienen diferencia significativa (Tukey p < 0.05). † Los porcentajes de incremento son con respecto al control.

Superficie adaxial		
CO ₂ (ppm)	Área estomática (μ)	Incremento (%)
380	1.82±0.25 a	-
760	1.75±0.11 a	-3.84
1,140	1.8±0.08 a	-1.09
Superficie abaxial		
380	2.11±0.15 a	-
760	1.83±0.16 a	-13.27 †
1,140	1.46±0.19 b	-30.80 †

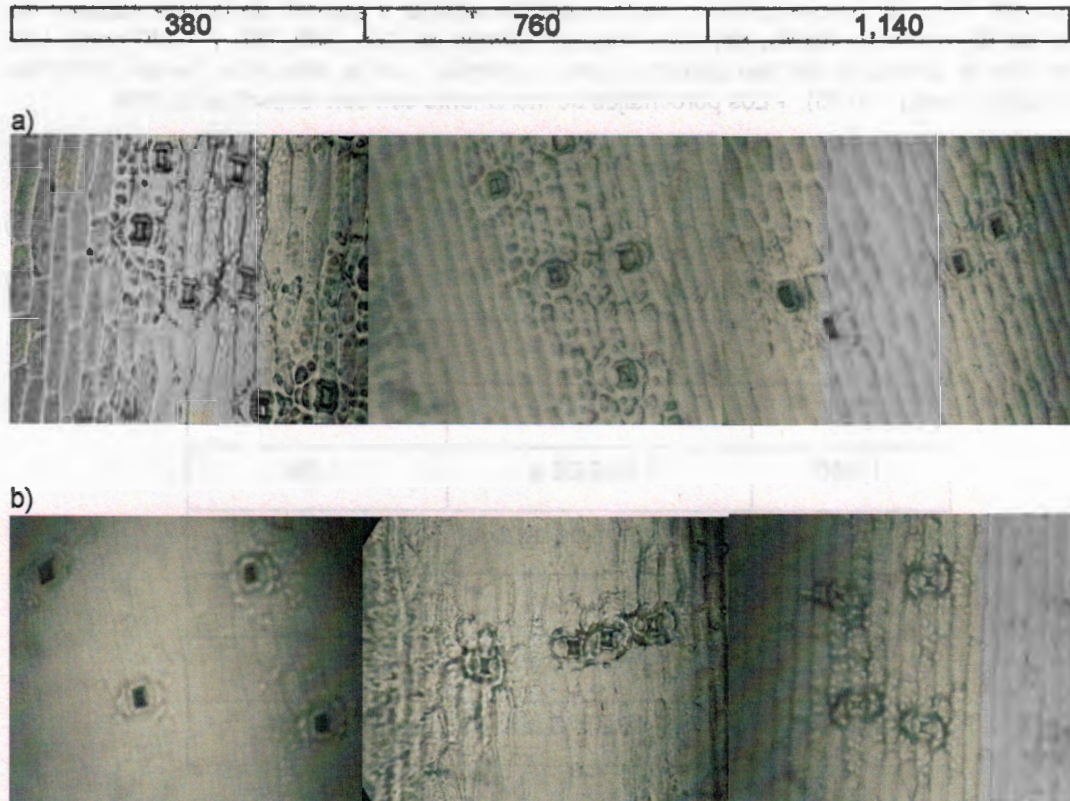


Figura 4.2. Estomas al microscopio óptico (40x), en: a) superficie adaxial y b) superficie abaxial de hojas de plantas de *Beaucarnea pliabilis* crecidas en tres concentraciones de CO₂, 380, 760 y 1,140 ppm de CO₂.

Algunos trabajos reportan que cambios en la concentración de CO₂, puede causar modificaciones en la anatomía foliar (Dickison, 2000). Diversas son las especies en las que se muestra disminuciones en la densidad y área estomática, con incrementos de las concentraciones de CO₂ (Dickison, 2000). Beerling y Royer (2002) sugieren que en hojas nuevas hay decrementos de la densidad estomática con incrementos de CO₂ de 600 ppm en adelante.

