

**COMPARACIÓN ECOFISIOLÓGICA Y ANATÓMICA
DE LOS TEJIDOS FOTOSINTÉTICOS DE *CERCIDIUM
PRAECOX* (RUIZ & PAV. EX HOOK.) HARMS (FABACEAE,
CAESALPINIOIDEAE)**

**Ecophysiological and anatomic comparison of photosynthetic tissues
of *Cercidium praecox* (Ruiz & Pav. ex Hook.) Harms (Fabaceae,
Caesalpinioideae)**

Eleinis ÁVILA, Jenny DE ALMEIDA y Wilmer TEZARA

*Laboratorio de Ecofisiología de Xerófitas, Centro de
Botánica Tropical, Instituto de Biología Experimental,
Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela,
Apartado 47114, Caracas 1041-A, Venezuela
wilmer.tezara@ciens.ucv.ve*

RESUMEN

Cercidium praecox es un arbusto caducifolio con tallo fotosintético. Se compararon caracteres fisiológicos y morfoanatómicos de hojas y tallos de la especie en condiciones naturales en Macanao, estado Nueva Esparta. El tallo presentó un reciclaje fotosintético con una tasa de $2,6 \pm 0,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La tasa de fotosíntesis, conductancia estomática, eficiencia de uso de agua, contenido de clorofilas, nitrógeno y proteínas solubles totales fue mayor en la hoja que en el tallo, aunque el grosor del clorénquima del tallo fue mayor que el del parénquima en empalizada de la hoja. Las características fisiológicas, bioquímicas y morfoanatómicas del tallo de *C. praecox* indican que presenta actividad fotosintética, contribuyendo positivamente en la economía de carbono de la especie.

Palabras clave: fotoquímica, fotosíntesis del tallo, intercambio de gases, morfoanatomía, reciclaje fotosintético

ABSTRACT

Cercidium praecox is a green-stemmed deciduous shrub. Physiological and morphoanatomical traits were compared between leaves and stems of the species in natural conditions in Macanao, Nueva Esparta State. The stem showed recycling photosynthesis with a rate of $2.6 \pm 0.3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. The photosynthetic rate, stomatal conductance, water use efficiency, chlorophyll, nitrogen and total soluble protein content was higher in leaves than in stems, although the thickness of the stem chlorenchyma was higher than that of the palisade parenchyma leaf. The stem physiological, biochemical and morphoanatomical traits of *C. praecox* indicate that the stem has photosynthetic activity, contributing positively to the whole carbon economy.

Keywords: gas exchange, morphoanatomy, photochemistry, stem photosynthesis, recycling photosynthesis

INTRODUCCIÓN

Las plantas se han adaptado en una variedad de formas a las condiciones ambientales extremas que existen en áreas desérticas. Bajo condiciones xerófilas, deben resistir o evitar las sequías periódicas (Weier *et al.* 1974), por lo tanto debe existir una relación entre las variables ambientales, la fisiología, los caracteres morfológicos y la anatomía foliar y caulinar que explique esta tolerancia al déficit hídrico (DH). Las características morfológicas y bioquímicas de los órganos de las plantas están asociados con una función específica (Taiz & Zeiger 2006); así, las hojas de una planta estarán adaptadas a crecer en hábitats con determinadas condiciones microclimáticas de densidad de flujo fotónico (DFF), humedad relativa (HR), temperatura del aire (Ta), entre otras.

La morfoanatomía foliar típica de especies de desierto o de zonas áridas consiste en una lámina foliar pequeña, con cutícula gruesa, alta densidad de tricomas, estomas frecuentemente hundidos en la epidermis, y desarrollo notable del parénquima en empalizada y de los tejidos mecánicos (esclerenquima y colénquima) (Lindorf *et al.* 2006). Estas características reducen la pérdida de agua por transpiración y hacen eficiente el uso de la alta DFF que reciben durante la mayor parte del año.

El tallo también puede presentar modificaciones que están relacionadas con el ambiente de crecimiento, un ejemplo son las plantas con tallo verde, generalmente ubicadas en zonas secas, el cual puede mantener la función asimiladora durante todo el año (Roth 1992; Lindorf *et al.* 2006; Ávila 2011; Ávila *et al.* 2014). Estos tallos son de importancia en especies caducifolias porque permiten la ganancia de carbono durante los períodos de DH (Tinoco-Ojanguren 2008).

Las especies con tallo fotosintético son comúnmente encontradas en ambientes áridos o semiáridos tropicales y sub-tropicales caracterizados por alta DFF, altas temperaturas y períodos prolongados de DH, lo que representa una evidencia de la importancia de este órgano para la supervivencia de las plantas en dichos ambientes (Nilsen & Sharifi 1997; Ávila *et al.* 2014).

La asimilación de CO₂ a través del tallo ha sido diferenciada en dos tipos: fotosíntesis del tallo y fotosíntesis cortical (Nilsen & Sharifi 1994; Nilsen 1995; Aschan & Pfanzen 2003). Sin embargo, esta terminología puede llevar a confusión puesto que la asimilación de CO₂ que ocurre en el tallo es realizada, en mayor parte, por los cloroplastos corticales. Recientemente se han definido dos tipos de fotosíntesis del tallo: fotosíntesis neta del tallo (FNT) y reciclaje fotosintético del tallo (RFT) (Ávila *et al.* 2014). La FNT implica asimilación neta de CO₂ atmosférico a través de los estomas de la epidermis del tallo (Nilsen 1995) y el RFT es producto de la reasimilación del CO₂ liberado durante la respiración de los tejidos no-fotosintéticos del tallo y de la raíz (Nilsen & Sharifi 1994; Aschan & Pfanzen 2003). La mayoría de las especies de desierto con tallo verde que han sido evaluadas presentan FNT, mientras que el RFT es comúnmente encontrado en especies de árboles de bosques templados (Pfanzen *et al.* 2002; Aschan & Pfanzen 2003; Ávila

et al. 2014); ambos tipos de ecosistemas involucran períodos de estrés, ya sean hídricos o térmicos.

El género *Cercidium* (Fabaceae: Caesalpinoideae) abarca de 10 a 12 especies propias de América subtropical y está representado en Venezuela por la especie *C. praecox* (Aristeguieta 1973). Dicha especie es nativa de Sonora Central y Baja California, México (AzArboretum 2008), aunque puede encontrarse en América del Sur, generalmente en zonas perturbadas, dadas sus características de especie pionera (Alesso et al. 2003).

