

Asimilación de carbono, eficiencia de uso de agua y actividad fotoquímica en xerófitas de ecosistemas semiáridos de Venezuela

W. Tezara¹, R. Urich¹, I. Coronel¹, O. Marín¹, A. Herrera¹

(1) Instituto de Biología Experimental, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Apartado 47114. Caracas 1041A, Venezuela.

➤ Recibido el 1 de octubre de 2009, aceptado el 17 de octubre de 2009.

Tezara, W., Urich, R., Coronel, I., Marín, O., Herrera, A. (2010). Asimilación de carbono, eficiencia de uso de agua y actividad fotoquímica en xerófitas de ecosistemas semiáridos de Venezuela. Ecosistemas 19(1):67-78.

El objetivo de este trabajo fue comparar, con valores ya publicados y otros tomados para este fin, las características ecofisiológicas (potencial hídrico, ψ , fotosíntesis, A ; conductancia estomática, g_s ; eficiencia instantánea de uso de agua, EUA; ganancia diaria de carbono integrada, A_D ; eficiencia cuántica relativa del PSII, Φ_{PSII}) en especies xerófitas de diferentes formas de vida y metabolismo fotosintético en cuatro localidades costeras del norte de Venezuela durante los periodos de lluvia y sequía. Los valores de ψ de todas las especies variaron en un intervalo de -0.3 a -4.8 MPa. Las mayores A ($22 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y g_s ($0.4 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) fueron observadas en *Calotropis procera* en el periodo de lluvia y las menores ($1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de A y $0.03 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de g_s) en *Cissus trifoliata* en sequía. Todas las formas de vida estudiadas mostraron una alta correlación lineal entre A y g_s . La fotosíntesis máxima diurna (A_{max}) permitió estimar la A_D en muchas de las especies estudiadas. La EUA disminuyó con la sequía en las formas de vida caducifolias, mientras que permaneció constante en árboles y arbustos siempreverdes e incrementó en las hierbas. La sequía causó un descenso en Φ_{PSII} acoplado a un incremento en el coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ), lo cual sugiere una regulación descendente del aparato fotoquímico.

Palabras claves: potencial hídrico, balance de carbono, composición isotópica de carbono, xerófitas, fluorescencia.

Tezara, W., Urich, R., Coronel, I., Marín, O., Herrera, A. (2010). Carbon assimilation, water use efficiency and photochemical activity in xerophytes from semiarid ecosystems of Venezuela. Ecosistemas 19(1):67-78.

This work compares, with values already published and others taken for this purpose, the ecophysiological characteristics (water potential, ψ , photosynthetic rate, A ; stomatal conductance, g_s ; water use efficiency, WUE; integrated daily carbon gain, A_D ; and PSII relative quantum efficiency, Φ_{PSII}) in xerophytes of different life forms and photosynthetic metabolisms in four northern coastal locations of Venezuela in the rainy and dry seasons. Water potential of all species varied between -0.3 and -4.8 MPa. The highest A ($22 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and g_s ($0.4 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) were found during the rainy season in *Calotropis procera* while the lowest ($1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, A and $0.03 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, g_s) corresponded to *Cissus trifoliata* during the dry season. In all life forms A was highly correlated to g_s . Daily carbon gain in most of the studied species may be estimated from maximum photosynthetic rate (A_{max}). In deciduous life forms, WUE was reduced with drought, whereas it did not change in evergreen trees and shrubs and decreased in herbs. Drought reduced Φ_{PSII} while non-photochemical quenching (NPQ) increased, suggesting down-regulation of the photochemical system.

Keywords: water potential, carbon balance, carbon isotopic composition, xerophytes, fluorescence

Introducción

Uno de los posibles escenarios derivados de los estudios del cambio climático global es que el incremento en las concentraciones ambientales de CO_2 (C_a) causará un aumento significativo de la temperatura del planeta, lo que podría alterar los patrones de nubosidad y precipitación, causando la aparición de nuevas zonas áridas o desertificadas a nivel mundial (IPCC, 2007; Lawlor, 2001). Además de limitar la productividad vegetal en muchos ecosistemas terrestres, el déficit hídrico (DH) podría influenciar la distribución y abundancia de muchas especies vegetales, aun cuando las plantas se encuentren bien adaptadas a condiciones áridas (Schulze et al., 1987). La información sobre las limitaciones fisiológicas de la fotosíntesis en respuesta a diferentes intensidades de DH y su recuperación, es insuficiente. Además, conocer la respuesta de las plantas a la sequía podría tener un papel importante en la protección de la vegetación natural en áreas donde la disponibilidad hídrica es limitante.

En general, el DH causa respuestas en las plantas que involucran una interacción compleja de procesos físicos y metabólicos en células, tejidos y órganos (Kramer y Boyer, 1995; Lawlor y Cornic, 2002). Estas respuestas son causadas en la mayoría de los casos por alteraciones en la morfología y fisiología celular, lo que trae como resultado la inhibición del crecimiento y del metabolismo fotosintético (Saibo et al., 2009). La respuesta fotosintética al DH es altamente compleja e involucra la interrelación de limitaciones que tienen lugar en diferentes partes de la planta y a diferentes escalas temporales. La intensidad, duración y tasa de imposición del estrés influencia la respuesta de la planta, siendo estos factores determinantes para saber si la mitigación de los procesos está o no asociada con la aclimatación (Chaves et al., 2009).

El DH afecta directamente la transpiración (E) restringiendo la pérdida de agua de los tejidos más hidratados, contribuyendo al mantenimiento del estado hídrico de la planta y aumentando la EUA, e inevitablemente disminuye la A, causando una inhibición del crecimiento y de la expansión foliar. La EUA varía entre plantas que crecen en diferentes hábitats, considerándose la optimización de la asimilación de carbono y la minimización de la pérdida de agua como una característica adaptativa (Ehleringer, 1983).