En un estudio en el que se analizaron 100 especies se encontró que el 60%, mostraron reducciones en la densidad estomática del 9%, cuando crecieron a 700 ppm de CO₂ (Woodward y Kelly, 1995 citado por Woodward, 2002). En otro experimento, 63 plantas de *Arabidopsis thaliana* fueron sometidas a elevado CO₂. Los resultados muestran decrementos del 11% de la densidad estomática (Gray *et al.*, 2000). En nuestro grupo de trabajo, Polanco (2008) encontró disminuciones del 17.44% en la densidad estomática en

las especies de palmas, *Thrinax radiata*, *Coccothrinax readii* y *Chamaedorea oblongata* cuando éstas crecieron durante año y medio a una concentración de 760 ppm de CO₂, comparadas con las plantas a la concentración actual de CO₂. De las tres especies, es importante resaltar que en la selva baja subperennifolia costera de Quintana Roo (cercana a Akumal), las dos primeras comparten hábitat con *Beaucarnea pliabilis* por lo que son un buen punto de referencia.

En conclusión, los tratamientos con 760 y 1,140 ppm de CO₂ ocasionaron una disminución en la densidad y área estomática tanto en la superficie adaxial como abaxial, con respecto al tratamiento control. Tales disminuciones representan una aclimatación de la conductancia estomática epidérmica, como resultado de los aumentos en las concentraciones de CO₂ (Konrad *et al.*, 2008). La base de esto se sustenta en que al aumentar el carbono intercelular, como consecuencia del incremento en la concentración de CO₂ atmosférico, el suministro de CO₂ es más eficiente y rápido por la mayor diferencia de presión parcial que se origina entre la hoja y el aire, por lo tanto la difusión del CO₂ ocurre con mayor velocidad. Lo anterior da como resultado un decremento en la densidad y área estomática, por el hecho de que estos posibilitan el intercambio de gases entre la hoja y la atmósfera (Collatz *et al.*, 2000).

REFERENCIAS

- Crowley, T. J y R. A. Berner (2001). CO₂ and climate change, *Science*, 292, 870–872.
- Croxdale J.L. (2000). Stomatal patterning in angiosperms. *American Journal of Botany*, 87, 1069–1080.
- Dickison, W.C. (2000). *Integrative Plant Anatomy*, Harcourt Academic Press, San Diego, 533 p.
- Gray, J.E., G.H. Holroyd., F.M. Van der Lee., A.R. Bahrami., P.C. Sijmons., F.I. Woodward., Sxhuch W., Heterington A.M (2000). The HIC signaling pathway links CO₂ perception to stomal development. *Nature*, 408, 713-716.
- Hetherington, A.M y F.I. Woodward (2003). The role of stomata in sensing and driving enviromental change. *Nature*, 424, 901-908.
- Polanco, G. (2008). Cambios anatómicos y fisiológicos de cuatro especies de palmeras yucatenenses, como respuesta al aumento de la concentración de CO₂, en

condiciones controladas. Tesis de maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán. México. 139 p.

Romero-Aranda, R., R Cantó-Garay y P.F Martínez (1993). Distribution and density of stomata in two cultivars of *Gerbera jamesonii* and its relation to leaf conductance. *Scientia Horticulturae*, 58, 167-173.

Royer, D.L. (2001). Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO₂ concentration, *Review of Paleobotany and Palynology*, 114, 1–28.

Woodward, F (2002). Potential impacts of global elevated CO₂ concentrations on plants. *Plant Biology*, 5, 207-211.

RESPUESTAS DE ALGUNAS VARIABLES DE CRECIMIENTO DE *Beaucarnea pliabilis* DESARROLLADAS EN TRES CONCENTRACIONES DE CO₂.

INTRODUCCIÓN

Se espera que el incremento de la concentración de CO₂ siga en aumento los próximos años. El incremento en la concentración de CO₂ puede aumentar el crecimiento y desarrollo de las plantas, por el hecho de que un ambiente rico en CO₂ incrementa la tasa fotosintética de los vegetales y produce el cierre parcial de los estomas, reduciendo la pérdida de agua por transpiración (Mota *et al.*, 2010).