En Venezuela, *C. praecox* es común en las regiones áridas y semi-áridas de la zona norte-costera (Zulia, Falcón, Lara, Sucre, Nueva Esparta) (Roth 1992). Es un arbusto o árbol pequeño caducifolio, con tallo verde muy ramificado desde la base, espinas caulinares y hojas compuestas de segundo orden (Aristeguieta 1973; Roth 1992; Scoones 1993) (Fig. 1). Es frecuente en zonas cálidas y en muchas partes de la Isla de Margarita forma parte del bosque xerofítico (Hoyos 1985). A pesar de la importancia de este arbusto en los bosques secos tropicales y matorrales xerofíticos, información ecofisiológica y su relación con caracteres morfo-anatómicos es escasa.

En este trabajo se evaluaron algunas características fisiológicas (tasas de fotosíntesis, conductancia estomática, eficiencia de uso de agua, actividad fotoquímica del fotosistema II), características bioquímicas (contenido de clorofilas, nitrógeno foliar y proteínas solubles totales) y variables morfoanatómicas y morfométricas de las hojas y el tallo de *Cercidium praecox* en un matorral espinoso en la Península de Macanao, estado Nueva Esparta, con el objetivo de caracterizar la ecofisiología de la especie y conocer cuál es la contribución del tallo verde en la asimilación de carbono en condiciones naturales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y material vegetal

El estudio fue realizado en la arenera activa “La Chica” en la Península de Macanao, estado Nueva Esparta (11°01'19"-11°04'09" N, 64°16'36"-64°15'08" O). La zona presenta clima semiárido con temperatura media anual de 27,4° C y precipitación anual de 524 mm en el período 1950-1998 (INAMEH 2011). El muestreo se realizó en los meses de enero y abril del año 2011, que correspondió a la temporada de lluvia de ese año.

Las determinaciones se realizaron en individuos adultos de *Cercidium praecox* que crecen naturalmente en la arenera. Se utilizaron hojas completamente expandidas y tallos jóvenes (menos de 1 cm de diámetro).

Determinaciones fisiológicas

Intercambio de gases

Se realizaron cursos diarios de las medidas instantáneas de intercambio de gases: tasa de fotosíntesis foliar (A_p), tasa de transpiración (E), conductancia es-

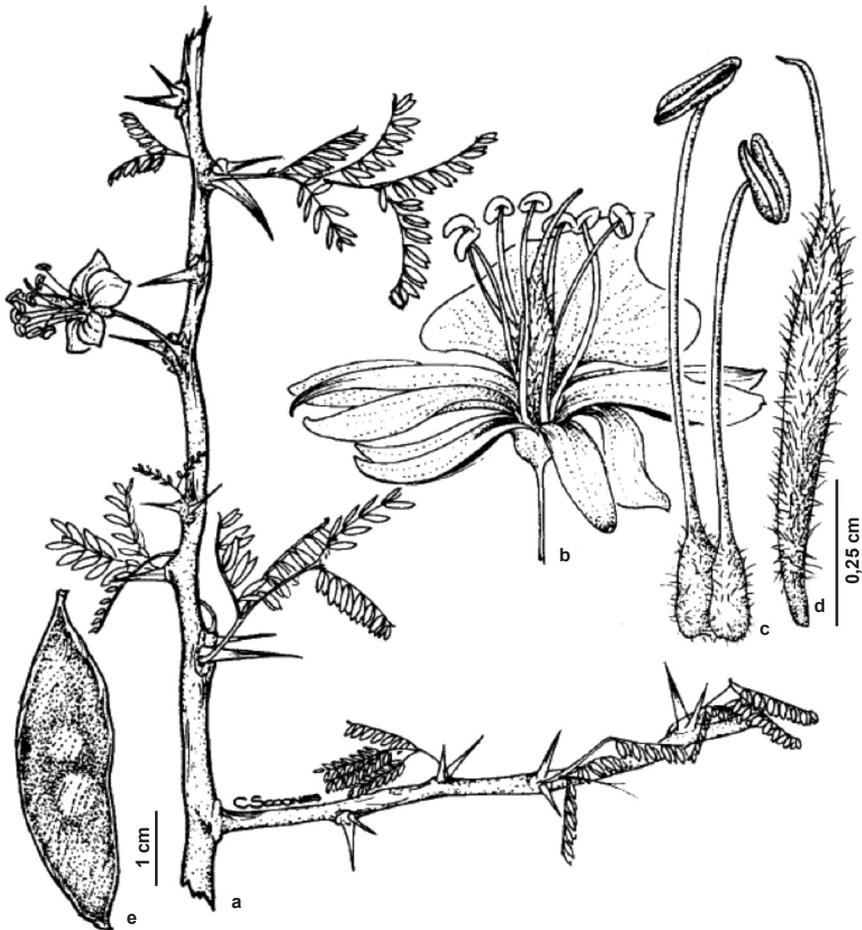


Fig. 1. *Cercidium praecox* subsp. *glaucum* (Cav.) Burkant. **a.** Rama. **b.** Flor. **c.** Estambres. **d.** Gineceo. **e.** Fruto. (Tomado de Scoones 1993).

tomática (g_s) y concentración intercelular de CO_2 (C_i) en hojas intactas ($n = 6$), utilizando un sistema de intercambio de gases portátil (CIRAS 2, PPSystems, Hitchin, R.U.). Las condiciones de las medidas fueron: $380 \mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO_2 , 21% de O_2 , $28^\circ C$ y DFF saturante de $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La eficiencia de uso de agua instantánea (EUA) se determinó como la relación A_p/E . En el tallo se realizaron medidas de respiración en oscuridad (R_{OT}) y en luz (R_{LT}) en las condiciones arriba mencionadas a las 0900 h ($n = 8$). Para esto se colocaron 3 secciones de 1,8 cm de longitud (provenientes de un mismo individuo) en la cámara de asimilación y se esperó hasta que las medidas se estabilizaran antes de registrarlas. La tasa de re-

ciclaje fotosintético del tallo (A_R) fue determinada como $R_{OT}-R_{LT}$, y el porcentaje de re-asimilación como $(A_R/R_{OT}) \times 100$ (Cernusak & Marshall 2000; Aschan *et al.* 2001; Damesin 2003).