Al igual que ocurre con las plantas que habitan en ambientes sometidos a inundaciones (ver Herrera et al., 2010; Piedade et al., 2010) las plantas que crecen en ambientes semiáridos tropicales presentan mecanismos que les permiten sobrevivir en tales condiciones. Muchas especies xerófitas están sometidas a periodos prolongados de sequía, por lo que deben presentar respuestas fisiológicas que podrían ser consideradas adaptaciones a estas condiciones. Entre las principales adaptaciones observadas están: 1) minimizar la pérdida de agua a través del cierre estomático, disminución del área foliar, baja relación área/volumen de las hojas (algunas veces modificadas en espinas), aumento de la reflectancia foliar debido a una alta densidad de tricomas (Larcher, 2000), movimientos foliares con los que se reduce parcialmente la radiación incidente (Ehleringer y Cooper, 1992) y mecanismos de fotoprotección asociados a ajustes fisiológicos, bioquímicos y morfoanatómicos foliares; 2) maximizar la incorporación de agua a través de cambios en la asignación de asimilados, como por ejemplo, el incremento en la superficie de absorción radical (Jackson et al., 2000), el desarrollo de un sistema radical profundo y/o 3) optimizar la ganancia de carbono en periodos desfavorables gracias a la presencia de tallos fotosintéticos, succulencia, altas EUA, bajos potenciales osmóticos (Ψ_s), metabolismo ácido de crasuláceas (CAM), etc.

En plantas tropicales C_3 se ha observado que la A disminuye con el descenso del Ψ (Tezara et al., 1998; Lawlor, 2002; Tezara et al., 2003; 2005). Cuando la pérdida de agua de las hojas excede la ganancia, se desarrolla DH: pequeñas disminuciones en el contenido relativo de agua (CRA) de aproximadamente 10-20 % causan disminuciones de 0.7 - 0.9 a 0 MPa en la turgencia y en el Ψ de 0 a -1 MPa (Lawlor y Tezara, 2009). Además, el DH causa una reducción en la difusión del CO_2 debido a una disminución en las conductancias (estomática y mesofilar) afecta el metabolismo (síntesis de ATP, regeneración de RuBP, actividad y/o cantidad de Rubisco; Tezara et al., 1999; Lawlor y Tezara, 2009) y reduce la actividad fotoquímica del PSII (Tezara et al., 2003, 2005, 2008), ocasionando la disminución de A.

El cierre estomático causa una disminución en la concentración intercelular de CO_2 , C_i (Cornic 2000), ocasionando un ajuste a las nuevas condiciones. Entre los ajustes que se presentan están: 1) una disminución de Φ_{PSII} debido a un incremento de la disipación térmica de energía de excitación; 2) un incremento en la incorporación de O_2 (fotorrespiración) con respecto a la incorporación neta de CO_2 ; 3) un descenso en la actividad de dos de las enzimas claves de la fotosíntesis, como son la nitrato reductasa (NR) y la sacarosa fosfato sintetasa (SPS) (Cornic, 1994) y 4) una disminución en la enzima ATP sintetasa lo que trae como consecuencia un descenso en la producción de ATP, limitándose la regeneración de la ribulosa 1,5 bifosfato (RuBP) en el ciclo de Calvin (Tezara et al., 1999; Lawlor y Tezara, 2009).

En este trabajo se analizan resultados ya publicados y otros recientemente obtenidos, acerca de las respuestas fotosintéticas al DH de plantas de ambientes áridos y semiáridos tropicales, con el objetivo de identificar los mecanismos fisiológicos de tolerancia al DH en esos ambientes. Presentamos información de variaciones estacionales del estado hídrico, intercambio gaseoso y actividad fotoquímica de especies xerófitas de acuerdo a sus diferentes formas de vida.

Materiales y métodos

La **tabla 1** muestra las 16 especies de xerófitas de las que reportaremos información ecofisiológica, con sus respectivas formas de vida y ruta de fijación de carbono.

Formas de vida	Especies	Metabolismo fotosintético	Referencias
árbol siempreverde	<i>Jacquinia aristata</i> ¹	C ₃	Tezara et al. 2008
	<i>Capparis linearis</i> ¹	C ₃	Tezara et al. 2008
	<i>Capparis odoratissima</i> ¹	C ₃	Villalobos 2007
	<i>Cassia senna</i> ¹	C ₃	Tezara et al. 2008
árbol semi-caducifolio	<i>Casearia tremula</i> ¹	C ₃	Tezara et al. 2008
	<i>Casearia tremula</i> ²	C ₃	Urich et al. 2008
árbol caducifolio	<i>Senna atomaria</i> ²	C ₃	Urich et al. 2008
	<i>Piscidia piscipula</i> ²	C ₃	Urich et al. 2008
	<i>Tecoma stans</i> ²	C ₃	Urich et al. 2008
arbusto siempreverde	<i>Calotropis procera</i> ³	C ₃	Colombo et al. 2007
	<i>Calotropis gigantea</i> ³	C ₃	Colombo et al. 2007
arbusto caducifolio	<i>Ipomoea carnea</i> ¹	C ₃	Tezara et al. 2005
	<i>Jatropha gossypifolia</i> ¹	C ₃	Tezara et al. 2005
	<i>Lycium nodosum</i> ^{1,3}	C ₃	Tezara et al. 2003
hierba caducifolia	<i>Talinum triangulare</i> ^{1,3,4}	C ₃ -CAM	Irazábal 2005
trepadora caducifolia	<i>Cissus trifoliata</i> ¹	C ₃ -CAM	Tezara et al. 2008
hierba caducifolia	<i>Alternanthera crucis</i> ¹	C ₄	Marín y Tezara 2006

Tabla 1. Formas de vida y tipo de metabolismo fotosintético de 16 especies de xerófitas de la zona norte costera de Venezuela. Se indica la referencia bibliográfica de la que se ha obtenido la información [Ubicación y descripción de las áreas de estudio: ¹Península de Paraguana (11° 56' N 69° 58' O), ²Isla de Margarita (11°01' N, 64°13' O), ³Litoral central (10°34' N, 67°09' O), ⁴Chichiriviche (10°58' N, 67°21' O)].

En la **figura 1** se muestra la localización de las áreas de estudio en la zona norte costera de Venezuela, caracterizada por poseer un clima mega-térmico, con temperaturas medias entre 27 y 30 °C, precipitaciones erráticas tanto en el espacio como en el tiempo (Díaz, 2001), con un promedio anual menor a los 1000 mm e incidencia de vientos alisios que se desplazan desde el NE y ENE (Medina et al., 2008). Las tasas de evapotranspiración oscilan entre 1600 y 2300 mm con vientos entre 4 y 8 m s⁻¹, radiación total cercana a los 6500 Kwatt/día (Díaz, 2001) y densidad de flujo fotosintético (DFF) muy por encima de los valores saturantes de A para varias especies de la región. Sólo las áreas perpendiculares a los vientos alisios presentan precipitaciones elevadas (**Fig.1**, Medina et al., 2008). El clima en las áreas de estudio (dunas costeras, matorrales espinosos y bosque secos tropicales) se caracteriza por altas radiaciones y temperaturas y periodos prolongados de baja disponibilidad hídrica.