Las altas tasas fotosintéticas proporcionan más fotosintatos para el crecimiento de las plantas, y favorece el desarrollo de nuevas demandas, incrementando la iniciación y expansión de las hojas, relacionada con la ampliación de las células de las hojas, más que con la producción celular. Los cambios morfológicos más comunes en las plantas son: el incremento del tamaño de la hoja, área foliar que a su vez provoca incrementos en el índice de área foliar, grosor de la hoja, ramificación, longitud del tallo y raíz (Beerling y Woodward, 1995).

La respuesta de crecimiento ante elevaciones de CO₂ depende de la especie de planta, y del tipo metabólico fotosintético que desarrolle, además de algunos factores ambientales. Inherentemente la respuesta de las plantas de lento crecimiento ante el enriquecimiento de CO₂, es más débil a comparación de las plantas con crecimiento rápido (Poorter y Pérez, 2002).

Las plantas con metabolismo C₃ se caracterizan por abrir sus estomas durante el día para absorber CO₂, provocando una pérdida de agua por transpiración. Para evitar la deshidratación cierran sus estomas, originado una disminución de la fotosíntesis. Además la enzima RUBISCO, cataliza la fijación de O₂ cuando la concentración de CO₂ es baja, disminuyendo la fijación de CO₂, como consecuencia de esto surgieron los mecanismos CAM y C₄, incluso en plantas acuáticas. Las plantas C₃ podrían ser las más beneficiadas al ocurrir un aumento en la concentración de CO₂, por los motivos anteriormente mencionados (Mota *et al.*, 2010).

El motivo de la realización del tema de este capítulo es evaluar el efecto sobre las plantas crecidas en las tres diferentes concentraciones de CO₂ a lo largo de todo el proceso experimental durante los 14 meses. Estos resultados nos indican que existe un efecto fertilizante del CO₂ sobre plantas juveniles de *B. pliabilis*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para alcanzar las metas propuestas en esta fase del trabajo se llevaron a cabo los siguientes procedimientos:

Cálculo de producción foliar

El incremento foliar se obtuvo contando la totalidad de hojas completamente desarrolladas, de tres plantas juveniles por tratamiento. Las hojas utilizadas para la determinación de todas las variables fueron de la parte superior de la planta, debido a que son las que han estado por más tiempo expuestas a condiciones de altas concentraciones de CO₂. Para la longitud, ancho y área foliar se utilizaron tres hojas procedentes de tres plantas juveniles por cada uno de los tratamientos. El área foliar fue obtenida por medio del medidor de área LI-COR® modelo LI-3100, este aparato utiliza un método electrónico de aproximación rectangular, para medir el área de la hoja. Tiene dos componentes, la cabeza de escaneo y la consola de lectura. Las mediciones se hicieron a los 24, 29, 33 y 37 meses de edad de los individuos seleccionados. Para este experimento se asignaron cinco plantas en cada tratamiento, solo se emplearon tres debido a que se dejaron dos de reserva por cualquier imprevisto.

Peso seco

A los 37 meses de edad de la planta, se determinó el peso seco de tres plantas por tratamiento (380, 760 y 1140 ppm de CO₂), sus hojas, vástago y raíz se colocaron por separado en bolsas de papel estraza y se colocaron en el interior de una estufa FELISA, modelo FE-293 AD, durante 15, 20 y 30 días respectivamente, a una temperatura de 80°C hasta que se estabilizara el peso. Después se determinó el peso seco en una balanza granataria digital (Ohaus, con una precisión de ± 1mg).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En los resultados se puede observar que todas las variables de crecimiento evaluadas, obtuvieron mayores valores conforme ascendía la concentración de CO₂ en el medio de crecimiento. La mayoría de las variables presentaron diferencia estadística significativa (Tukey; p<.05). Lo anterior se aprecia en el siguiente Cuadro 5.1.

Cuadro 5.1. Incremento, longitud, ancho y área foliar de plantas de *Beaucarnea pliabilis*, desarrolladas en tres concentraciones de CO₂ (380, 760, 1,140 ppm). Los valores son el promedio de tres plantas ± error estándar. † Los porcentajes de incremento son con respecto al control.