Actividad fotoquímica del fotosistema II (PSII)

Las medidas de fluorescencia de la clorofila a del PSII se realizaron en hojas y tallos ($n = 6$) utilizando un fluorímetro portátil (PAM 2100, WALZ, Alemania). Se determinaron la fluorescencia mínima (F_o) y la fluorescencia máxima (F_m) de hojas y tallos en oscuridad (previo al amanecer) y la fluorescencia mínima (F'_o), fluorescencia máxima (F'_m) y fluorescencia estable (F) de hojas y tallos adaptados a una DFF saturante ($1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Con estas medidas se calcularon los siguientes parámetros (Genty *et al.* 1989):

Eficiencia cuántica máxima del PSII (F_v/F_m): es la eficiencia fotoquímica de los centros abiertos del PSII (Kao & Forseth 1992).

$$F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$$

Eficiencia cuántica relativa del PSII (Φ_{PSII}): expresa el número de electrones transportados a través del PSII relativo al número de fotones absorbidos, representando una medida relativa del rendimiento fotoquímico del PSII (Genty *et al.* 1989).

$$\Phi_{PSII} = (F'_m - F)/F'_m$$

Coefficiente de extinción fotoquímica (q_p): está relacionado con el estado redox de la quinona primaria (el aceptor de electrones del PSII, Q_A), este coeficiente denota la proporción de Q_A oxidadas que se encuentran en el centro de reacción del PSII (Krause & Weis 1991).

$$q_p = (F'_m - F)/F'_m - F'_o$$

Coefficiente de extinción no fotoquímica (q_N): es una medida relativa de la cantidad de energía que es disipada en eventos no fotoquímicos (por ejemplo, disipación térmica) (Krause & Weis 1991).

$$q_N = 1 - (F'_m - F'_o)/F_m - F_o$$

El transporte total de electrones (J) se estimó de la siguiente manera:

$$J = \Phi_{PSII} \times DFF \times 0,84 \times 0,5 \text{ (Krall \& Edwards 1992)}$$

Determinaciones bioquímicas

La extracción de clorofilas se realizó en muestras de hojas y corteza de tallos

(n = 4) de área conocida, utilizando acetona al 80% en frío (Bruinsma 1963). El contenido de clorofilas totales ($Cl_{(a+b)}$) fue expresado en $g\ m^{-2}$.

El contenido de proteínas solubles totales (PST) se determinó en hojas y corteza de tallos (n = 8) según el método de Bradford (1976). El contenido de PST fue expresado en $g\ m^{-2}$.

El contenido de nitrógeno (N) fue determinado en muestras secas pulverizadas de hojas y tallos (n = 4) mediante un analizador elemental (Costech, Valencia, California) acoplado a un espectrómetro de masas (Finnigan, Bremen, Alemania). El contenido de N fue expresado en $mg\ g^{-1}$.

Caracteres morfoanatómicos y morfométricos

Se colectaron muestras de ramas terminales de menos de 1 cm de diámetro y hojas ubicadas sobre estas ramas, las cuales fueron preservadas en etanol al 70% v/v. Se realizaron cortes transversales de folíolos centrales completamente expandidos (n = 3), aclarados de folíolos con cloro comercial (hipoclorito de sodio 10% m/m) (n = 6) y cortes transversales (n = 3) y paradérmicos de tallos jóvenes (n = 4). Los aclarados y los cortes paradérmicos de tallo fueron teñidos con azul de toluidina 50% v/v en alcohol y se realizaron montajes semipermanentes de todos los cortes y aclarados en glicerina al 30% v/v (Jensen 1962). Los cortes fueron realizados a mano alzada.

Los parámetros grosor foliar (GF), grosor del parénquima en empalizada (GPE), grosor de la corteza del tallo (GCT), grosor del clorénquima del tallo (GCLT) y densidad estomática (DE) fueron medidos en fotos tomadas con un microscopio óptico binocular (Leica DMLS, Suecia), utilizando el programa Image-Tool 2.0 (UTHSCSA 1995-96).

El área foliar específica (AFE) se determinó en muestras de hojas (n = 8) dibujando los folíolos en papel y determinando el área con el programa Image-Tool. Los folíolos fueron secados en una estufa a 70° C durante 72 h y luego fueron pesados con una balanza analítica (Citizen scale, USA; sensibilidad 0,0001 g). El AFE se determinó como la relación entre el área foliar y el peso seco foliar, según la ecuación:

$$AFE = \text{Área}_f / P_s \text{ (cm}^2\ g^{-1}\text{)}$$

Además, se determinó la relación área/peso seco de la corteza de las secciones de tallos utilizadas para las medidas de intercambio gaseoso (n = 8); para ello la corteza fue removida de los tallos, se calculó su área midiendo el largo y ancho de las secciones y se determinó el peso seco como en el caso de la hoja.

Análisis estadístico

Se realizaron pruebas de diferencias de medias (t de student) para determinar si los parámetros evaluados en hojas y tallos diferían entre sí. Se utilizó un nivel de significancia $\alpha = 0,05$. Las pruebas se realizaron utilizando el paquete estadístico STATISTICA 9.

RESULTADOS

Intercambio de gases

Las máximas A_f y g_s ($15,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y $303,7 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente) se observaron en horas de la mañana, y disminuyeron al mediodía en un 60% y 45%, respectivamente. La E y EUA siguieron un patrón similar a g_s con los mayores valores en la mañana y los menores al mediodía (Fig. 2.). La C_i fue relativamente constante a lo largo del día ($272,5 \pm 8,8 \mu\text{mol mol}^{-1}$).

La tasa de reciclaje fotosintético del tallo (A_R) fue de $2,55 \pm 0,28 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La R_{LT} fue menor que R_{OT} , indicando que existe una asimilación interna de CO_2 en presencia de luz, y que compensa en un 41% la pérdida de carbono por respiración (Fig. 3.). Se observó que A_R representa el 23% de A_f (Fig. 3.). Los valores de g_s , E y EUA instantánea siempre fueron mayores en la hoja que en el tallo (Tabla 1).

Tabla 1. Parámetros de intercambio de gases medidos en la mañana a $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de DFF en hojas y tallos de *C. praecox* (n = 8).

Parámetro	Hoja	Tallo
Intercambio gaseoso		
A ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	$11,25 \pm 0,41$ a	$2,55 \pm 0,28$ b
g_s ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	$303,67 \pm 23,03$ a	$159,75 \pm 24,75$ b
E ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	$3,47 \pm 0,13$ a	$2,16 \pm 0,25$ a
C_i ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	$281,67 \pm 4,81$ b	$410,28 \pm 3,61$ a
EUA (mmol mol^{-1})	$3,26 \pm 0,15$ a	$1,30 \pm 0,17$ b
Actividad fotoquímica		
F_v/F_m	$0,830 \pm 0,015$ a	$0,818 \pm 0,029$ a
J ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	$167,57 \pm 32,61$ a	$157,73 \pm 15,87$ a
Φ_{PSII}	$0,337 \pm 0,067$ a	$0,339 \pm 0,063$ a
q_p	$0,690 \pm 0,096$ a	$0,575 \pm 0,121$ a
q_N	$0,702 \pm 0,078$ a	$0,640 \pm 0,188$ a
Determinaciones bioquímicas		
$Cl_{(a+b)}$ (g m^{-2})	$0,40 \pm 0,02$ a	$0,10 \pm 0,01$ b
PST (g m^{-2})	$1,13 \pm 0,17$ a	$0,41 \pm 0,09$ b
N (mg g^{-1})	$29,61 \pm 2,48$ a	$17,33 \pm 0,23$ b

*Letras diferentes entre columnas indican diferencias significativas ($p < 0,05$)

A = Tasa de fotosíntesis; g_s = Conductancia estomática; E = Tasa de transpiración; C_i = Concentración intercelular de CO_2 ; EUA = Eficiencia de uso de agua instantánea; F_v/F_m = Eficiencia cuántica máxima; J = Tasa de transporte de electrones; Φ_{PSII} = Eficiencia cuántica relativa del PSII; q_p = Coeficiente de extinción fotoquímica; q_N = Coeficiente de extinción no fotoquímica de hojas (n = 3) y tallos (n = 5) de *C. praecox*; $Cl_{(a+b)}$ = Contenido de clorofilas totales; PST = Proteínas solubles totales; N = Contenido de nitrógeno de hojas y tallos (n = 4).

