

## CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA Y ASIMILACIÓN NETA DE CO<sub>2</sub> EN SÁBILA (*Aloe vera* Tourn) BAJO SEQUÍA

### STOMATAL CONDUCTANCE AND CO<sub>2</sub> UPTAKE RATE IN SABILA (*Aloe vera* Tourn) UNDER DROUGHT

Juan Patishtán Pérez<sup>1</sup>, Raúl Rodríguez García<sup>2\*</sup>, Francisco Zavala García<sup>3</sup> y Diana Jasso Cantú<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Campo Experimental Las Huastecas, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Villa Cuauhtémoc, Tamaulipas. <sup>2</sup>Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Calzada Antonio Narro 1923, Colonia Buenavista. 25315, Saltillo, Coahuila. Tel. (844) 415 3852. <sup>3</sup>Facultad de Agronomía, Universidad Autónoma de Nuevo León, Marín, N.L.

\* Autor para correspondencia (rrodriguez\_uan@hotmail.com)

#### RESUMEN

La sábila (*Aloe vera* Tourn) tiene importancia económica relevante en las industrias farmacéutica, de cosméticos y alimentaria. Esta planta posee el metabolismo fotosintético ácido de las crasuláceas (MAC). En México se cultiva en diversas regiones con clima subtropical. El objetivo de este trabajo fue comparar el intercambio de gases de sábila en condiciones de riego y de sequía, en dos localidades mexicanas, una con clima semiseco cálido (Marín, Nuevo León) y otra con clima semiárido templado (Buenavista, Coahuila). El tratamiento de riego (T1) consistió en regar dos veces por semana, y el de sequía (T2) en suspender el riego hasta bajar la humedad del suelo a valores entre 1.3 y 8.4 %. Durante un año se evaluaron cuatro ciclos de sequía. Las mediciones de conductancia estomática ( $g_s$ ) y tasa neta instantánea de asimilación de CO<sub>2</sub> ( $A_i$ ) se efectuaron al inicio y final de cada ciclo, y a intervalos de 1.5 a 2 h durante 24 h, con un equipo portátil para medir fotosíntesis. Los resultados mostraron que en T1 la sábila presentó las cuatro fases clásicas de asimilación de CO<sub>2</sub> como en las plantas MAC, en ambas localidades;  $A_i$  fue 25 % mayor en Buenavista que en Marín debido a sus temperaturas más frescas. En condiciones de sequía la sábila redujo en 41 % su  $g_s$  y en 65 % la  $A_i$  en Marín; en Buenavista las reducciones fueron de 44 % en  $g_s$  y 56 % en la  $A_i$ . Las temperaturas nocturnas más frescas de Buenavista permitieron una mayor  $g_s$  y mayor  $A_i$  que en Marín.

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

#### SUMMARY

Sabila (*Aloe vera* Tourn) is an important crop for the pharmaceutical and cosmetic industries. The crassulacean acid metabolism (CAM) photosynthetic pathway is present in this plant. In México, this crop grows in diverse subtropical climates. The objective of this study was to compare the sabila crop in two environments: in a warm semi-arid environment (Marín, Nuevo León) and in a semi-arid temperate environment (Buenavista, Coahuila). The irrigation treatment (T1) supplied water twice a week, and the drought stress treatment (T2) suspended irrigation until soil moisture reached levels between 1.3 and 8.4 %. Four cycles

of water stress were evaluated for a whole year. Stomatal conductance ( $g_s$ ) and instantaneous CO<sub>2</sub> net assimilation rate ( $A_i$ ) measurements were taken at the beginning and the end of each cycle, at intervals of 1.5 to 2 h for 24 h, with a portable photosynthesis apparatus. The results showed that in T1 sabila plants showed the four classic phases of CO<sub>2</sub> assimilation in CAM plants in the two environments. However,  $A_i$  was 25 % higher in Buenavista than in Marín, due to lower temperatures. Under drought conditions in Marín, sabila plants reduced  $g_s$  by 41 % by 65 %. Meanwhile, in Buenavista the reductions were 44 % in  $g_s$  and 56 % in  $A_i$ . Lower night temperatures in Buenavista than in Marín were associated to higher  $g_s$  and  $A_i$ .

**Index word:** *Aloe vera*, CO<sub>2</sub> net assimilation, stomatal conductance, drought.

#### INTRODUCCIÓN

La sábila (*Aloe vera* Tourn. ex Linn; sin: *Aloe barbadensis* Miller) (Liliaceae, recientemente reubicada en la familia Asphodelaceae; Jasso *et al.*, 2005), es una planta suculenta con el metabolismo fotosintético ácido de las crasuláceas (MAC). Esta planta es usada para diferentes propósitos: medicina tradicional, cosmetológico, farmacéutico y alimenticio. Como planta medicinal es una de las más investigadas en el mundo (Kojo y He, 2004), donde destaca por su poder antiinflamatorio, antibiótico y regenerativo (Repinski, 1999), así como su efecto hipoglucémico y antioxidante (Rajasekaran *et al.*, 2004). También posee actividad contra el VIH y el cáncer (Rabe *et al.*, 2005), y ha mostrado actividad antifúngica para el control de patógenos de frutos en postcosecha (Jasso *et al.*, 2005).

El mercado del gel de sábila y sus derivados ha sido valuado en 20 mil millones de dólares en el mercado de Estados Unidos de América (Tralac, 2005). En el año

2002 la superficie establecida en México fue de 3833 ha (SAGARPA, 2004) y actualmente la superficie sembrada es de 14 mil ha (Aloetrade, 2008); así México es el país con mayor superficie sembrada en el continente americano, con 46 % del total (IASC, 2004).

Las principales zonas productoras se encuentran en los Estados de Tamaulipas y Yucatán, en regiones con clima subtropical (semiseco semicálido, subhúmedo cálido, subhúmedo semicálido), y en menor proporción en Colima y en zonas semiáridas de los Estados de Durango, Nuevo León, San Luis Potosí y Zacatecas (ASERCA, 2002; INEGI, 2008).

La sábila, como otras plantas MAC que crecen en las zonas áridas y semiáridas del género *Agave* y *Opuntia*, evitan los daños fisiológicos de la sequía mediante un mecanismo denominado retraso de la desecación, que se expresa mediante la asimilación nocturna de CO<sub>2</sub>, cutículas gruesas, baja frecuencia de estomas y succulencia (Pimienta *et al.*, 2006). El cierre estomático durante el día evita la transpiración para conservar el agua en los tejidos cuando el agua es escasa (Bastide *et al.*, 1993); la succulencia de la planta permite el movimiento continuo del agua almacenada en el parénquima medular al clorénquima durante el periodo de sequía (Pimienta *et al.*, 2006).