CO ₂ (ppm)	Edad (meses)				Incrementos	
	24	29	32	37		%
Incrementos foliares						
380	34.4±3.33	43.2±3.61	50.6±2.22	55.6±3.07	21.20 b	-
760	32.65±3.23	55.2±2.48	64.8±1.91	70.0±1.41	37.40 b	76.41 †
1140	34.00±3.49	63.8±3.15	72.4±1.04	75.8±0.77	41.80 a	97.16 †
Longitud (cm)						
380	53.83±4.86	55.67±4.53	57.61±4.06	62.5±4.09	8.67 b	-
760	59.61±2.23	65.17±2.77	70.78±2.56	73.28±1.79	13.67 ab	57.67 †
1140	55.00±2.43	58.78±3.25	63.33±2.94	70.07±1.43	15.07 a	73.82 †
Ancho (cm)						
380	.83±0.06	.97±0.03	1.09±0.04	1.16±0.03	0.33 bc	-
760	.96±0.09	1.06±0.09	1.19±0.08	1.33±0.07	0.37 a	13.56 †
1140	.89±0.03	1.06±0.06	1.23±0.04	1.37±0.03	0.48 a	45.45 †
Área (cm)						
380	23.65±2.61	27.64±2.89	32.59±1.91	36.69±2.5	13.04 a	-
760	30.98±26.42	37±4.31	45.52±4.16	52.75±3.53	21.77 b †	66.95 †
1140	26.42±2.02	33.84±3.72	42.1±3.43	51.71±2.33	25.29 b †	93.94 †

Los análisis estadísticos Tukey ($p < 0.05$) mostraron los siguientes resultados: En incrementos foliares los tratamientos 760 y 1,140 ppm fueron diferentes estadísticamente con respecto al tratamiento 380 ppm de CO_2 ($P=0.0001$ y 0.0001 , respectivamente). También en longitud foliar los tratamientos de 760 y 1,140 ppm mostraron diferencia estadística con respecto al tratamiento de 380 ppm de CO_2 ($P=0.0001$ y 0.000 , respectivamente). En ancho foliar el tratamiento de 1,140 ppm fue diferente a los tratamientos de 760 y 380 ppm de CO_2 . En el área foliar los tratamientos de 760 y 1,140 ppm fueron diferentes del tratamiento de 380 ppm de CO_2 . Los tratamientos de 760 y 1,140 ppm de CO_2 manifestaron los siguientes incrementos: En Incrementos foliares 76.41 y 97.16%, en longitud 57.67 y 73.82%, ancho 13.56 y 45.45% y área foliar 66.95 y 93.94% correspondientemente.

Acumulación biomasa (peso seco)

En el cuadro 5.2 se presentan los resultados de la acumulación de peso seco, de cada una de las partes de las plantas de *Beaucarnea pliabilis*, evaluado al finalizar el experimento cuando las plantas tenían una edad de 37 meses. Estos resultados nos permiten observar que los tratamientos de 760 y 1,140 ppm presentaron incrementos con respecto al tratamiento de 380 ppm, en el peso seco total (109.06 y 195.88% respectivamente) así como por cada una de las partes de la planta. En raíz, el peso seco se incrementó 110.57 y 176.93% respecto a las de 380 ppm, en tallo, 83.95 y 297.18% y en hoja 24.84 y 150% (Cuadro 5.2). Los tratamientos de 760 y 1,140 ppm mostraron diferencia significativa con respecto al tratamiento control, en todas las partes evaluadas. En las figuras 5.1 y 5.2, se ve claramente la tendencia al incremento conforme aumentaban las concentraciones de CO_2 del peso seco total, así como de cada una de las partes de la planta.

Cuadro 5.2. Peso seco a los 37 meses de edad, de plantas de *Beaucarnea pliabilis* en tres concentraciones CO₂ (380, 760 y 1,140 ppm). Los valores son el promedio de tres plantas ± error estándar. Letras diferentes tienen diferencia significativa (Tukey p < 0.05). ‡ Los porcentajes de incremento son con respecto al control.