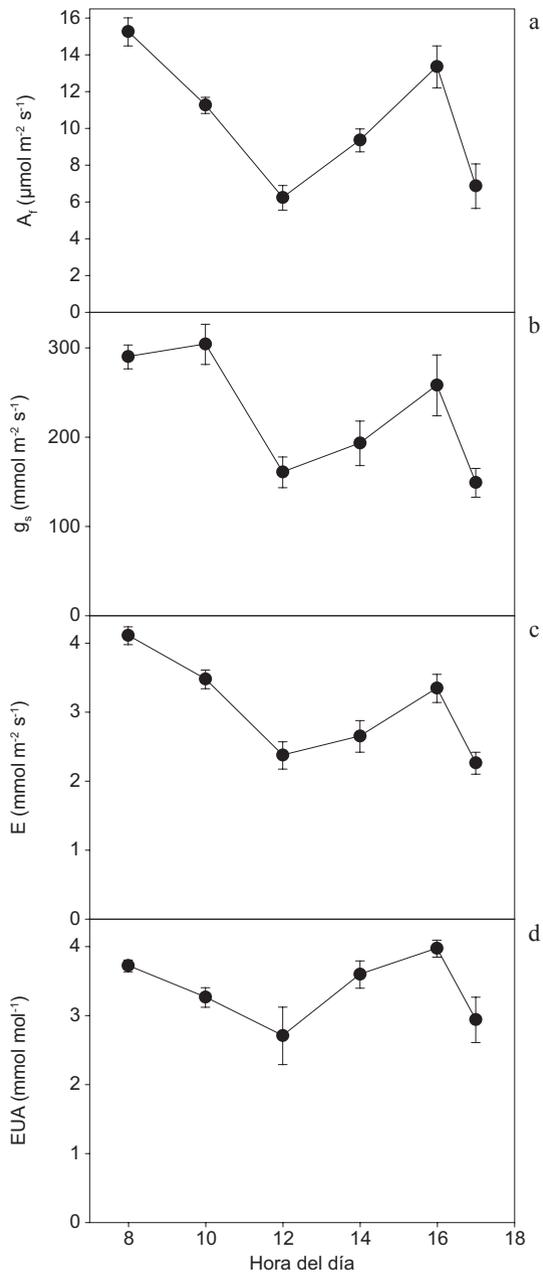


Fig. 2. Curso diario de intercambio gaseoso. **a.** Tasa de fotosíntesis foliar (A_p). **b.** Conductancia estomática (g_s). **c.** Tasa de transpiración (E). **d.** Eficiencia de uso de agua (EUA) de hojas de *C. praecox*. Los valores representan la media \pm ES ($n = 4$).

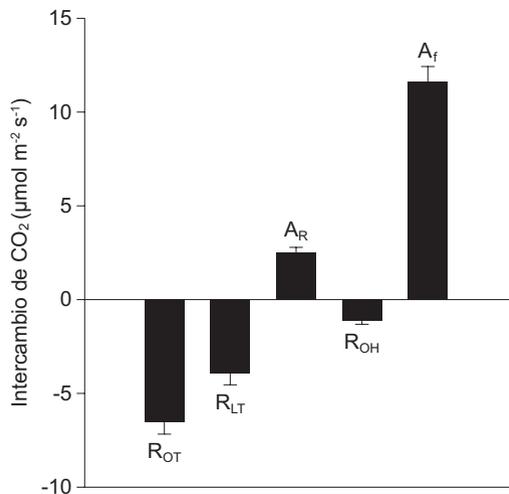


Fig. 3. Intercambio de CO₂ de hojas y tallos (n = 8) de *C. praecox* medidos en luz (1200 μmol m⁻² s⁻¹) y en oscuridad. Tasa de respiración en oscuridad de tallos (R_{OT}), tasa de respiración en luz de tallos (R_{LT}), tasa de reciclaje fotosintético del tallo (A_R), tasa de respiración en oscuridad de hojas (R_{OH}) y tasa de fotosíntesis foliar (A_f).

Actividad fotoquímica

Los valores de F_v/F_m fueron 0,83 y 0,82 en hojas y tallos respectivamente, sin observarse diferencias significativas entre ambos órganos. Los valores de F_v/F_m encontrados fueron similares al valor óptimo que presentan hojas maduras en buen estado. No se encontraron diferencias significativas en los diferentes parámetros de fluorescencia (Φ_{PSII} , J , q_p , q_N) evaluados a DFF saturante, 1200 μmol m⁻² s⁻¹, en hojas y tallos (Tabla 1).

Determinaciones bioquímicas

Se encontraron diferencias significativas en el contenido de Cl_(a+b) PST por unidad de área y N por unidad de masa entre la hoja y el tallo. El contenido de Cl_(a+b), PST y N fue 4, 2,75 y 1,7 veces mayor en las hojas que en los tallos (Tabla 1).

Caracteres morfoanatómicos y morfométricos

Se observó la presencia de clorénquima en la corteza del tallo, entre varias capas de hipodermis hacia el exterior y de esclerénquima hacia el interior (Fig. 4a, b). La epidermis está formada por más de una capa de células con las paredes tangenciales externas gruesas y bastante cutinizadas (Fig. 4b).

El corte transversal de la hoja muestra simetría dorsiventral (hoja bifacial), con menor proporción de parénquima en empalizada que de parénquima esponjoso, con ambas cutículas gruesas (Fig. 4c).