La respuesta de las plantas MAC a la sequía es variable. Por ejemplo, *Agave tequilana* soporta condiciones extremas de sequía ( $\Psi_{\text{suelo}} = -25$  MPa) con poco efecto en la asimilación de CO<sub>2</sub> (Pimienta *et al.*, 2006). Los factores climáticos, particularmente temperatura y humedad, afectan la fotosíntesis y la respiración, ya que las temperaturas bajas nocturnas promueven mayor apertura estomática y asimilación de CO<sub>2</sub> en las plantas de los géneros *Agave* y *Opuntia*, mientras que las temperaturas altas producen el efecto contrario (Nobel *et al.*, 1998; Pimienta *et al.*, 2001).

La importancia económica de los productos derivados de la sábila y su potencial de comercialización, puede ser un generador de actividad económica en las zonas semiáridas de México, ya que es una de las pocas especies vegetales comerciales con capacidad para ser propagada en estos ambientes, por ser una planta tipo MAC. Dado que la sábila se siembra en una amplia gama de climas como subhúmedo cálido, subhúmedo semicálido, y semiseco semicálido del país, y debido a la falta de información detallada de las condiciones ambientales que favorezcan la asimilación del CO<sub>2</sub> y su crecimiento, el presente trabajo se realizó con el siguiente objetivo: evaluar la respuesta en intercambio de gases de la sábila en condiciones restringidas de humedad en el suelo, en

dos localidades con diferencias en temperatura.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Sitios experimentales

Se establecieron experimentos en Marín, Nuevo León (25° 53' LN, 100° 02' LO, 400 msnm, con clima semiárido cálido) y en Buenavista, Saltillo, Coahuila (25° 23' LN, 100° 02' LO, 1743 msnm, con clima semiárido templado). En 2007, en la primera localidad los promedios mensuales diarios de las temperaturas extremas oscilaron entre 6.9 y 22.4 °C durante la noche, 16.7 y 34.7 °C durante el día, con temperatura media diaria anual de 22.1 °C; en la otra localidad la temperatura media diaria durante la noche osciló entre 4.5 y 16.2 °C y en el día entre 17.2 y 28.2 °C, con temperatura media diaria anual de 17.0 °C.

### Tratamientos de humedad edáfica

En cada localidad se establecieron dos tratamientos: riego (T1), consistente en regar dos veces por semana para mantener la humedad del suelo cercana a capacidad de campo (33.5 %); y suspensión de riego (T2), consistente en suspender el riego hasta alcanzar una humedad edáfica entre 8.4 y 1.3 %; el número de días para alcanzar este nivel de humedad varió a través del año y entre ambientes (Cuadro 1). Posterior a un ciclo de suspensión de riego (ciclo de sequía), las plantas del T2 se dejaron recuperar por 13 a 40 d (25 d en promedio) mediante irrigación igual a T1 en este periodo, para después reiniciar un nuevo ciclo de sequía. Los experimentos duraron un año, y en total se completaron cuatro ciclos de suspensión de riego en cada localidad.

Las plantas fueron crecidas bajo una película plástica, previo a los eventos lluviosos, para evitar interrumpir el ciclo de suspensión de riego, y cada tratamiento de déficit hídrico estuvo representado por cuatro plantas de cuatro años de edad, cada una colocada en una maceta de 23 L con 16 kg de suelo de textura franco con 6.6 % de materia orgánica. El contenido de humedad a capacidad de campo en el suelo fue de 33.5 % (kg kg<sup>-1</sup>) y el punto de marchitez permanente de 15 % (kg kg<sup>-1</sup>).

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

La conductancia estomática ( $g_s$ ) y la tasa neta instantánea de asimilación de CO<sub>2</sub> ( $A_i$ ) se midieron al inicio y al final de cada ciclo de suspensión de riego, en la décima hoja de cada planta (contada de la hoja más reciente hacia al exterior); tales mediciones se hicieron

durante 24 h a intervalos de 1.5 a 2 h, con un equipo portátil para medir fotosíntesis LI-6400® (LI-COR, Ne., USA), en ambas localidades, al cual se adaptó una cámara de asimilación ventilada (tubo de acrílico) con un diámetro de 9.5 cm y 45 cm de longitud (3189 cm<sup>3</sup>), provista con un sensor de temperatura; en la cámara se introdujo una porción de la hoja de 40 cm de longitud (Figura 1). Antes de utilizar el equipo de fotosíntesis se hicieron los siguientes ajustes necesarios de acuerdo con el manual: 1) Configuración del equipo para trabajar como un sistema cerrado, ya que no se utilizó una fuente alterna de CO<sub>2</sub>; 2) Modificación de parámetros, de acuerdo con el volumen de la cámara utilizada; 3) Modificación de parámetros para considerar ambos lados de la hoja; 4) Modificación de la longitud del sensor de temperatura de la hoja para que pudiera alcanzar la superficie de la misma; y 5) Adaptación de una nueva

base del equipo para instalar la cámara cilíndrica, misma que fue diseñada por los autores del trabajo.

A<sub>i</sub> se determinó mediante el monitoreo de la concentración de CO<sub>2</sub> al inicio y al final de un periodo de 5 min, y se reportó en μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Simultáneamente, se midió: conductancia estomática (g<sub>s</sub>), en Mmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>; temperatura del aire, en °C; y la radiación fotosintéticamente activa (RFA), en μmol fotón m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Con el programa estadístico Sigmaplot 11 para regresiones y el programa Texas Instrument 2.5, Modelo TI-92® para integraciones, se calcularon los valores de A<sub>i</sub> para las fases I, II, III, IV (Dodd *et al.*, 2002) al final de cada ciclo de sequía; así mismo, los valores de la tasa de asimilación neta integrada de CO<sub>2</sub> (Aneti, en mmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) y radiación fotosintéticamente activa integrada (RFAI, mol fotón m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>), al inicio y al final del tratamiento de suspensión de riego en el tratamiento T1.

Cuadro 1. Fechas de inicio y terminación de ciclos de suspensión de riego en sábila, duración del ciclo, periodo de recuperación de las plantas y contenido de humedad en el suelo al final del ciclo en dos localidades.