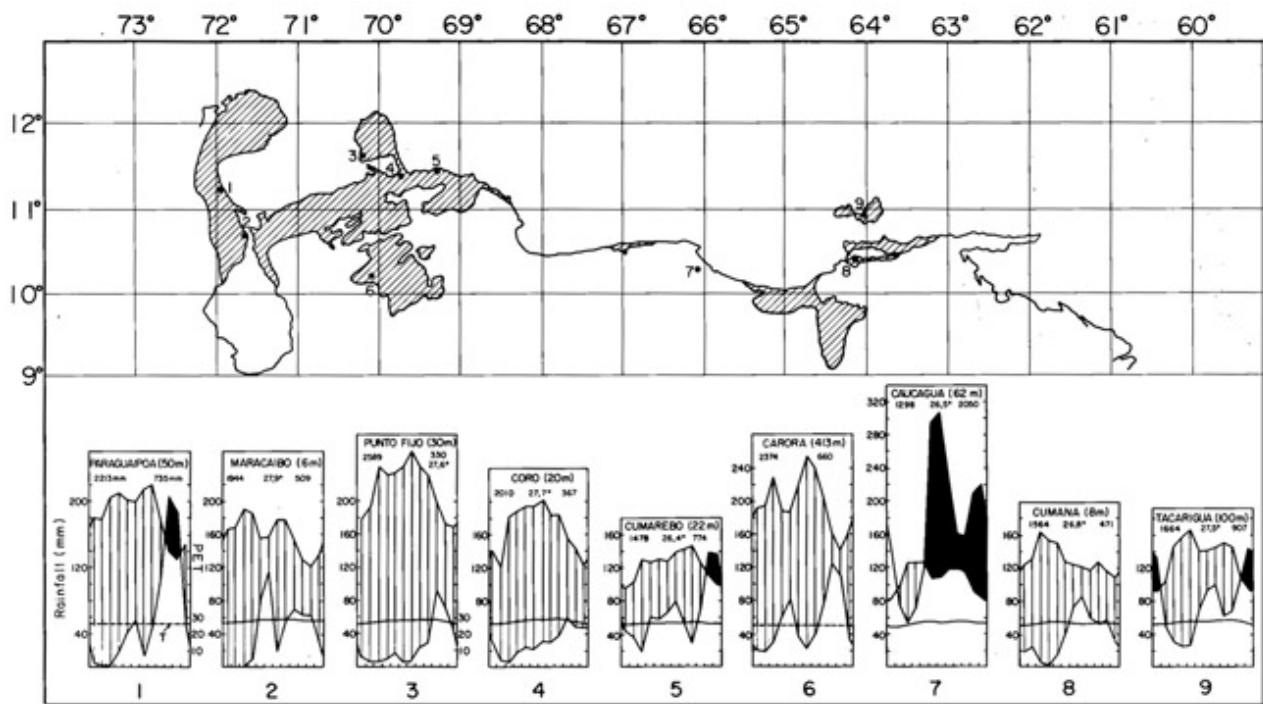


Figura 1. Localización de las áreas de estudio distribuidas en las zonas áridas del norte de Venezuela. Se muestran los climadiagramas correspondientes a promedios mensuales de registros de 20 años de varias localidades secas y una húmeda, ésta última simbolizada por el sombreado negro (Tomado de Medina et al., 2008).

Estado hídrico de las plantas: El Ψ se midió en cinco hojas de cada especie a las 06:00 h con una cámara de presión (PMS, Corvallis, Oregon, USA).

Intercambio gaseoso foliar: Se realizaron medidas instantáneas de A , E , g_s y C_i , utilizando un analizador infrarrojo de gases portátil CIRAS 2 (PPSystem, R.U.) por quintuplicado en cada especie. La EUA se calculó como la relación A/E . Las medidas de A_{max} se realizaron a $385 \mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO_2 , 21% de O_2 , $28 \pm 2^\circ \text{C}$ y DFF de $1200 \pm 50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en hojas adultas bien expandidas entre las 9:00 y 11:00 h. La A_D se calculó como el área bajo la curva de la A de al menos tres cursos diarios por especie por temporada.

Composición isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$): Se determinó la $\delta^{13}\text{C}$ de muestras secas de hojas ($n=4$) con un espectrómetro de masa en el laboratorio de Ecología y Evolución del Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de Illinois, Chicago.

Determinación de la actividad fotoquímica del PSII: La fluorescencia de la clorofila a se midió con un fluorímetro (MiniPAM, Walz, Alemania), siguiendo el protocolo descrito por Genty et al. (1989). Se midió la eficiencia cuántica relativa del fotosistema II (Φ_{PSII}) y el coeficiente de extinción no fotoquímica (NPQ, Bilger y Björkman, 1990) a una DFF de $1050 \pm 150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en seis hojas de diferentes plantas entre las 9:00 y 11:00 h.

Análisis estadístico

Se utilizó el paquete estadístico Statistica 5.5 para realizar el análisis de varianza de dos vías (ANOVA, con un nivel de significancia de $p < 0,05$) y pruebas *a posteriori* de diferencia entre medias (LSD). Se realizó análisis de regresión lineal entre algunos de los parámetros medidos con el programa Sigmaplot 11.0.

Resultados

Los árboles presentaron los menores valores de Ψ en el periodo de lluvia (-1.2 MPa) en comparación con los arbustos caducifolios y las hierbas (-0.30 MPa). La disminución de Ψ con la sequía fue de 2, 7 y 5 veces en árboles, arbustos caducifolios y hierbas, respectivamente (Fig. 2). La alta variabilidad en los valores de Ψ en cada forma de vida durante la sequía fue el resultado de las diferentes estrategias de las especies para enfrentar el DH; por ejemplo, *L. nodosum* y *A. crucis*

disminuyeron el Ψ a valores cercanos -5 MPa, mientras que el resto de los arbustos caducifolios y hierbas se caracterizaron por valores de Ψ relativamente altos durante la sequía.