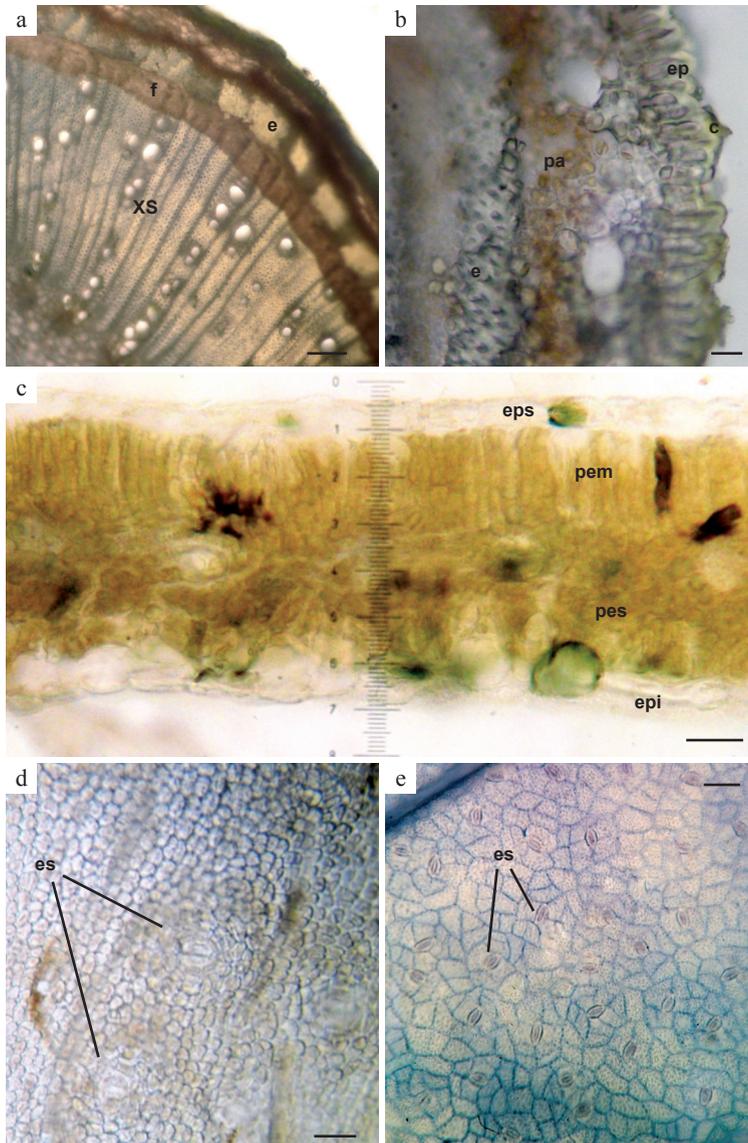


Fig. 4. Secciones de tallos y hojas de *C. praecox*: **a-b.** Corte transversal de tallo con crecimiento secundario poco desarrollado. **c.** Corte transversal de un folíolo central mostrando la simetría dorsiventral de la hoja. **d.** Corte paradérmico de tallo mostrando los estomas. **e.** Aclarado de folíolo mostrando los estomas. Letras: f = floema, e = esclerénquima, xs = xilema secundario, pa = parénquima asimilador (clorénquima), ep = epidermis, c = cutícula, es = estoma, eps = epidermis superior, pem = parénquima en empalizada, pes = parénquima esponjoso, epi = epidermis inferior. Escala: a = 400 μ m; b-e = 50 μ m.

En la superficie de la epidermis del tallo se observaron estomas anomocíticos (Fig. 4d) y en menor cantidad que en la hoja (Fig. 4e, Tabla 2). Los estomas en la hoja también son anomocíticos (Fig. 4e). Se observó bastante compactación de los tejidos (pocos espacios intercelulares).

La DE fue mayor en ambas superficies de las hojas que en el tallo, siendo en éste último un 7 y 36% el correspondiente a la superficie adaxial y abaxial de la hoja, respectivamente (Tabla 2). El GCT fue mayor que el GF y el GCLT fue mayor que el GPE, mientras que no se encontraron diferencias significativas entre las relaciones GPE/GF y GCLT/GCT. El AFE fue mayor que la relación área/peso seco de la corteza de los tallos (Tabla 2).

Tabla 2. Caracteres morfoanatómicos y morfométricos de *C. praecox*.

Parámetro		Hoja	Tallo
DE (n° estomas mm ⁻²)	adaxial	287,51 ± 18,95 a	20,34 ± 7,25 b
	abaxial	57,26 ± 2,48 a	
GF (µm)		175,67 ± 8,23 b	NA
GCT (µm)		NA	220,89 ± 12,19 a
GPE (µm)		72,08 ± 8,14 b	NA
GCLT (µm)		NA	86,82 ± 4,97 a
GPE/GF		0,41 ± 0,05 a	NA
GCLT/GCT		NA	0,39 ± 0,02 a
AFE (cm ² g ⁻¹)		241,14 ± 12,63 a	NA
Área/peso seco corteza (cm ² g ⁻¹)		NA	81,28 ± 9,52 b

*Letras diferentes entre columnas indican diferencias significativas ($\alpha = 0,05$)

NA: no aplica; DE = Densidad estomática de hojas y tallos; GF = Grosor foliar total; GPE = Grosor del parénquima en empalizada; GCT = Grosor de la corteza; GCLT = Grosor del clorénquima; AFE Área foliar específica.

DISCUSIÓN

La presencia de clorénquima bien definido, estomas y actividad fotoquímica del PSII en el tallo de *C. praecox*, además de mostrar un contenido de N y PST relativamente alto, permite afirmar que el tallo de esta especie posee actividad fotosintética. Aunque el tallo no mostró asimilación neta de CO₂, al menos la A_R observada (2,55 mmol m⁻² s⁻¹) indica una reasimilación que compensa en un 41% la pérdida de carbono por respiración, contribuyendo así a la economía de carbono de la especie, debido a que menos CO₂ estaría siendo liberado a la atmósfera.

Las máximas A_f y g_s foliar encontradas en buena condición hídrica son mayores que los registrados en árboles siempreverdes en ecosistemas semiáridos

(Tezara *et al.* 1998; 2010). Se observó que existe una relación entre A_f , E y g_s foliar a lo largo del día. Los valores de EUA foliar son altos, característicos de especies de zonas áridas y similares a arbustos siempreverdes del género *Calotropis* en el litoral central de Venezuela en la temporada de lluvia (Tezara *et al.* 2011). La disminución de g_s al mediodía, incluso en condiciones de buena disponibilidad hídrica, es una característica típica de especies de ecosistemas áridos, semiáridos y sabanas (Vareschi 1960; Raschke & Resemann 1986; Franco & Lüttge 2002).

La mayoría de las especies de desierto con tallo fotosintético tienen asimilación neta de CO_2 ; sin embargo, en *C. praecox* se encontró RFT. Este tipo de asimilación también ha sido señalada en soya (*Glycine max*) (L.) Merr., donde la asimilación de CO_2 que ocurre en el tallo es suficiente para compensar la pérdida de carbono por la respiración diurna (A neta igual a cero), a pesar de la presencia de abundantes estomas en la epidermis de este órgano (Nilsen & Bao 1990). El RFT ha sido referido mayormente para especies de árboles de bosques templados (Foote & Sheadle 1976; Cernusak & Marshall 2000; Aschan *et al.* 2001; Wittmann *et al.* 2001; Damesin 2003; Berveiller *et al.* 2007; Berveiller & Damesin 2008; Cerasoli *et al.* 2009), los cuales presentan clorénquima por debajo de una peridermis bien desarrollada, donde las temperaturas bajas del invierno provocan la pérdida de las hojas y el tallo mantiene las actividades fisiológicas durante ese período.