Localidad	Ciclo de sequía	Inicio	Término	Duración (días)	Periodo de recuperación (días)	Contenido de humedad (%)
Marín, N. L.	1	11/01/2007	10/03/2007	57	13	1.2
	2	23/03/2007	11/05/2007	49	36	1.3
	3	16/06/2007	25/08/2007	70	28	3.7
	4	22/09/2007	10/11/2007	49	-	3.5
Buenavista, Coah.	1	17/03/2007	13/04/2007	27	15	7.9
	2	28/04/2007	02/06/2007	27	40	6.0
	3	12/07/2007	07/10/2007	35	13	5.6
	4	20/10/2007	30/11/2007	87	-	8.4



Figura 1. Cámara adaptada para medir intercambio de gases en hoja de sábila.

### Análisis estadístico

Para analizar el efecto localidad (condiciones climáticas) sobre Aneti y  $g_s$  en las fases I, II y IV, aquí se consideraron únicamente los valores del tratamiento T1 en ambas localidades, al inicio y al final de cada ciclo (ocho fechas en cada localidad); los datos se analizaron conforme a un diseño completamente al azar con arreglo factorial (localidad y fechas), con cuatro repeticiones, mediante el paquete Statistics Analysis System versión 9.1.3. (SAS Institute, 2007). Cuando hubo efecto significativo ( $\alpha = 0.05$ ) de localidades, fechas o su interacción, se procedió a aplicar la prueba de medias de Tukey ( $\alpha = 0.05$ ). Cada tratamiento estuvo representado por cuatro plantas, y una planta se consideró una repetición. Para demostrar si hubo efecto acumulativo en la  $g_s$  y Aneti después de un ciclo de suspensión de riego, se hizo un análisis de varianza para estas variables al inicio del siguiente ciclo (tres análisis por localidad), conforme a un diseño completamente al azar con dos tratamientos (riego y suspensión de riego) y cuatro repeticiones; cuando hubo efecto significativo ( $\alpha = 0.05$ ) de tratamientos, se procedió a aplicar la prueba de medias de Tukey  $\alpha = 0.05$ .

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Condiciones ambientales

En Marín, N.L. los valores de temperatura promedio durante el día fueron en su mayoría superiores a 25 °C y las temperaturas nocturnas prevalecieron entre 21 y 26 °C. En Buenavista, Coah. la temperatura promedio diaria fluctuó entre 22 y 26 °C y en la noche entre 14 y 19 °C. En ambas localidades, la radiación fotosintéticamente activa recibida por las plantas de sábila fue en promedio 44 mol fotón  $m^{-2} d^{-1}$ , con excepción de las fechas 23 de

marzo y 10 de noviembre en Marín, y 30 de noviembre en Buenavista, que presentaron nubosidad durante el día (Figura 2). En la mayoría de los meses donde se desarrolló el experimento los niveles de RFA integrada fueron mayores a 40 mol fotón  $m^{-2} d^{-1}$ .

### Ritmo diario de la asimilación instantánea de CO<sub>2</sub>

Con condiciones de riego (T1), las plantas de sábila presentaron cuatro fases (I, II, III y IV), según Dodd *et al.* (2002), en ambas localidades (Figura 3). Durante la fase I se llevó a cabo la mayor parte de asimilación de CO<sub>2</sub>, con 85 % en Marín y 78 % en Buenavista; en esta fase el CO<sub>2</sub> es fijado por la enzima fosfoenol piruvato carboxilasa (PEPC) y acumulado en la vacuola como ácidos orgánicos, predominantemente ácido málico (Lüttge, 2004; Pimienta *et al.*, 2006). En la fase II la asimilación promedio fue 10 % en Marín y de 11 % en Buenavista. De acuerdo con Lüttge (2006), en las primeras horas de la mañana, las plantas MAC pueden asimilar CO<sub>2</sub> como si fueran plantas C3.

Antes del medio día, los valores de  $A_i$  fueron negativos (fase III), fase en la que se lleva a cabo la removilización diurna de los ácidos orgánicos almacenados en la vacuola durante la noche anterior, así como la descarboxilación y refijación de CO<sub>2</sub> mediante el ciclo de Calvin (Pimienta *et al.*, 2001; Lüttge, 2004). En la fase IV la fijación de CO<sub>2</sub> fue en promedio de 4 % en Marín y 11 % en Buenavista, fase en que la fijación de CO<sub>2</sub> es en forma directa a carbohidratos, cuando se agota el acervo de ácidos orgánicos vacuolares. La asimilación de CO<sub>2</sub> por las plantas de sábila durante el día y la noche ocurre a través de la combinación de las rutas fotosintéticas C<sub>3</sub>-día y MAC-noche, y muestran la plasticidad fotosintética de esta especie bajo condiciones de riego.

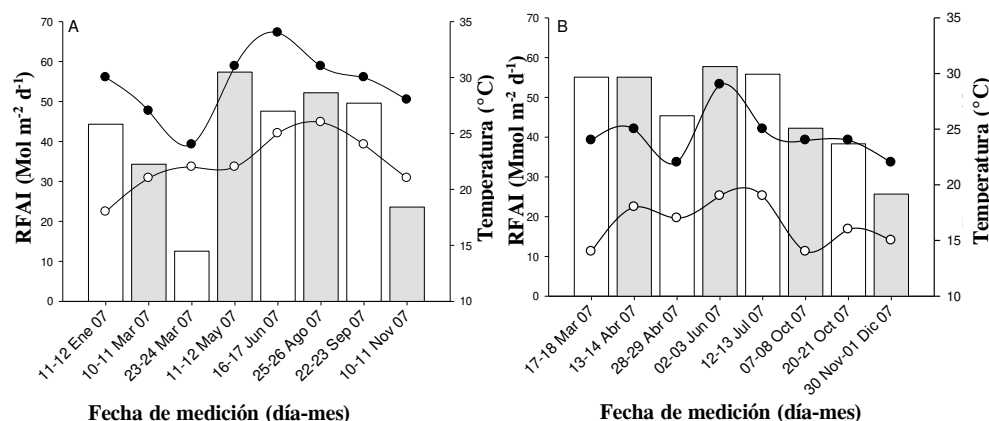


Figura 2. Temperatura promedio diaria (●), temperatura promedio nocturna (○), y radiación fotosintéticamente activa integrada (RFAI) durante el día (barras), medidas al inicio (□) y al final (■) de los ciclos de suspensión de riego en Marín, N.L. (A) y Buenavista, Coah. (B).