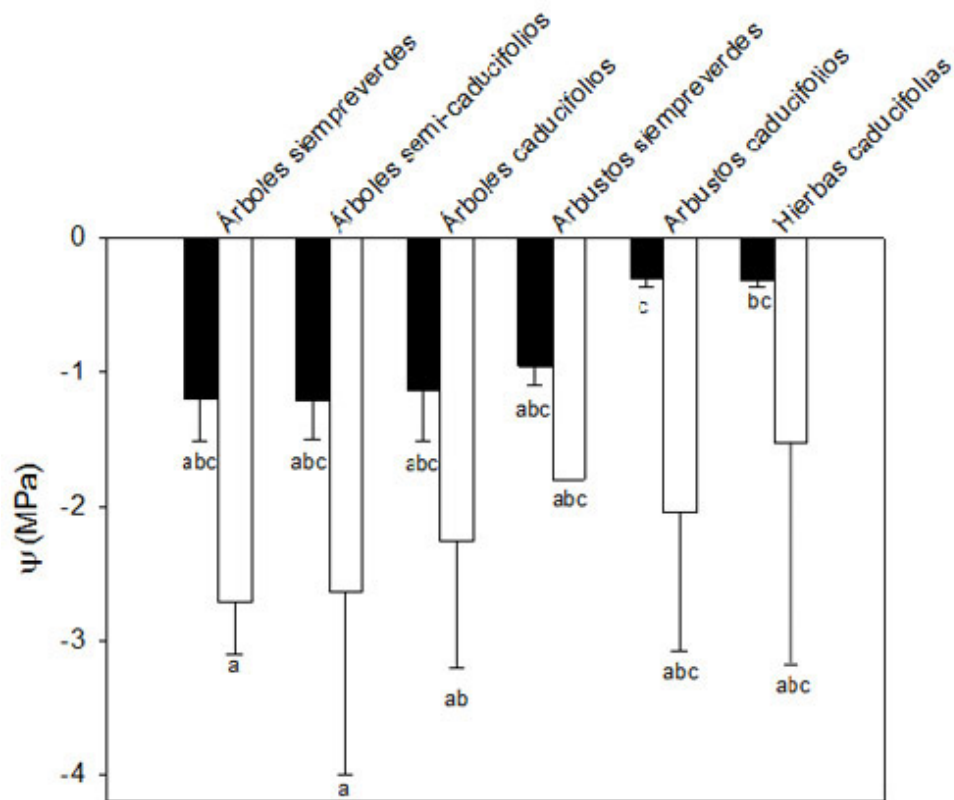


Figura 2. Potencial hídrico foliar de diferentes formas de vida. Barras negras (lluvia) y barras blancas (sequía). Los valores representan la media \pm ES de 5 réplicas por especie de cada forma de vida.

Los mayores valores de A y g_s se registraron en la temporada de lluvia y se observó una respuesta diferencial a la sequía dependiendo de la forma de vida ($p < 0.05$), siendo los arbustos caducifolios los más afectados (disminución de 59 % en A y 76% en g_s , **Fig. 3**). En la temporada de lluvias se observaron las mayores A en los arbustos siempreverdes (máxima, $22 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y las menores en los arbustos caducifolios (mínima, $6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). La g_s varió entre 0.14 y $0.3 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en lluvia y entre 0.05 y $0.16 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en sequía (**Fig. 3**). Los arbustos caducifolios redujeron su g_s en un 76 %, mientras que los árboles semi-caducifolios mostraron valores intermedios de g_s que no variaron con la temporada.

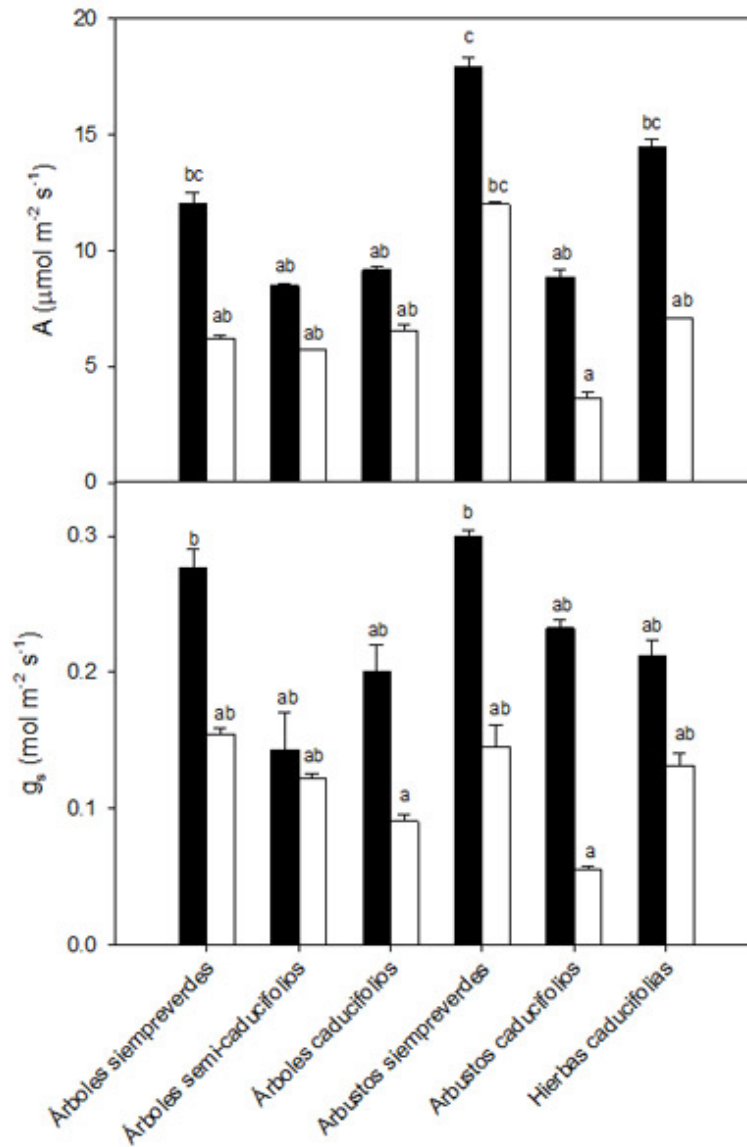


Figura 3. Tasa de fotosíntesis y conductancia estomática de las diferentes formas de vida. Barras negras (lluvia) y barras blancas (sequía). Los valores representan la media \pm ES de 5 réplicas por especie de cada forma de vida.

Se encontró una alta relación lineal entre A y g_s en todas las formas de vida; las variaciones en la A fueron explicadas en un 70 % por los cambios de g_s (Fig. 4).