CO ₂ (ppm)	Peso seco (g)	Incremento (%)
Raíz		
380	9.18±1.2 b	-
760	20.64±1.6 a	124.84 ‡
1140	22.95±1.8 a	150.00 ‡
Tallo		
380	6.53±3.3 c	-
760	12.01±0.8 b	83.95 ‡
1140	25.93±2.1 a	297.18 ‡
Hoja		
380	12.67±1.3 c	-
760	26.69±2.5 b	110.57 ‡
1140	35.10±2.9 a	176.93 ‡
Total		
380	28.38±2.7 c	-
760	59.34±2.8 b	109.06 ‡
1140	83.98±3.1 a	195.88 ‡

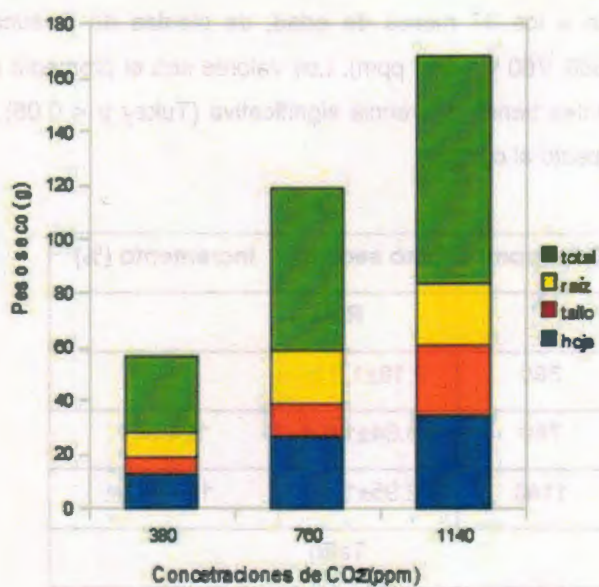


Figura 5.1. Peso seco a los 37 meses de edad de plantas de *Beaucarnea pliabilis*, desarrolladas en tres concentraciones de CO₂. Las barras representan el promedio de tres plantas.

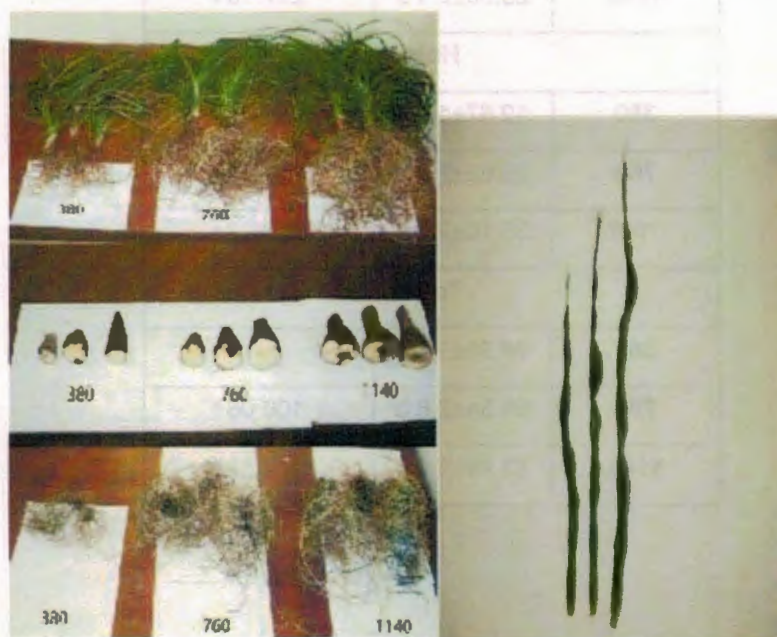


Figura 5.2. Plantas, tallos, raíces y hojas de *Beaucarnea pliabilis* en tres concentraciones de CO₂, (380, 760 y 1,140 ppm), antes de ser sometidos a la determinación de peso seco.

En todas las variables evaluadas tanto foliares como las de biomasa, se tuvieron incrementos considerables de los dos tratamientos de CO₂ aumentado, resultando con

valores mayores los del tratamiento de 1,140 ppm. En una investigación realizada en árboles de naranjo, el volumen del tronco y la biomasa de la raíz fueron 2.79 y 2.75 veces más grande, en concentraciones de 700 ppm de CO₂ (Sherwood y Kimball, 1992). Por su parte las investigaciones de Huges (2000), Long *et al.* (2006), Poorter y Pérez (2002) también están de acuerdo con el incremento del crecimiento en las plantas por los efectos del CO₂. El aumento de la producción de hidratos de carbono, originan la expansión de las células en empalizada, provocando el aumento del peso y crecimiento de plantas C₃ (Lawlor y Mitchell, 1991).