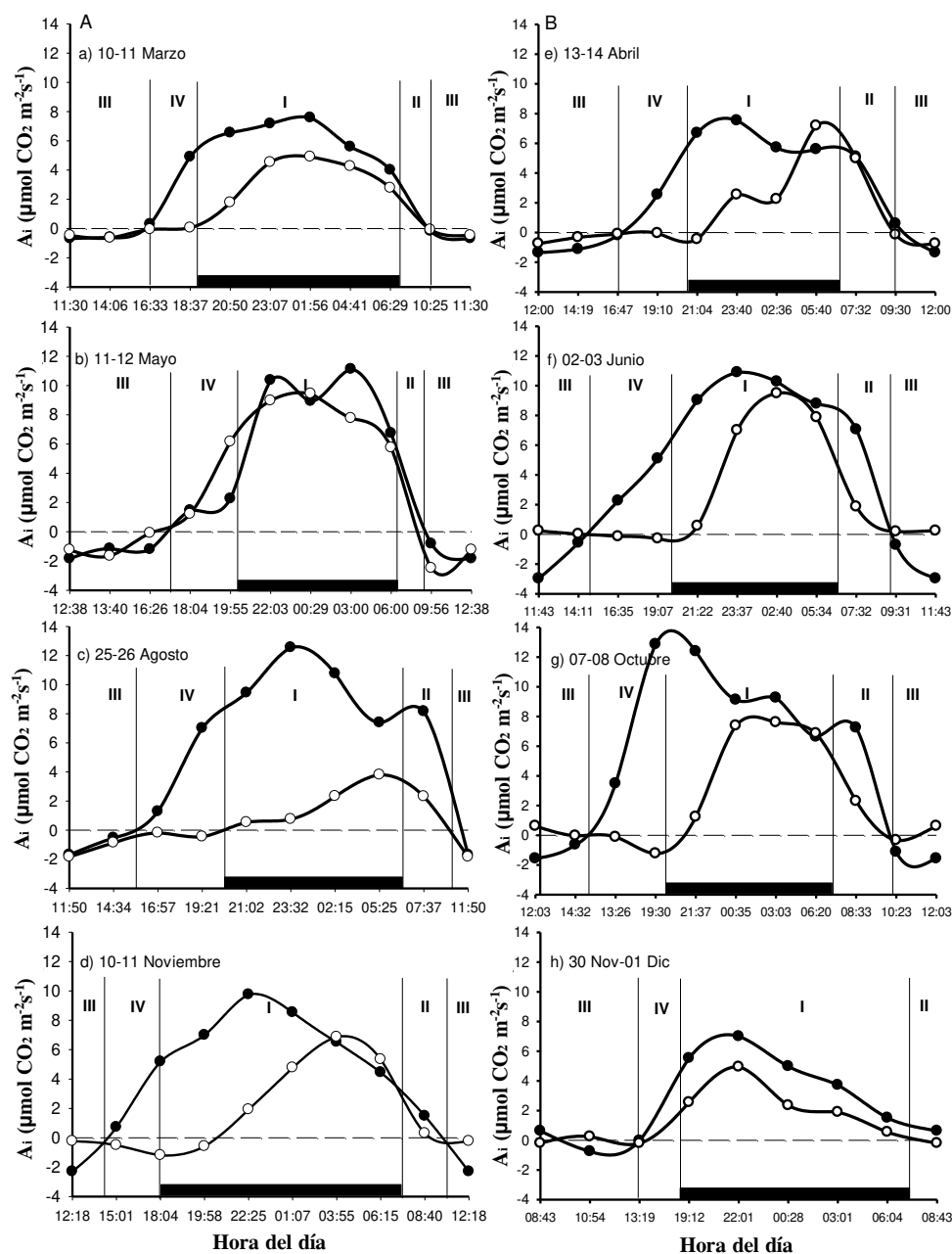


Figura 3. Ritmo diario de la tasa de asimilación neta instantánea de CO<sub>2</sub> (A<sub>i</sub>) en las cuatro fases (I, II, III y IV) en 24 h, al final de cada ciclo de suspensión de riego, riego (●) y suspensión de riego (○), en Marín (A) y Buenavista (B). Las barras rellenas indican periodo nocturno. Los datos se presentan como promedios (n=4).

En ambas localidades el estrés hídrico en la planta provocado por la suspensión del riego (T2) ocasionó que disminuyera la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> en las fases I, II y IV (Figura 3). En Marín, en la fase I la asimilación se redujo 49 % en promedio y en Buenavista 50 %. En Marín, en la fase II la asimilación se redujo en 12 % y en Buenavista 9 %. En la fase IV la asimilación fue nula en ambas localidades.

Las plantas MAC como *Opuntia ficus indica* y *Stenocereus queretaroensis* regularmente suprimen la fase IV y reducen la fase II cuando están en condiciones severas de estrés hídrico (Nobel, 1999; Pimienta *et al.*, 2004). La alta sensibilidad de la fase IV a las condiciones de sequía ocurre principalmente al final de la tarde cuando se registran altos niveles de temperatura y radiación que favorecen la fotorrespiración (Dood *et al.*,

2002). Esta condición climática se presentó con frecuencia al final de ciclo de suspensión del riego o sequía. La disminución de  $A_i$  bajo sequía se ha atribuido al cierre de estomas provocado por la acumulación de ácido abscísico (ABA) en las células oclusivas, fitorregulador que es enviado a las hojas desde las raíces a través del apoplasto (Nobel y Barrera, 2004; Vavasseur y Raghavendra, 2005).

#### Efecto de localidad en la conductancia estomática y asimilación de $\text{CO}_2$

El análisis de varianza de  $g_s$  en el tratamiento de riego mostró diferencias significativas para la interacción localidad x fecha, pero no entre localidades (Cuadro 2). Los valores mayores de  $g_s$  se presentaron en Buenavista, en el mes de octubre (07-08 y 20-21), en la primera fecha con un valor de  $69 \text{ Mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y en la segunda con  $72 \text{ Mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; la temperatura nocturna fue de  $14^\circ\text{C}$  y  $16^\circ\text{C}$  y la RFA integrada de 42 y  $38 \text{ Mmol fotón m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  para estas dos fechas, respectivamente (Figura 2). Las menores  $g_s$  ocurrieron en cuatro fechas en cada localidad (Figura 4), con valores entre 10 y  $25 \text{ Mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . En la mayoría de las fechas prevalecieron noches cálidas, con temperatura que fluctuó entre  $18$  y  $22^\circ\text{C}$ . En plantas MAC nativas de las regiones semiáridas, las temperaturas cálidas nocturnas provocan el cierre de estomas y consecuentemente la reducción de  $g_s$  (Nobel *et al.*, 1998). Los resultados aquí descritos reflejan un comportamiento similar en sábila.