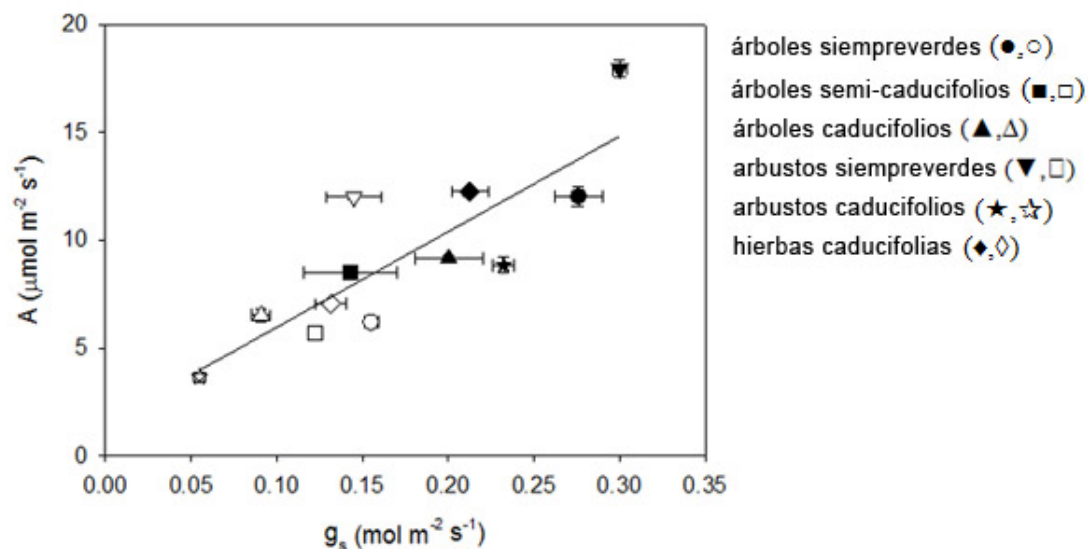


Figura 4. Relación entre la fotosíntesis y la conductancia estomática de las diferentes formas de vida: árboles siempreverdes, árboles semi-caducifolios, árboles caducifolios, arbustos siempreverdes, arbustos caducifolios y hierbas caducifolias. Los valores representan la media \pm ES. Símbolos negros, lluvia; símbolos blancos, sequía. La línea representa la regresión lineal ($A = 44.3 g_s + 1.5$; $r^2 = 0.7$).

En 11 especies de diferentes formas de vida se observó una alta correlación lineal entre A_{\max} y la A_D (Fig. 5). Las variaciones observadas en A_D fueron explicadas en un 82 % por cambios en la A_{\max} . Los mayores valores fueron observados en *A. crucis* (C_4) en lluvia y los menores en *J. gossypifolia* (C_3) durante la sequía. Los valores de A_{\max} inferiores a $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ corresponden a plantas estresadas por el DH.

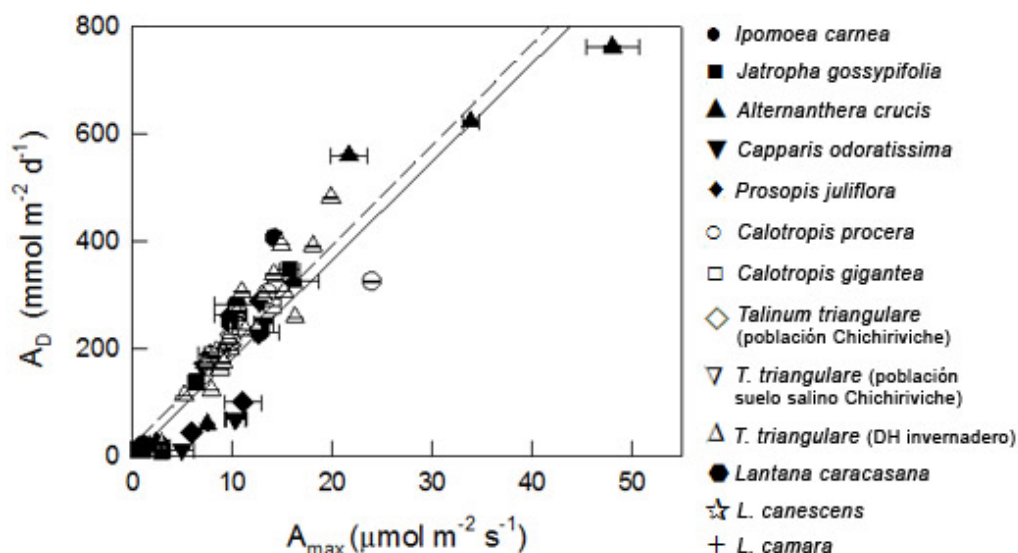


Figura 5. Relación entre la tasa de fotosíntesis máxima y la tasa fotosintética diaria integrada de *Ipomoea carnea*, *Jatropha gossypifolia*, *Alternanthera crucis*, *Capparis odoratissima*, *Prosopis juliflora*, *Calotropis procera*, *Calotropis gigantea*, *Talinum triangulare* (población Chichiriviche), *T. triangulare* (población suelo salino Chichiriviche), *T. triangulare* (DH invernadero), *Lantana caracasana*, *L. canescens* y *L. camara*. La línea continua representa la ecuación de los datos de las primeras 5 especies ($A_D = 18.3 A_{\max} - 1.3$; $r^2 = 0.86$, Tezara et al., 1998) y la línea discontinua representa la regresión de las 11 especies arriba mencionadas ($A_D = 18.7 A_{\max} + 17.7$; $r^2 = 0.82$). (Datos del género *Lantana* fueron tomados de González et al. 2009)

La EUA varió de 2.3 a 4.7 mmol mol⁻¹ en la temporada de lluvias, observándose una disminución promedio del 35% con la sequía en las formas de vida caducifolias, mientras que en los árboles y arbustos siempreverdes permaneció constante e incrementó en un 43% en las hierbas (**Tabla 2**, efecto de forma de vida no significativo, efecto de temporada p=0.125). En lluvia, el $\delta^{13}\text{C}$ varió entre -20.9 ‰ (hierbas), -26.8‰ (arbustos siempreverdes) y -28.9‰ (promedio de las otras formas de vida). En sequía el $\delta^{13}\text{C}$ incrementó en todas las formas de vida (**Tabla 2**, efecto de forma de vida p=0.04, efecto de temporada no significativo).