El porcentaje de reasimilación encontrado en *C. praecox* (41%) está dentro del intervalo de valores encontrado para otras especies (entre 7 y 100%): 87% en *Populus tremuloides* Michx. (Foote & Sheadle 1976), 76% en *Pinus monticola* Douglas ex. D. Don (Cernusak & Marshall 2000), 50-80% en *Populus tremula* L. (Aschan *et al.* 2001), 40-90% en *Fagus sylvatica* L. (Wittmann *et al.* 2001; Damesin 2003; Berveiller & Damesin 2008), 32-100% en diferentes árboles de bosque (Berveiller *et al.* 2007) y 7% en *Eucalyptus globulus* Labill. (Cerasoli *et al.* 2009). La preferencia del uso de esta medida sobre A_R radica en la posibilidad de comparar el porcentaje de carbono reasimilado (la cantidad de carbono re-asimilado del total que debería ser respirado) entre especies que presentan diferente A_R y RO_T , y así determinar de una manera más adecuada la contribución de los tallos al balance de carbono de las plantas.

Tanto la hoja como el tallo tienen la misma eficiencia fotoquímica máxima de conversión de energía (F_v/F_m), igual o muy cercana al valor óptimo de 0,83 que presentan hojas en buen estado hídrico (Björkman & Deming 1987). Altos valores de F_v/F_m se han encontrado en tallos de otras especies durante la época favorable del año: *Helleborus viridis* L. (Aschan *et al.* 2005), *Alnus glutinosa* L. Gaertn., *Fraxinus excelsior* L., *Pinus silvestris* L. (Berveiller *et al.* 2007), *Prunus persica* (L.) Batsch (Levizou & Manetas 2008), *Nerium oleander* L. (Rentzou & Psaras, 2008) y *Calicotome villosa* (Poir.) Link (Yiotis *et al.* 2008).

Las hojas y los tallos de *C. praecox* presentaron actividad fotoquímica (J , Φ_{PSII} , q_P y q_N) similar, lo cual contrasta con lo que ha sido encontrado previamente por diferentes autores: menor actividad fotoquímica en tallos que en hojas. Generalmente, el J de hojas es superior a la de tallos, como ha sido encontrado en *C.*

villosa, lo cual se atribuye a una menor capacidad del tallo en la captura de energía lumínica, asociada a una menor concentración de clorofilas y a una alta reflectancia dada la presencia de tricomas en la epidermis (Yiotis *et al.* 2008). Se ha encontrado que el J de tallos de *P. persica* y *P. cerasus* L. es entre 10 y 15% el correspondiente a las hojas (Manetas 2004, Levizou & Manetas 2008). En otras especies, J de tallos está entre 60% y 80% del correspondiente a las hojas, tales como *H. viridis* (Aschan *et al.* 2005) y *C. villosa* (Yiotis *et al.* 2008), respectivamente.

La misma Φ_{PSII} y q_p en hojas y tallos indica que ambos órganos tienen la misma capacidad de transferencia de la energía captada por los centros de reacción abiertos del PSII; contrario a lo que se ha encontrado en *P. cerasus*, *Arbutus unedo* L., *Populus deltoides* W. Bartram ex Marshall, *Quercus coccifera* L. y *Pistacia lentiscus* L., ya que en estas especies la hoja presentó una mayor Φ_{PSII} que el tallo en un amplio intervalo de DFF (Manetas 2004). En general, Φ_{PSII} de cualquier órgano verde (sépalos, tallo o fruto) es menor que el de la hoja de la misma especie (Aschan *et al.* 2005), o similar (*C. villosa*: Yiotis *et al.* 2008). El q_p de sépalos, pedúnculos y frutos de *H. viridis* fue significativamente menor que el de las hojas; mientras que q_N de tallos y frutos fue estadísticamente igual al de las hojas, como sucedió en el caso de *C. praecox*, pero menor al de los sépalos (Aschan *et al.* 2005).

Es bien conocido que la capacidad que tiene una planta de realizar fotosíntesis depende, en parte, del contenido de clorofilas (Gabrielsen 1960), por lo tanto se esperaría que mientras mayor sea el contenido de clorofilas mayor sea la fotosíntesis. En este estudio se encontró que la hoja contiene mayor contenido de $Cl_{(a+b)}$ por unidad de área que la corteza del tallo, indicando que la capacidad fotosintética de ésta podría ser mayor. Mayores contenidos de clorofilas en hojas que en tallo se ha encontrado en otras especies: *Eriogonum inflatum* Torr. & Frém. (Osmond *et al.* 1987) *G. max*, *Spartium junceum* L. (Nilsen & Bao, 1990), *F. sylvatica*, *P. tremula* (Wittman *et al.* 2001), *Olea europaea* L. (Filippou *et al.* 2007), *Justicia californica* (Benth.) D.N. Gibson (Tinoco-Ojanguren 2008) y *C. villosa* (Yiotis *et al.* 2008). Además, se ha encontrado que en la mayoría de las especies el contenido de $Cl_{(a+b)}$ en el tallo está entre 50 y 70% del contenido de hojas adyacentes (Pfnanz *et al.* 2002), aunque en *C. praecox* la proporción fue mucho menor (26%); por otra parte, en un arbusto del mismo género (*C. floridum*) Benth. ex A. Gray, el tallo presentó un mayor contenido de clorofilas por unidad de área que las hojas (0,41 vs 0,34 g m⁻², Adams *et al.* 1967).

El menor contenido de N en el tallo que en las hojas explica su menor contenido de PST, y por ende de la enzima principal del ciclo de Calvin-Benson, ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa oxigenasa (Rubisco). La tasa de fotosíntesis que presenta una planta está determinada por la cantidad y/o actividad de Rubisco, al menos en plantas con ruta de fijación C₃ (von Caemmerer & Farquhar 1981). La mayor tasa de fotosíntesis encontrada en hojas que en el tallo de *C. praecox* puede ser atribuida, en parte, a su mayor contenido en N, PST y clorofilas.

Tanto el tallo como la hoja de *C. praecox* presentan tricomas, cutículas gruesas, desarrollo notable de tejidos mecánicos (esclerenquima y colénquima) y teji-

dos fotosintéticos bastante compactos, características que permiten minimizar la pérdida de agua y que son de importancia en plantas que se desarrollan en hábitats con períodos prolongados de DH (Lindorf *et al.* 2006). Además, la presencia de movimientos foliares a horas del mediodía (observación personal), cuando la DFF es máxima, permite reducir la cantidad de la misma que incide sobre los folíolos y de esta manera disminuir E.