Se espera que la productividad de las plantas C₃ incrementen un 30%, a una concentración de CO₂ duplicada a la actual (Streck, 2005). El aumento del crecimiento se encuentra ligado al proceso de fotosíntesis, que en gran medida determina la productividad y el rendimiento de las plantas. La fotosíntesis es la vía por la cual las plantas acumulan la materia orgánica, en forma de biomasa. En este proceso químico fundamental, las plantas captan moléculas de CO₂ de la atmósfera, con ayuda de la energía lumínica visible, estas moléculas penetran hacia el interior de la planta a través de los estomas y termina por llegar a los cloroplastos, obteniendo como resultado la producción de hidratos de carbono. Cada vez que penetran moléculas de CO₂ a la planta se pierden de 100 a 400 moléculas de agua. En un ambiente enriquecido con CO₂, estos problemas disminuyen porque la apertura estomática es reducida, por el aumento de la concentración del carbono intercelular. Además un ambiente rico en CO₂ mejoraría la actividad fotosintética en plantas del tipo C₃, por la reducción de la fotorrespiración (Cruz y Valdez, 2007).

REFERENCIAS

- Beerling D.J y F.I. Woodward (1995). Stomatal responses of variegated leaves to CO₂ enrichment. *Annals of Botany*, 75, 507-511.
- Cruz-Borrueal, M. y R. Valdez-Carmenate (2007). Efecto invernadero. ¿Qué provocará en la productividad de los cultivos?. *Temas de Ciencia y Tecnología*, 11, 41-44.
- Lawlor D.W y A.C. Mitchell (1991). The effects of increasing CO₂ on crop photosynthesis and productivity: a review of field studies. *Plant, Cell and Environment*, 4, 807-818.

Mota C., C Alcaraz-López., M. Iglesias., M.C. Martínez-Ballesta y M. Carvajal (2010). Investigación sobre la absorción de CO₂ por los cultivos más representativos de la región de Murcia.

Disponible en: www.lessco2.es

(Acceso 10 diciembre 2009).

Poorter H y M. Pérez-Soba (2002). The earth system: biological and ecological dimensions of global environmental change. Encyclopedia of Global Environmental Change. John Wiley Sons, Ltd, Chichester. pp. 3-7.

Sherwood B.I y B.A. Kimball (1992). Effects of Atmospheric CO₂ Enrichment on Photosynthesis, Respiration, and Growth of Sour Orange Trees. Plant Physiology, 99, 341-343.

Streck N.A (2005). Climate change and agroecosystems: the effect of elevated atmospheric CO₂ and temperature on crop growth, development, and yield. Ciencia Rural, Santa María, 35, 730-740.

DISCUSIÓN GENERAL

En esta investigación las concentraciones de 760 y 1,140 ppm de CO₂, mostraron los siguientes resultados: aumento en la tasa fotosintética, disminuciones en la conductancia estomática, transpiración y en las variables anatómicas área y densidad estomática. Las variables de crecimiento, incremento, longitud, ancho y área foliar obtuvieron aumentos, al igual que el peso seco de hojas, tallo y raíz, estos incrementos son con respecto al tratamiento control de 380 ppm de CO₂. Además se determinó que el tipo metabólico fotosintético es de tipo CAM de reciclaje (cycling).

El género *Beaucarnea* es muy importante en las zonas cálidas semiáridas donde se distribuyen todas sus especies. *Beaucarnea plibialis* es la especie que ocupa la mayor superficie de distribución, ya que se encuentra en diferentes tipos de vegetación de norte a sur en la Península de Yucatán. Sin embargo, son muy pocos los estudios realizados en el aspecto fisiológico de esta especie. Las diferentes características morfológicas de su tallo y hojas, las cuales le permiten soportar las condiciones adversas presentes en su hábitat natural. Además esta especie crece en sustratos rocosos, donde se presentan altas temperaturas y radiación solar, períodos de sequía pronunciados, condiciones ambientales muy similares a las presentadas en las plantas con Metabolismo Ácido de las Crasuláceas (CAM). Las plantas CAM abren sus estomas durante la noche para fijar el CO₂, y evitar las pérdidas de agua por transpiración. Por medio de la medición de la asimilación del CO₂, conductancia estomática y transpiración, así como de la titulación de extractos de tejidos foliares, se puede determinar el tipo metabólico fotosintético.