Formas de vida	EUA (mmol mol ⁻¹)		$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	
	Lluvia	Sequía	Lluvia	Sequía
Árboles siempreverdes	3.3 ± 0.4	3.2 ± 0.6	-28.9 ± 0.3	-27.4 ± 1.2
Árboles semi-caducifolios	4.2 ± 0.9	2.5 ± 1.1	-28.5 ± 0.2	-27.7 ± 0.2
Árboles caducifolios	4.0 ± 0.7	2.7 ± 0.4	-28.5 ± 0.2	-27.1 ± 0.4
Arbustos siempreverdes	4.7 ± 0.3	4.1 ± 0.5	-26.8 ± 0.6	-
Arbustos caducifolios	3.2 ± 0.4	2.2 ± 0.4	-31.6 ± 0.6	-30.4 ± 0.01
Hierbas caducifolias	2.3 ± 0.9	3.3 ± 1.1	-20.9 ± 3.8	-20.2 ± 5.4

Tabla 2. Eficiencia del uso de agua y composición isotópica de carbono foliar por formas de vida en las dos temporadas de medida. Los valores son las medias ± ES (n=12).

El Φ_{PSII} fue similar entre las diferentes formas de vida en la temporada de lluvias (0.49 en promedio), mientras que en sequía sufrió una reducción de 24, 45, 16 y 65 % en árboles siempreverdes, árboles semicaducifolios, arbustos siempreverdes y arbustos caducifolios, respectivamente, sin cambios en las hierbas (**Tabla 3**, efecto de forma de vida p=0.02 y efecto de temporada p=0.01). El NPQ aumentó en todas las formas de vida salvo en los arbustos siempreverdes y las hierbas, observándose la mayor disipación no fotoquímica de energía en los arbustos caducifolios (**Tabla 3** efecto de forma de vida p=0.004 y efecto de temporada p=0.0008 e interacción p=0,02).

Formas de vida	Φ_{PSII}		NPQ	
	Lluvia	Sequía	Lluvia	Sequía
Árboles siempreverdes	0.5±0.06	0.4±0.02	0.9±0.4	1.7±0.4
Árboles semi-caducifolios	0.6±0.3	0.3±0.08	0.6± 0.2	2.1±0.2
Árboles caducifolios	nd	0.3± 0.04	nd	2.4±0.7
Arbustos siempreverdes	0.5±0.02	0.4±0.05	0.5±0.2	0.6±0.2
Arbustos caducifolios	0.4±0.06	0.1±0.01	1.2±0.2	5.2±0.9
Hierbas caducifolias	0.5±0.1	0.5±0.13	1.1±0.5	1.1±0.3

Tabla 3. Eficiencia cuántica relativa del fotosistema II y coeficiente de extinción no fotoquímica de las diferentes formas de vida en las dos temporadas de medida. Los valores son las medias ± ES (n=20).

Discusión

En todas las formas de vida el Ψ disminuyó con la sequía a valores similares a los reportados en estudios previos (Tezara et al., 1998; 2003; 2005). En promedio, el Ψ en sequía para todas las formas de vida fue de -2,5 MPa. La reducción del Ψ con la sequía en los arbustos caducifolios y hierbas puede ser resultado de un sistema radical menos profundo en comparación con los árboles y arbustos siempreverdes y árboles caducifolios, los cuales probablemente explotan horizontes más profundos. En un estudio comparativo entre especies siempreverdes y caducifolias de un bosque seco tropical, las siempreverdes mostraron menores potenciales osmóticos y paredes más rígidas que las caducifolias (Sobrado, 1986). Los menores valores de Ψ durante el período seco en las hierbas fueron el resultado del desarrollo de ajuste osmótico en *A. crucis* y *L. nodosum* (0.8 MPa, Ríos, 1993 y 0.7 MPa, Tezara et al., 2003 respectivamente). Valores muy por debajo de -5 MPa han sido reportados en

arbustos caducifolios de ecosistemas secos (Smith y Nobel, 1986). Estos resultados indican que el mantenimiento del estado hídrico de las diferentes formas de vida estará influenciado por el tipo de sistema radical, presencia o no de ajuste osmótico y control estomático, entre otros.

La sequía inhibió el intercambio gaseoso en todas las formas de vida, siendo los arbustos caducifolios los más sensibles al DH. Las mayores A fueron observadas en *C. procera* (arbusto siempreverde) con una alta capacidad fotosintética (Colombo et al., 2007). La disminución de A y g_s conforme el Ψ disminuye podría indicar que los estomas imponen una gran limitación sobre la fotosíntesis en condiciones de sequía. Sin embargo, el cierre estomático no fue el principal factor en la reducción de la A en plantas de *Amaranthus palmeri* (Ehleringer, 1983), *Encelia farinosa* (Ehleringer y Cook, 1984), *Helianthus annuus* (Tezara et al. 1999), *L. nodosum* (Tezara et al. 2003), *I. carnea* y *J. gossypifolia* (Tezara et al. 2005) durante la sequía.

La alta correlación entre A y g_s de las diferentes formas de vida sugiere que en muchas especies la A podría estar co-limitada por factores estomáticos y no estomáticos en respuesta al DH, es decir, que los factores estomáticos y mesofilares que limitan la A cambian de manera coordinada de manera de optimizar la EUA en condiciones de DH.

Durante la temporada de lluvias, la EUA varió en las diferentes formas de vida. Los arbustos siempreverdes mostraron las mayores EUA en comparación con las hierbas. Durante el desarrollo del DH, comúnmente la g_s disminuye en mayor grado que la A , causando un incremento en la EUA; sin embargo, la EUA de las formas de vida caducifolias disminuyó con la sequía. Resultados similares han sido reportados en cuatro especies arbustivas de una pradera semiárida (Letts et al., 2009). Probablemente, las formas de vida caducifolias presenten una estrategia "oportunista", es decir, maximizan la ganancia de carbono en relación al uso de agua durante los breves periodos de buena disponibilidad hídrica, mientras que en sequía la g_s disminuye en proporción con la A , disminuyendo la EUA. Por el contrario, las especies siempreverdes no mostraron variación estacional de la EUA, indicando optimización en el uso del agua, mientras que las hierbas (C_4 y C_3 -CAM) incrementaron la EUA durante la sequía, indicando que la ruta C_4 y el cambio de ruta de fijación de carbono de C_3 a CAM representan mecanismos que permiten optimizar la ganancia de carbono por unidad de pérdida de agua durante la sequía. Se ha reportado que las diferentes formas de vida que coexisten en el Mediterráneo difieren notablemente en la EUA intrínseca y que estas diferencias están correlacionadas con características fisiológicas y morfológicas de cada forma de vida (Medrano et al. 2009).