Los estomas encontrados en la epidermis del tallo son del tipo anomocítico, el cual había sido descrito previamente para la hoja de esta especie (Metcalf & Chalk 1950; Rosati 1991; Monge 1995). Existen pocos estudios de la anatomía del tallo de *Cercidium*, siendo la mayoría descripciones anatómicas de la madera del tallo (Carlquist 1989; Moglia & Gimenez 1998). La disposición de los tejidos en secciones de tallo joven de *C. praecox* concuerda con lo que ha sido encontrado previamente (Roth 1992). La presencia de un anillo de clorénquima en la corteza del tallo implica que éste posee actividad fotosintética.

La mayor DE encontrada en hojas que en el tallo de *C. praecox* está relacionada con una mayor capacidad de intercambio de gases que podría presentar la hoja en comparación al tallo, lo que afectaría su tasa de fotosíntesis. La mayor DE encontrada en la superficie adaxial que en la abaxial de la hoja también ha sido encontrada en otras xerófitas (*Ipomea carnea* Jacq. y *Alternanthera crucis* Bold.) de un matorral espinoso en zonas semi-áridas del noroeste de Venezuela (Herrera & Cuberos 1990). Ésta es una característica poco usual en las plantas; sin embargo, es una estrategia que permitiría una rápida pérdida de agua por transpiración y la disminución de la temperatura foliar cuando la temperatura del aire incrementa calentando excesivamente la hoja, fenómeno que afectaría la tasa de fotosíntesis y EUA.

El mayor grosor de clorénquima en el tallo que de parénquima en empalizada en la hoja podría sugerir que contiene mayor cantidad de cloroplastos por unidad de área; sin embargo, esta variable no fue evaluada en este estudio. El AFE y la relación área/peso seco de la corteza del tallo expresan que efectivamente la corteza de éste es más gruesa que la hoja, o en su defecto, que por unidad de área la corteza del tallo tiene una mayor masa (mayor cantidad de tejidos) en comparación con la hoja.

Los resultados aquí presentados nos permiten afirmar que el tallo de *C. praecox* presenta actividad fotosintética y que sus características fotoquímicas, bioquímicas y morfoanatómicas le permite a la planta establecerse, crecer, desarrollarse y reproducirse en las regiones áridas y semiáridas donde habita. El hecho de que sea una especie caducifolia y que el tallo sea el único órgano fotosintéticamente activo durante el DH permite que la planta reasimile CO₂ durante los períodos de estrés, disminuyendo así la cantidad de CO₂ liberado a la atmósfera.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Lic. Luis Hermoso, por su colaboración en la realización de los cortes a mano alzada y al Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de

la Universidad Central de Venezuela por el financiamiento otorgado a través del proyecto PI 03-7458-2009.

BIBLIOGRAFÍA

- Adams, M.S., B.R. Strain & I.P. Ting. 1967. Photosynthesis in chlorophyllous stem tissue and leaves of *Cercidium floridum*: Accumulation and distribution of ^{14}C from $^{14}\text{CO}_2$. *Pl. Physiol.* 42: 1797-1799.
- Alesso, S., P. Araujo & R. Tapias. 2003. Aprovechamiento de la goma de brea (*Cercidium praecox*) en bosques secundarios del Parque Chaqueño Seco. Influencia del tamaño de las heridas sobre la producción. *Quebracho* 10: 60-70.
- Aristeguieta, L. 1973. *Familias y géneros de los árboles de Venezuela*. Edición especial del Instituto Botánico, Caracas.
- Aschan, G. & H. Pfan. 2003. Non-foliar photosynthesis – a strategy of additional carbon acquisition. *Flora* 198: 81-97.
- Aschan, G., H. Pfan, D. Vodnik & F. Batic. 2005. Photosynthetic performance of vegetative and reproductive structures of green hellebore (*Helleborus viridis* L. agg.). *Photosynthetica* 43: 55-64.
- Aschan, G., C. Wittmann & H. Pfan. 2001. Age-dependent bark photosynthesis of aspen twigs. *Trees* 15: 431-437.
- Ávila, E. 2011. Ecofisiología de *Cercidium praecox* (Ruiz & Pav.): papel del tallo fotosintético en la economía del carbono. Trabajo Especial de Grado. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela. Caracas.
- Ávila, E., A. Herrera & W. Tezara. 2014. Contribution of CO_2 fixation by stems to whole-plant carbon balance in nonsucculent species. *Photosynthetica* 52(1): 3-15.
- AzArboretum. 2008. *Cercidium praecox* (*Cercidium plurifoliolatum*). Disponible en: <http://www.azarboretum.org/plantlist/palobrea.htm> [Consulta: 27 marzo de 2011].
- Berveiller, D. & C. Damesin. 2008. Carbon assimilation by tree stems: potential involvement of phosphoenolpyruvate carboxylase. *Trees* 22: 149-157.
- Berveiller, D., D. Kierzkowski & C. Damesin. 2007. Interspecific variability of stem photosynthesis among tree species. *Tree Physiol.* 27: 53-61.
- Björkman, O. & B. Deming. 1987. Photon yield of O_2 evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170: 489-504.
- Bradford, M.M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochem.* 7: 248-254.
- Bruinsma, J. 1963. The quantitative analysis of chlorophylls a and b in plant extracts. *Photochem & Photobiol.* 2: 241-249.