Beaucarnea plibialis muestra un comportamiento distintivo de las plantas con metabolismo CAM de reciclaje (cycling). Los estomas de estas plantas permanecen abiertos durante el día (como en la fotosíntesis C₃), pero acompañado de la re-fijación de CO₂ derivado de la respiración durante la noche (Cushman y Bohnert, 1997). Este mecanismo le permite utilizar el CO₂ aún en condiciones extremas de sequía cuando los estomas se cierran para evitar pérdidas de agua. Es posible que la acumulación nocturna de ácidos también contribuya a generar un gradiente osmótico que permita transportar agua durante la noche al tallo (Martín *et al.* 1996).

La productividad de las plantas C_3 puede verse beneficiada por los incrementos en las concentraciones de CO_2 , ya que esto impactaría directamente en el proceso fotosintético, aumentando las tasas de asimilación de CO_2 , reduciendo la conductancia estomática y por lo tanto disminuyendo las pérdidas de agua por transpiración (Aiken, 2009., Poorte y Pérez, 2002). Los aumentos en las tasas fotosintéticas en plantas C_3 por incrementos en las concentraciones del CO_2 , puede ser atribuido al aumento de la eficiencia de RUBISCO en las células del mesófilo. La actividad de la fotosíntesis es un proceso fisiológico primario de la producción de biomasa. Cualquier alteración en este proceso, puede producir cambios en la acumulación de biomasa (Long, 2004).

Nuestros resultados coinciden con diversos estudios, en los que se observaron incrementos en el crecimiento de las plantas por los efectos del CO_2 , Long *et al.* (2006), Huges (2000), Poorter y Pérez (2002) y Stanley *et al.* (2000), son solo algunos de ellos.

Algunos estudios sugieren que la reducción de la densidad estomática, es un mecanismo para reducir la conductancia estomática en respuesta al aumento de la concentración de CO_2 (Royer, 2001). El intercambio gaseoso entre la planta y la atmosfera es controlado por la densidad estomática y la apertura del poro estomático (Serna, 2008). Altas concentraciones de CO_2 pueden provocar una disminución del tamaño del poro estomático y de la densidad estomática (Heterington y Woodward, 2003). Las elevaciones de las concentraciones de CO_2 incrementan la tasa de difusión en la cavidad sub estomática, y las plantas responden reduciendo el número y tamaño de sus estomas para reducir la pérdida de agua por transpiración mientras mantiene los niveles de fotosíntesis (Taiz y Zeiger, 2001).

Se espera que al ocurrir un cambio climático, la concentración de CO_2 y la temperatura aumenten, y las precipitaciones disminuyan. *B. pliabilis* ante estos cambios pudiera responder fisiológicamente de la siguiente manera: la tasa fotosintética aumentaría y conductancia estomática y transpiración disminuirían, debido a que al incrementar la concentración de CO_2 , el carbono intercelular aumenta, y la conductancia estomática disminuye originando menores tasas de transpiración, además la densidad y área estomática también disminuyen. Sin embargo, las altas temperaturas producirían la inhibición de RUBISCO, la principal enzima fijadora de carbono en *B. pliabilis*. La sequía contribuiría a disminuir significativamente la fijación de CO_2 por el cierre estomático, como

se observó en el tratamiento sin aplicación de riego. La forma incipiente de fotosíntesis CAM exhibida, puede contribuir a asegurar su supervivencia ante sequías prolongadas, y mejorar sus relaciones hídricas. Sin embargo la fijación de CO₂ es demasiada baja para contribuir al crecimiento y reproducción.

Una respuesta de *B. pliabilis* a los efectos del CO₂ fue el incremento del crecimiento. Esto es algo muy importante, ya que se podría desarrollar plantas en invernaderos con suministro de CO₂, y así obtener plantas de mayor tamaño en menor tiempo. De esta manera se lograría contribuir a la disminución de sus poblaciones por la extracción desmedida de juveniles y adultos de esta especie, actividad que actualmente se lleva a cabo.