La A_{max} y la A_D (ganancia diaria de carbono integrada) disminuyeron por el DH y mostraron una relación lineal similar a lo obtenido en especies C_3 de un bosque lluvioso (Zotz y Winter, 1993) y en un matorral seco (Tezara et al., 1998), con pendientes y coeficientes de determinación similares a los de este último hábitat. Así, la medición de A_{max} permite estimar y comparar en épocas contrastantes el balance de carbono diurno de todas estas comunidades xerófitas (Tezara et al., 1998).

Los mayores valores de $\delta^{13}C$ en las hierbas fueron el resultado de la ruta de fijación de carbono de las especies que conforman este grupo: *A. crucis* (C_4) y *T. triangulare* y *C. trifoliata*, C_3 -CAM. Los altos valores de $\delta^{13}C$ de las dos especies arbustivas siempreverdes indican una mayor EUA en comparación al resto de las plantas C_3 revelando la existencia de mecanismos para una mayor conservación del agua. En dos poblaciones de *E. farinosa* provenientes de ambientes con regímenes de precipitación diferentes, se encontró un valor mayor de $\delta^{13}C$ en la población más árida, caracterizada por una mayor duración foliar, mayor pubescencia y menor consumo de agua (Sandquist y Ehleringer, 2003). No se observaron diferencias entre los árboles siempreverdes y caducifolios en el $\delta^{13}C$ en las dos temporadas. Resultados similares se encontraron en un bosque seco de Costa Rica, sugiriendo que el mantenimiento de las hojas durante la época seca no requiere necesariamente de diferencias en la EUA (Leffler y Enquist, 2002). Por el contrario, en un bosque seco estacional de Venezuela, las especies caducifolias mostraron mayores $\delta^{13}C$ que las siempreverdes (Sobrado y Ehleringer, 1997). En sequía, el $\delta^{13}C$ promedio fue mayor que en lluvia, indicando una mayor EUA integrada durante esta temporada en todas las formas de vida. En árboles y arbustos caducifolios, la EUA disminuyó con la sequía, lo cual podría estar relacionado con un uso menos conservador del agua en aras de una mayor ganancia de carbono.

Se ha considerado que la reducción de la A en condiciones de DH se debe a factores estomáticos y metabólicos mientras que la actividad del PSII ha sido considerada como muy resistente a la sequía. Sin embargo, se encontró que con la sequía, en este grupo de especies, Φ_{PSII} disminuyó mientras que NPQ incrementó considerablemente, con la excepción de los arbustos siempreverdes y las hierbas. Estos resultados sugieren que el aparato fotoquímico se reguló descendientemente en la mayoría de las diferentes formas de vida y que posiblemente la regulación del aparato fotoquímico (reducción del Φ_{PSII} compensado por el incremento en NPQ) contribuyó parcialmente con los cambios en los factores metabólicos que causan la reducción en A en estas especies.

En los arbustos siempreverdes del género *Calotropis*, la alta capacidad fotosintética, pubescencia foliar y un sistema radical profundo (Colombo et al., 2007) y en la hierba *A. crucis* el ajuste osmótico (Ríos, 1993) y los cambios en la absorptividad y reflectividad foliar, (Urich, 1978) les permiten tolerar eficientemente la sequía. En *T. triangulare*, la inducción del CAM y un

incremento en la energía de disipación por el ciclo de las xantofilas en déficit hídrico moderado, previene la degradación de la proteína D1 (Pieters et al., 2003).

La variabilidad y ajuste de las características morfológicas y fisiológicas en las diferentes formas de vida producto de los diferentes mecanismos de respuesta a la sequía, les permiten a estas especies desarrollarse exitosamente en estas zonas semiáridas.

Agradecimientos

El Consejo de Desarrollo Científico de la Universidad Central de Venezuela financió esta investigación con las subvenciones CDCH PI 03-33-5383-2006 y CDCH PI 03.5733.2007/2.

Bibliografía

Bilger, W., Björkman, O. 1990. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of Hedera canariensis. *Photosynthesis Research* 25:173-185

Chaves, M.M., Flexas, J., Pinheiro C. 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany* 103:551-560.

Colombo, R., Marín, O., Irazábal, S., Tezara, W. 2007. Relaciones hídricas, fotosíntesis y anatomía foliar de dos especies del género Calotropis. *Interciencia* 32:791-796.

Cornic G. 1994. Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis. En: Baker, N.R., Bowyer, J.R. (eds.), *Photoinhibition of Photosynthesis*, pp. 297-313, Bios Scientific Publishers, Oxford. U.K.

Cornic, G. 2000. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture – not by affecting ATP synthesis. *Trends in Plant Science* 5:187-188.

Díaz, M. 2001. Ecología experimental y ecofisiología: bases para el uso sostenible de los recursos naturales de las zonas áridas neo-tropicales. *Interciencia* 26:472-478

Ehleringer, J. 1983. Ecophysiology of Amaranthus palmeri, a sonoran desert summer annual. *Oecologia* 57:107-112.

Ehleringer, J., Cook, C. 1984. Photosynthesis in Encelia farinosa Gray in response to decreasing leaf water potential. *Plant Physiology* 75:688-693.

Ehleringer, J., Cooper, T. 1992. On the role of orientation in reducing photoinhibitory damage in photosynthetic-twig desert shrubs. *Plant, Cell and Environment* 15:301-306.

Genty, B., Briantais, J., Baker, N. 1989. The relationships between the quantum yield of photosynthesis electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta* 990:87-92.

González, A., Villalobos, V., Pereyra, G., Rengifo, E., Marín, O., Tezara, W. 2009. Comparación ecofisiológica de tres especies del género Lantana (verbenaceae). *Acta Botánica Venezuelica* 32(2): 417-432.

Herrera, A., Rengifo, E., Tezara, W. 2010. Respuestas ecofisiológicas a la inundación en árboles tropicales tolerantes de un igapó. *Ecosistemas* 19(1):37-51.