En la variable Aneti del tratamiento de riego, también hubo diferencias significativas para la interacción localidad x fecha, así como entre localidades (Cuadro 2). Los valores mayores de Aneti ocurrieron en tres fechas en Buenavista (12-13 julio, 07-08 y 20-21 octubre) y una en Marín (11-12 mayo) (Figura 5). En Buenavista la Aneti osciló entre 521 y  $625 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , cuando la temperatura era cálida en el día y fresca en la noche ó

cálida en día y noche ( $24/14^\circ\text{C}$  y  $25/19^\circ\text{C}$ ) y la luminosidad era intermedia y alta (RFA integrada entre 38 y  $56 \text{ Mmol fotón m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) (Figura 2). En Marín la Aneti fue alta ( $539 \text{ Mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) y coincidió con un día caliente y noche cálida ( $31$  a  $22^\circ\text{C}$ ) y con luminosidad alta ( $57 \text{ Mmol fotón m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). El valor más bajo de Aneti en Buenavista fue el 30 noviembre-01 diciembre ( $200.9 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), en un día cálido y noche fresca ( $22/15^\circ\text{C}$ ) y con luminosidad baja ( $25.6 \text{ Mmol fotón m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ); en Marín los valores bajos ocurrieron el 11-12 enero, 23-24 marzo, 22-23 septiembre, con valores que oscilaron entre 196 y  $263 \text{ Mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , y ocurrieron en los días que incrementó la temperatura tanto en el día como en la noche (entre  $24/22^\circ\text{C}$  y  $30/24^\circ\text{C}$ ) y con luminosidad de intermedia a baja ( $44$  y  $13 \text{ Mmol fotón m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) (Figura 2).

La reducción de los valores de Aneti observada en las dos localidades se atribuye principalmente al incremento en la temperatura día/noche y a una menor proporción de la RFA integrada (3 d de menor luminosidad). La temperatura impacta en todas las reacciones bioquímicas y así afecta a la asimilación neta de  $\text{CO}_2$ ; la temperatura nocturna óptima para la  $A_i$  máxima en cactáceas de regiones áridas y semiáridas es de  $10$  a  $15^\circ\text{C}$  (Nobel, 1999; Nobel y Barrera, 2004), aunque en otras especies MAC de regiones tropicales como *Hylocereus undatus* L. la temperatura diurna/nocturna óptima es  $30/20^\circ\text{C}$ .

Los mayores valores de Aneti ocurrieron en un intervalo de temperatura nocturna de  $14$  a  $22^\circ\text{C}$ , rango que es más amplio que el reportado para cactáceas (Nobel, 1999; Nobel y Barrera, 2004). La intensidad de la RFA integrada durante el día (fase III) determina la tasa de movilización de ácidos orgánicos de la vacuola y el grado de acumulación nocturna de los ácidos orgánicos durante el subsiguiente periodo de oscuridad (Thomas *et al.*, 1987).

**Cuadro 2. Cuadrados medios, valores de F y la probabilidad de error (P) resultantes de los análisis de varianza para las variables conductancia estomática ( $g_s$ ) promedio de las fases I, II y IV, y tasa de asimilación neta integrada de  $\text{CO}_2$  (Aneti) en dos localidades.**

Fuente de variación	gl	Cuadrados medios		F		P valor	
		$g_s$ ( $\text{Mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	Aneti ( $\text{Mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ )	$g_s$ ( $\text{Mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	Aneti ( $\text{Mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ )	$g_s$ ( $\text{Mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	Aneti ( $\text{Mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ )
Localidad (L)	1	0.33 ns	193270 **	4.6	26.7	0.035	0.00
Fecha (F)	7	2.15 **	75859 **	29.3	10.5	0.00	0.00
Interacción L x F	7	0.701 **	61120 **	9.5	8.4	0.00	0.00
Error	48	0.074	7231				
Total	63						
CV (%)		24.5	21.6				

\*\* Significativo a 0.01 de nivel de probabilidad; ns = no significativo; gl = grados de libertad; CV = coeficiente de variación.

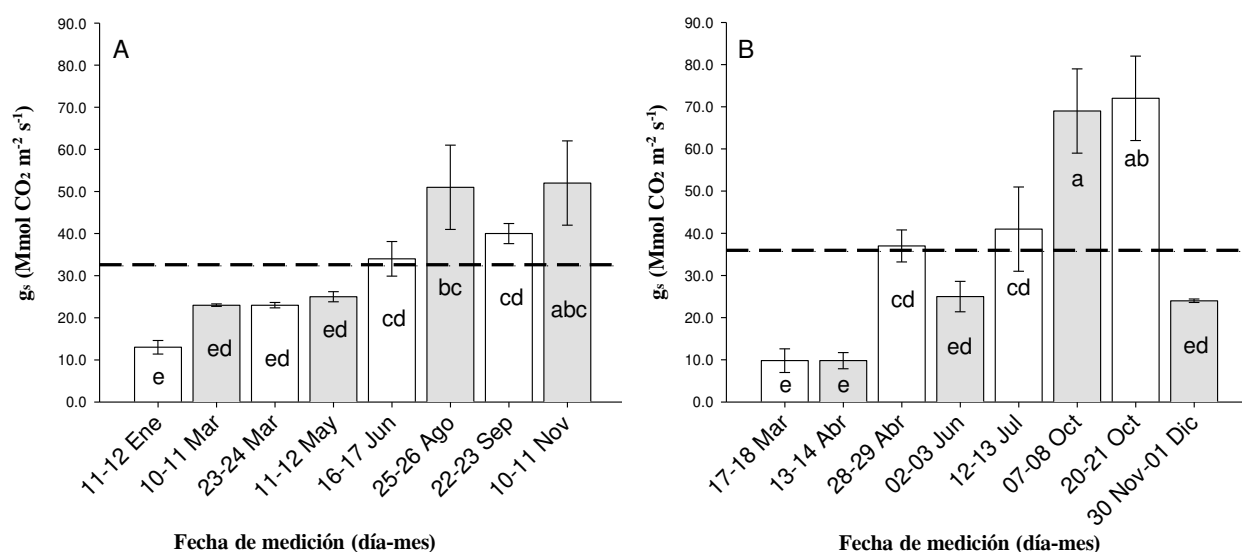


Figura 4. Conductancia estomática media en sábila al inicio (□) y al final (■) de la suspensión de riego en Marín (A) y Buenavista (B), en el tratamiento con riego. La línea punteada representa el valor medio por localidad. Medias (n = 4) con letras diferentes en una columna son diferentes (Tukey, 0.05).