CONCLUSIONES GENERALES

Con base en todos los experimentos realizados a lo largo de este trabajo, se ha podido concluir que en su desempeño, las plantas juveniles de *Beaucarnea pliabilis* sometidas a experimentación conforme las concentraciones de CO₂ son más altas, ocurrieron:

- Aumentos en las tasas fotosintéticas.
- Decrementos en las tasas de conductancia estomática y transpiración.
- Disminuciones de la densidad y área estomática.
- Aumentos en el número, largo, ancho y área foliar.
- Aumento del peso seco

La ruta metabólica fotosintética de las plantas juveniles de *Beaucarnea pliabilis* es de tipo CAM de reciclaje (cycling).

- *Beaucarnea pliabilis* es una especie altamente resistente a la sequía, debido a las características morfológicas que presenta, tales como el engrosamiento en la parte inferior del tallo y cierta succulencia en sus hojas .
- Los aumentos en las concentraciones de CO₂ favorecieron el crecimiento de la especie, bajo condiciones controladas de humedad y temperatura.
- Existe una correlación de las variables fisiológicas con las anatómicas, y con las variables de crecimiento.

PERSPECTIVAS

En relación al estudio de *Beaucarnea pliabilis* falta mucho por hacer. La ruta metabólica fotosintética en plantas juveniles, de acuerdo con los resultados es del tipo CAM de reciclaje (cycling). Sin embargo sería importante corroborarlo por medio de la metodología de isotopos de carbono y/o mediante la medición de intercambio gaseoso durante 24 horas, en diferentes fenofases de la especie y en distintas condiciones ambientales. Además hacer cortes histológicos de diferentes partes de la planta, para identificar estructuras características de algún tipo de metabolismo específico.

Por otra parte, es elemental estudiar los efectos de diferentes temperaturas, en las variables fisiológicas, anatómicas y de crecimiento aquí evaluadas, y así poder tener una visión más clara de los posibles efectos de un cambio climático en esta especie.

REFERENCIAS

- Aiken, R. (2009). Climate change impacts on crop growth in the central high plains. Proceedings of the 21st Annual Central Plains Irrigation Conference. (Actualizado 2009).
Disponible en: <http://www.ksre.k-state.edu/irrigate/OOW/P09/Aiken09.pdf>
Acceso 25 octubre 2011.
- Cushman, J. y H. Bohnert (1997). Molecular genetics of Crassulacean Acid Metabolism. *Plant Physiology*, 93, 1253-1260.
- Hetherington A.M y F.I. Woodward (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424, 901-908.
- Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent?. *Trends Ecology Evolution*, 15, 56-61.
- Long, S.P., E.A. Ainsworth, A.D. Leakey, J. Nosberger y D.R.Ort (2006). Food for Thought: Lower-Than-Expected Crop Yield Stimulation with Rising CO₂ Concentrations. *Science*, 312, 1918-1921.
- Long, S.P., E.A. Ainsworth, A. Rogers y D.R Ort. (2004). Rising atmospheric carbon dioxide: plants face the future. *Plant Biology*, 55, 591-628.
- Martín, C.E. (1996). Putative causes and consequences of recycling CO₂ via Crassulacean Acid Metabolism. Springer-Verlag, 114, 192-203.

- Poorter, H. y M. Pérez-soba (2002). Plant growth a elevated CO₂. The Earth system: biological and ecological dimensions of global environmental change. Encyclopedia of Global Environmental change. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester. pp. 489–496.
- Royer, D.L. (2001). Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO₂ concentration. Review of Paleobotany and Palynology, 114, 1-28.
- Serna, L. (2008). Drawing the future Stomatal response to CO₂ levels. Plant Signal Behavior, 3(4), 214-217. Song, L., J. Wu., C. Li., S. Peng y B. Chen (2009). Different responses of invasives and native species to elevated CO₂ concentration. Acta Oecologica, 35, 128-135.
- Stanley, D.S., T.E. Huxman, S.F. Zitzer., T.N. Charlet., D.C Housman., J.S Coleman., L.K. Fenstermaker., J.R. Seeman y R. S. Nowak (2000). Elevated CO₂ increases productivity and invasive species success in an arid ecosystem. Nature, 408, 79-82.
- Taiz, L y E. Zeiger (2006). Plant Physiology (4th ed). Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachussets. 559p.