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) 2007. Fourth Assessment Report of Working Group I. Climate Change 2007: The Physical Science Basis, Summary for Policymakers.

Irazábal, S. 2005. *Balance Estacional de carbono y distribución de asimilados en Talinum triangulare Willd. (Portulacaceae)*. Trabajo Especial de Grado, UCV. 64 pp.

Jackson, R., Sperry, J., Dawson T. 2000. Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. *Trends in Plant Science* 5:482-488.

Kramer, P., Boyer, J. 1995. *Water relations of plants and soils*. Academic Press. London. U.K.

- Larcher, W. 2000. Temperature stress and survival ability of Mediterranean sclerophyllous plants. *Plant Biosystems* 134:279-295.
- Lawlor, D.W. 2001. *Photosynthesis*, (3^{ra} Edición). Editorial BIOS. Oxford. U.K.
- Lawlor, D.W. 2002. Limitation to photosynthesis in water stressed leaves: stomata versus metabolism and the role of ATP. *Annals of Botany* 89:871-885.
- Lawlor, D.W., Cornic, G. 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment* 25:275-294.
- Lawlor, D.W., Tezara, W. 2009. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Annals of Botany* 103:561-579.
- Leffler, A.J., Enquist, B.J. 2002. Carbon isotope composition of tree leaves from Guanacaste, Costa Rica: comparison across tropical forest and tree life history. *Journal of Tropical Ecology* 18:151-159.
- Letts, M.G., Fanagan, L.B., Van Gaalen, K.E. Johnson, D.R.E. 2009. Interspecific differences in photosynthetic gas exchange characteristics and acclimation to soil moisture stress among shrubs of a semiarid grassland. *Ecoscience* 16(1):125-137.
- Marín, O., Tezara, W. 2006. Efecto del déficit hídrico sobre la disipación de energía del fotosistema 2 y la fotosíntesis de dos especies de xerófitas de la Península de Paraguaná. En: *Libro de Resúmenes IX Congreso Latinoamericano de Botánica*, pp. 297-298. Asociación Latinoamericana de Botánica, Santo Domingo, Republica Dominicana.
- Medina, E., Francisco, A.M., Wingfield, R., Casañas, O.L. 2008. Halofitismo en plantas de la costa del caribe de Venezuela: halófitas y halotolerantes. *Acta Botanica Venezuelica* 31:49-80.
- Medrano, H., Flexas J., Galmés J. 2009. Variability in water use efficiency at the leaf level among Mediterranean plants with different growth forms. *Plant and Soil* 317:17-29.
- Piedade, M.T.F., Ferreira, C.S., Franco, A.C. 2010. Estrategias reproductivas de la vegetación y sus respuestas al pulso de la inundación en las zonas inundables de la Amazonía Central. *Ecosistemas* 19(1):52-66.
- Pieters, A.J., Tezara, W. Herrera, A. 2003. Operation of the xanthophylls cycle and degradation of D1 protein in the inducible CAM plant, *Talinum triangulare*, under water deficit. *Annals of Botany* 92:393-399
- Ríos, L. 1993. *Ajuste osmótico en Alternanthera crucis*. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. Universidad Central de Venezuela. Caracas. Venezuela.
- Saibo, N., Lourenço, T., Oliveira, M.M. 2009. Transcription factors and regulation of photosynthetic and related metabolism under environmental stresses. *Annals of Botany* 103:609-623.
- Sandquist D.R., Ehleringer J.R. 2003. Carbon isotope discrimination are different within and between contrasting populations of *Encelia farinosa* raised under common-environment conditions. *Oecologia* 134:463-470.
- Schulze, E., Robichaux, R., Grace, J., Rundel, P., Ehleringer, J. 1987. Plant water balance. *BioScience* 37 (1):32-36.
- Smith, S., Nobel, P., 1986. Deserts. En: Baker, N., Long, S., (Eds.) *Photosynthesis in Contrasting Environments: Topics in Photosynthesis*, Vol. 7. pp. 62, Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Sobrado, M.A. 1986. Aspects of tissue water relations and seasonal changes of leaf water potential components of evergreen and deciduous species coexisting in tropical dry forests. *Oecologia* 68:413-416.
- Sobrado, M.A., Ehleringer, J.R., 1997. Leaf carbon isotope ratios from a tropical dry forest in Venezuela. *Flora* 192:121-124.
- Tezara, W., Fernandez, M.D., Donoso, C., Herrera, A. 1998. Seasonal changes in photosynthesis and stomatal conductance of five species from a semiarid ecosystem. *Photosynthetica* 35:399-410.

Tezara, W., Mitchell, V., Driscoll, S., Lawlor, D.W. 1999. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature* 401:914-917.

Tezara, W., Martínez, D., Rengifo, E., Herrera, A. 2003. Photosynthetic responses of the tropical spiny shrub Lycium nodosum (Solanaceae) to drought, soil salinity and saline spray. *Annals of Botany* 92:757-765.

Tezara, W., Marín, O., Rengifo, E., Martínez, D., Herrera, A. 2005. Photosynthesis and Photoinhibition in two xerophytic shrubs during drought. *Photosynthetica* 43 (1):37- 45.

Tezara, W., Pereyra, G., Marín, O., Villalobos, V., Irazábal, S., González, A., Colombo, R., Urich, R., Coronel, I., Herrera A. 2008. Variación intraespecífica en la respuesta fotosintética en diferentes formas de vida en zonas áridas y eficiencia de uso de agua en 32 accesiones de Cacao. *Memorias del Instituto de Biología Experimental* 5:233-236.

Urich, R. 1978. *Aspectos ecofisiológicos de las relaciones hídricas en especies de la vegetación árida del Estado Falcón*. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. Universidad Central de Venezuela. Caracas. Venezuela. 87pp.

Urich, R., Coronel, I., Cáceres, A., Tezara, W., Kalinhoff, C., Carrillo, V., Quillice, A., Zamora, E. 2008. Respuesta fotosintética y relaciones hídricas de especies de un bosque seco tropical y de morichales afectados por impacto ambiental. *Memorias del instituto de Biología Experimental* 5:229-232.

Villalobos, V. 2007. *Fotosíntesis y fluorescencia de la clorofila a en hojas de diferentes edades de Capparis odoratissima*. Trabajo Especial de Grado, UCV. 53 pp

Zotz, G., Winter K. 1993. Short-term photosynthesis measurements predict leaf carbon balance in tropical rain-forest canopy plants. *Planta* 191:409-412.