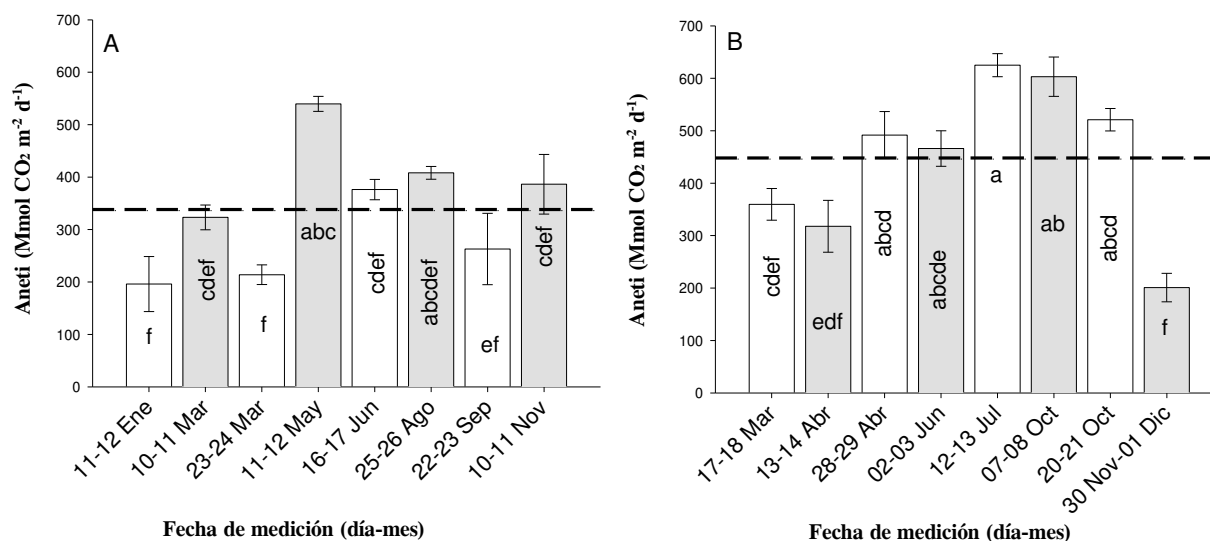


Figura 5. Tasa de asimilación neta integrada de CO<sub>2</sub> (Aneti) en sábila al inicio (□) y al final (■) de la suspensión de riego en Marín (A) y Buenavista (B), en el tratamiento con riego. La línea punteada representa el valor medio por localidad. Medias (n = 4) con letras diferentes en una columna son diferentes (Tukey, 0.05).

La comparación de localidades reveló que en Buenavista las plantas de sábila registraron una mayor Aneti (448 Mmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) que en Marín (338 Mmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>); esta diferencia que equivale a 25 % de superioridad en Buenavista, se atribuye a que en esta localidad predominó un régimen de temperatura día/noche más bajo (Figura 2). En noches con temperaturas frescas, las plantas MAC alcanzan mayor asimilación de CO<sub>2</sub>, como se ha comprobado en *Stenocereus queretaroensis* (Pimienta *et al.*, 2004) y en *Agave tequilana* (Ruiz *et al.*, 2002). El incremento de la temperatura nocturna también

retrasa el inicio de la fijación de CO<sub>2</sub> y reduce su tasa de absorción total (Lüttge, 2004).

#### Efecto de la suspensión del riego en el intercambio de gases

Los análisis de varianza efectuados para  $g_s$  y Aneti al inicio de cada ciclo de suspensión de riego, indicaron que no hubo diferencias significativas entre los dos tratamientos, lo cual indica que después del periodo de

recuperación las plantas de T2 estaban en las mismas condiciones fisiológicas que T1 (Cuadro 3).

En *Hylocereus undatus* después de un periodo de sequía de 10 d y un periodo de recuperación con riego de 7 d, las plantas habían restablecido la habilidad para la asimilación de CO<sub>2</sub> (Nobel y Barrera, 2004). De acuerdo con los resultados de la investigación aquí reportada, la sábila requiere al menos de 13 a 15 d para lograr la plena recuperación de tasa de asimilación de CO<sub>2</sub>.

La suspensión del riego redujo ( $P \leq 0.05$ ) la  $g_s$  de las plantas de sábila, en tres de los cuatro ciclos evaluados en Marín y en los cuatro ciclos de Buenavista (Figura 6). En Marín la reducción promedio de la  $g_s$  fue 41 % y en Buenavista de 44 %. El cierre estomático bajo

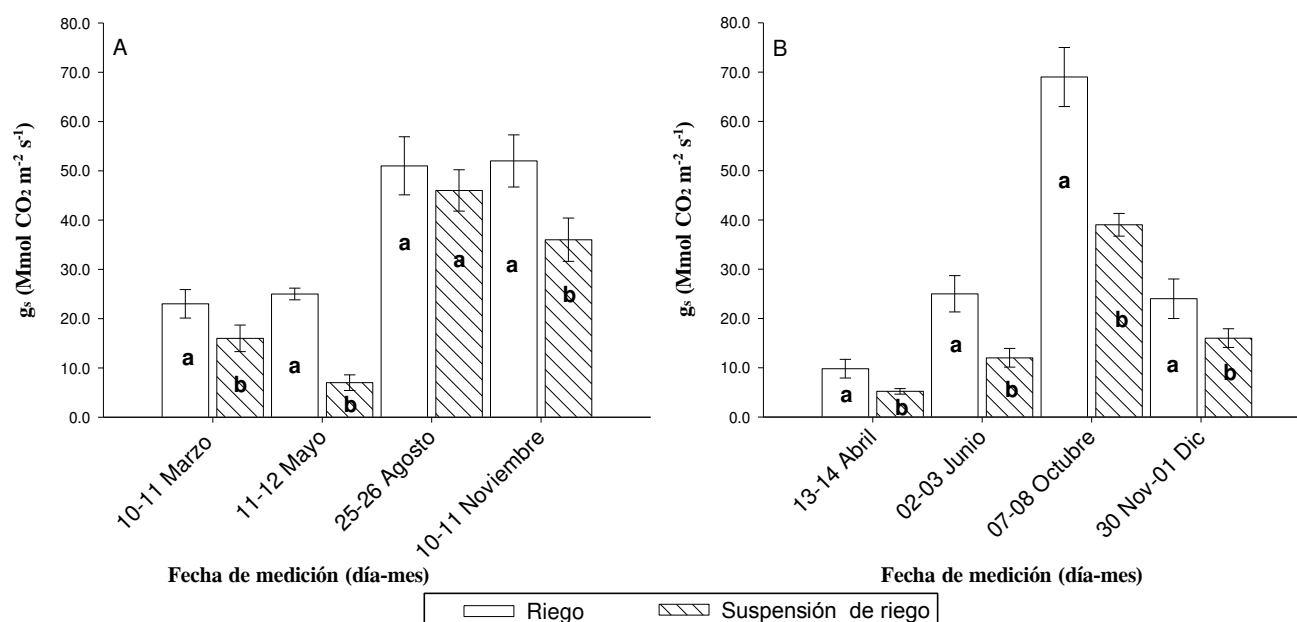
condiciones de estrés hídrico al que están sometidas las plantas, puede ser atribuido a la acumulación de ácido abscísico en el tejido fotosintético, ya que esta hormona es sintetizada en el citosol de las células de la raíz y conducido a través del apoplasto y el xilema (Zyalalov, 2004).

La suspensión del riego también redujo ( $P \leq 0.05$ ) la Aneti de las plantas de sábila, en tres de los cuatro ciclos evaluados de ambas localidades (Figura 7). En Marín, la Aneti se redujo 65 % en promedio y en Buenavista 56 %. Según Pimienta *et al.* (2006), *Agave tequilana* soporta condiciones extremas de sequía con poco efecto en la asimilación de CO<sub>2</sub>, comportamiento diferente al aquí encontrado en sábila.

**Cuadro 3.** Cuadrados medios, valores de F y la probabilidad de error (P) resultados de los análisis de varianza para las variables conductancia estomática ( $g_s$ ) y tasa de asimilación neta integrada de CO<sub>2</sub> (Aneti) en sábila al inicio de cada suspensión de riego en dos localidades.

Localidad	Inicios de recuperación	gl	Cuadrado medios		F		P valor	
			$g_s$ (Mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	Aneti (Mmol m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )	$g_s$ (Mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	Aneti (Mmol m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )	$g_s$ (Mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	Aneti (Mmol m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )
Marín, N. L.	23 Mar	1	0.000005 ns	1276.1 ns	1.5	0.86	0.26	0.38
	16 Julio	1	0.0001 ns	2731.3 ns	1.04	0.55	0.34	0.48
	22 Sept	1	0.00004 ns	26390.6 ns	0.0	0.17	1.0	0.69
Buenavista, Coah.	28 Abr	1	0.00008 ns	7102.1 ns	0.21	4.07	0.66	0.09
	12 Jul	1	0.00009 ns	8539.8 ns	1.12	0.02	0.33	0.89
	20 Oct	1	0.0003 ns	2374.3 ns	0.45	0.92	0.52	0.37

gl = grados libertad; ns = no significativo.



**Figura 6.** Conductancia estomática en sábila en los dos tratamientos al final de cada ciclo de suspensión de riego en Marín (A) y Buenavista (B). Medias (n=4) con letras diferentes en una columna son diferentes (Tukey, 0.05).



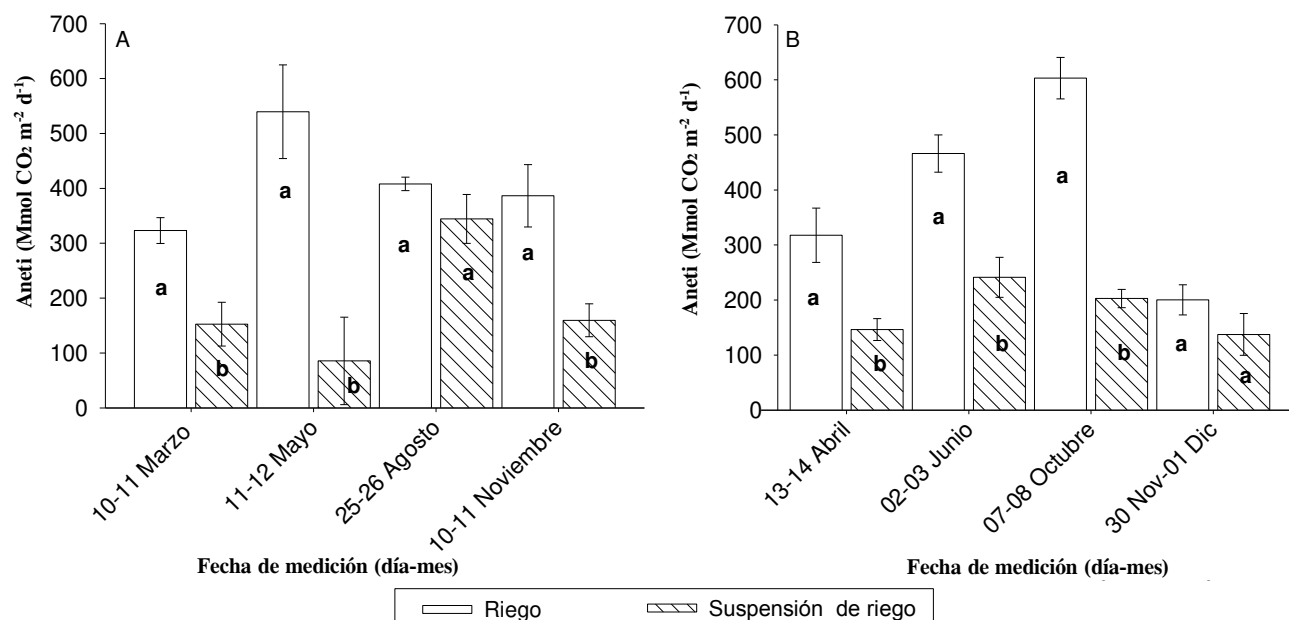


Figura 7. Tasa de asimilación neta integrada de CO<sub>2</sub> (Aneti) en sábila en los dos tratamientos al final de cada ciclo de suspensión de riego en Marín y Buenavista. Medias (n = 4) con letras diferentes en una columna son diferentes (Tukey, 0.05).

La reducción en Aneti registrada en las plantas de sábila de los tratamientos con suspensión del riego puede ser explicada por la disminución de la conductancia estomática, la cual le sirve para disminuir la transpiración pero igualmente resulta en reducción de la asimilación de CO<sub>2</sub> (Dood *et al.*, 2002). La temperatura cálida día/noche combinada con sequía disminuye la apertura estomática y la actividad de las enzimas fotosintéticas, lo que reduce a la asimilación neta de CO<sub>2</sub> (Pimienta *et al.*, 2004).

## CONCLUSIONES

En las condiciones de clima semiárido templado de Buenavista, Coah., con temperaturas nocturnas frescas, las plantas de sábila bajo riego presentaron una Aneti mayor que las plantas de Marín, N. L. cuyo clima es semiárido y cálido, comportamiento similar al de especies MAC nativas de las zonas semiáridas de México. Esta planta también presenta la plasticidad fotosintética de asimilar CO<sub>2</sub> en el día y en la noche en el transcurso del año. En condiciones de sequía, la sábila disminuye suprime la asimilación de CO<sub>2</sub> en las fases I, II y IV, debido a que se reduce la conductancia estomática. En comparación con otras especies MAC nativas de México como *Agave tequilana*, la sábila es más sensible a la sequía.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aloetrade (2008) Producción de *Aloe* (sábila) en México. Disponible en: <http://www.aloetrade.com.ar/> (Septiembre, 2009).
- ASERCA (2002) Apoyos de Servicios a la Comercialización Agropecuaria. Disponible en: <http://www.aserca.gob.mx/> (Septiembre, 2009).
- Bastide B, D Sipes, J Hann, I P Ting (1993) Effects of severe water stress on aspect of crassulacean acid metabolism in *xerosecyos*. Plant Physiol. 103:1089-1096.
- Dodd A N, A M Borland, R P Haslam, H Griffiths, K Maxwell (2002) Crassulacean acid metabolism: plastic, fantastic. J. Exp. Bot. 53:559-580.
- IASC, International Aloe Science Council Inc News (2004) How Large Is The Aloe market? Disponible en: <http://www.iasc.org/aloemarket.html>. (Febrero, 2008).
- INEGI, Instituto Nacional de Estadística, Geografía (2008) Sistemas Nacionales Estadístico y de Información Geográfica. Disponible en: [http://mapserver.inegi.gob.mx/geografia/espanol/estados/coa/climas\\_map.cfm](http://mapserver.inegi.gob.mx/geografia/espanol/estados/coa/climas_map.cfm), [http://mapserver.inegi.gob.mx/geografia/espanol/estados/nl/climas\\_map.cfm](http://mapserver.inegi.gob.mx/geografia/espanol/estados/nl/climas_map.cfm) (Septiembre, 2009).
- Jasso R D, D Hernández, R Rodríguez, J L Angulo (2005) Antifungal activity *in vitro* of *Aloe vera* pulp and liquid fraction against plant pathogenic fungi. Ind. Crops Prod. 21:81-87.
- Kojo E, Q He (2004) *Aloe vera*: A valuable ingredient for the food, pharmaceutical and cosmetic industries a review. Crit. Rev. Food Sci. Nutr. 44:91-96.
- Lüttge U (2006) Photosynthetic flexibility and ecophysiological plasticity: questions and lessons from *Clusia*, the only MAC tree, in the neotropics. New Phytol. 171:7-25.
- Lüttge U (2004) Ecophysiology of crassulacean acid metabolism. Ann. Bot. 93:629-652.
- Nobel P S (1999) Agroecología, Cultivo y Usos del Nopal. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación, FAO, Roma, Italy. pp:37-50.
- Nobel P S, G Castañeda, E North, E B Pimienta, J A Ruiz-Corral (1998) Temperatures influences on leaf CO<sub>2</sub> exchanges, cell

- viability and cultivation range for *Agave tequilana*. J. Arid Environ. 39:1-9.
- Nobel P S, E Barrera (2004)** CO<sub>2</sub> uptake by the cultivated hemiepiphytic cactus, *Hylocereus undatus*. Annu. Appl. Biol. 144:1-8.
- Pimienta B E, J Z Hernandez, J G Galindo (2006)** Fotosíntesis estacional en plantas jóvenes de *Agave tequilana*. Agrociencia 40:699-709.
- Pimienta B E, E Pimienta, P S Nobel (2004)** Ecophysiology of the pitayo de Queretaro (*Stenocereus queretaroensis*). J. Arid Environ. 59:1-17.
- Pimienta B E, C Robles-Murguía, P S Nobel (2001)** Net CO<sub>2</sub> uptake for *Agave tequilana* in a warm and a temperate environment. Biotropica 33:312-318.
- Rabe C, A Musch, P Schirmacher, W Kruis, R Hoffmann (2005)** Acute hepatitis induced by an *Aloe vera* preparation: A case report. World J. Gastroenterol. 11:2.
- Rajasekaran S, K Sivagnanam, K Ravi, Subramanian (2004)** Hypoglycemic effect of *Aloe vera* gel on streptozotocin-induced diabetes in experimental rats. J. Med. Food 7:62-67.
- Repinski K (1999)** Natural remedies that really work. Redbook Magazine, Hearst Comm. US. 31:193-197.
- Ruiz C J A, E B Pimienta, J Z Hernández (2002)** Regiones térmicas y marginales para el cultivo de *Agave tequilana* en el estado de Jalisco. Agrociencia 36:41-53.
- SAGARPA, Secretaría de Agricultura Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (2004)** SIACON. Sistema de Información Agropecuaria de Consulta. Disponible en: [www.siea.sagarpa.gob.mx/siacon](http://www.siea.sagarpa.gob.mx/siacon) (Septiembre, 2009).
- SAS, Statistical Analysis System (2007)** SAS for Windows ver. 9.1.3. Cary, N.C. SAS Institute, Inc.
- Thomas D A, M Andrea, A M Ganzin (1987)** Oxygen and carbon dioxide exchanges in crassulacean acid metabolism plants. II Effects of CO<sub>2</sub>-concentration and irradiance. Plant Physiol. Biochem. 25:95-103.
- Tralac, Trade law centre for southern Africa (2005)** At last the *Aloe* leaves Kenya through the front door. Disponible en: [http://www.tralac.org/cgi-bin/giga.cgi?cmd=cause\\_dir\\_news\\_it&news\\_id=43156&cause\\_id=1694](http://www.tralac.org/cgi-bin/giga.cgi?cmd=cause_dir_news_it&news_id=43156&cause_id=1694) (Septiembre 2009).
- Vavasseur A, A S Raghavendra (2005)** Guard cell metabolism and CO<sub>2</sub> sensing. New Phytol. 165:665-682.
- Zyalalov A (2004)** Water flows in higher plants: physiology, evolution, and system analysis. J. Plant Physiol. 51:547-555.