- Carlquist, S. 1989. Wood anatomy of *Cercidium* (Fabaceae), with emphasis in vessel wall sculpture. *Aliso* 12: 235-255.
- Cerasoli, S., M.A. McGuire, J. Faria, M. Mourato, M. Schmidt, J.S. Pereira, M.M. Chaves & R.O. Teskey. 2009. CO₂ efflux, CO₂ concentration and photosynthetic refixation in stems of *Eucalyptus globulus* Labill. *J. Exp. Bot.* 60: 99-105.
- Cernusak, L.A. & J.D. Marshall. 2000. Photosynthetic refixation in branches of Western white pine. *Funct. Ecol.* 14: 300-311.
- Colombo, R., O. Marín, S. Irazábal & W. Tezara. 2007. Relaciones hídricas, fotosíntesis, y anatomía foliar de dos especies del género *Calotropis*. *Inter-ciencia* 32: 791-796
- Damesin, C. 2003. Respiration and photosynthesis characteristics of current-year stems of *Fagus sylvatica*: from the seasonal patterns to an annual balance. *New Phytol.* 158: 465-475.
- Filippou, M., C. Fasseas & G. Karabouriotis. 2007. Photosynthetic characteristics of olive tree (*Olea europaea*) bark. *Tree Physiol.* 27: 977-984.
- Foote, K.C. & M. Schaedle. 1976. Diurnal and seasonal patterns of photosynthesis and respiration by stems of *Populus tremuloides* Michx. *Pl. Physiol.* 58: 651-655.
- Franco, A.C. & U. Lüttge. 2002. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Oecologia* 131: 356-365.
- Gabrielsen, E.K. 1960. Light wavelengths and photosynthesis. In: Ruhland, W. (ed.). *Handbook of Plant Physiology*. Springer, Berlin.
- Genty, B., J.M. Briantais & N.R. Baker. 1989. The relationships between the quantum yield of photosynthesis electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta* 990: 87-92.
- Herrera, A. & M. Cuberos. 1990. Stomatal size, density and conductance in leaves of some xerophytes from a thorn scrub in Venezuela differing in carbon fixation pathway. *Ecotropicos* 3: 67-76.
- Hoyos, J. 1985. *Flora de la Isla de Margarita*. Sociedad y Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Caracas.
- INAMEH. 2011. Estadísticos básicos de precipitación, temperatura y humedad. Marzo 2011. <http://www.inameh.gob.ve/pestadistico.php>
- Jensen, W.A. 1962. *Botanical histochemistry: principles and practice*. Freeman, San Francisco.
- Kao, W.Y. & I.N. Forseth. 1992. Diurnal leaf movement, chlorophyll fluorescence and carbon assimilation of soybean grown under different nitrogen and water availabilities. *Pl. Cell Environm.* 15: 703-710.
- Krall, J.P. & G.E. Edwards. 1992. Relationship between photosystem II activity and CO₂ fixation in leaves. *Physiol. Pl.* 86: 180-187.
- Krause, G.H. & E. Weis. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annu. Rev. Pl. Physiol. Pl. Molec. Biol.* 42: 313-349.

- Lambers, H., F.S. Chapin III & T.L. Pons. 2008. *Plant physiological ecology*. Springer Science, New York.
- Levizou, E. & Y. Manetas. 2008. Maximum and effective PSII yields in the cortex of the main stem of young *Prunus cerasus* trees: effects of seasons and exposure. *Trees* 22: 159-164.
- Lindorf, H., L. De Parisca & P. Rodríguez. 2006. Botánica. Clasificación, estructura y reproducción. Ediciones de la Biblioteca-UCV, Caracas.
- Manetas, Y. 2004. Probing cortical photosynthesis through in vivo chlorophyll fluorescence measurements: evidence that high internal CO₂ levels suppress electron flow and increase the risk of photoinhibition. *Physiol. Pl.* 120: 509-517.
- Metcalfe, C. & L. Chalk. 1950. *Anatomy of the dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford.
- Moglia, G. & A.M. Gimenez. 1998. Rasgos anatómicos característicos del hidrosistema de las principales especies arbóreas de la región Chaqueña Argentina. *Sist. Recur. For.* 7: 53-71.
- Monge, S. 1995. Características epidérmicas de dicotiledóneas encontradas en las dietas de herbívoros de la reserva de la biósfera de Ñacuñán (Santa Rosa, Mendoza). *Multequina* 4: 47-57.
- Nilsen, E.T. 1995. Stem photosynthesis: extent, patterns, and role in plant carbon economy. In: Gartner, B. (ed.). *Plant Stems: Physiology and functional Morphology*, pp. 223-240. Academic Press, San Diego.
- Nilsen, E.T. & Y. Bao. 1990. The influence of water stress on stem and leaf photosynthesis in *Glycine max* and *Spartium junceum* (Leguminosae). *Amer. J. Bot.* 77: 1007-1015.
- Nilsen, E.T. & M.R. Sharifi. 1994. Seasonal acclimation of stem photosynthesis in woody legume species from the Mojave and Sonoran deserts of California. *Pl. Physiol.* 105: 1385-1391.
- Nilsen, E.T. & M.R. Sharifi. 1997. Carbon isotopic composition of legumes with photosynthetic stems from Mediterranean and desert habitats. *Amer. J. Bot.* 84: 1707-1713.
- Osmond, C.B., S.D. Smith, B.Gui-Ying & T.D. Sharkey. 1987. Stem photosynthesis in a desert ephemeral, *Eriogonum inflatum*. Characterization of leaf and stem CO₂ fixation and H₂O vapor exchange under controlled conditions. *Oecologia* 72: 542-549.
- Pfanz, H., G. Aschan, R. Langenfeld-Heyser, C. Wittmann & M. Loose. 2002. Ecology and ecophysiology of tree stems: cortical and wood photosynthesis. *Naturwiss.* 89: 147-162.
- Raschke, K. & A. Resemann. 1986. The midday depression of CO₂ assimilation in leaves of *Arbutus unedo* L.: diurnal changes in photosynthetic capacity related to changes in temperature and humidity. *Planta* 168: 546-558.
- Rentzou, A. & G.K. Psaras. 2008. Green plastids, maximal PSII photochemical

- efficiency and starch content of inner stem tissues of three Mediterranean woody species during the year. *Flora* 203: 350-357.
- Rosati, V. 1991. Caracteres epidérmicos foliares de valor diagnóstico en la identificación de plantas leñosas del Chaco occidental. *Agriscientia* 8: 41-53.
- Roth, I. 1992. *Leaf structure: Coastal vegetation and mangroves of Venezuela*. Berlin, Alemania.
- Scoones, C. 1993. *Cercidium praecox* subsp. *glaucum*. *Multequina* 2. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=42800217>
- Taiz, L. & E. Zeiger. 2006. *Plant Physiology*. Sinauer, Sunderland.
- Tezara, W., M. Fernández, C. Donoso & A. Herrera. 1998. Seasonal changes in photosynthesis and stomatal conductance of five species from a semiarid ecosystem. *Photosynthetica* 35: 399-410.
- Tezara, W., R. Urich, I. Coronel, O. Marín & A. Herrera. 2010. Asimilación de carbono, eficiencia de uso de agua y actividad fotoquímica en xerófitas de ecosistemas semiáridos de Venezuela. *Ecosistemas* 1: 67-78.
- Tezara, W., R. Colombo, I. Coronel & O. Marín. 2011. Water relations and photosynthetic capacity of two species of *Calotropis* in a tropical semi-arid ecosystem. *Ann. Bot.* 107: 397-405.
- Tinoco-Ojanguren, C. 2008. Diurnal and seasonal patterns of gas exchange and carbon gain contribution of leaves and stems of *Justicia californica* in the Sonoran Desert. *J. Arid Environm.* 72: 127-140.
- Vareschi, V. 1960. *Observaciones sobre la transpiración de árboles llaneros durante la época de sequía*. Fundación Venezolana de Ciencias Naturales, Caracas.
- von Caemmerer, S. & G.D. Farquhar. 1981. Some relationships between biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153: 376-387.
- Weier, T., C. Stocking & M. Barbour. 1974. *Botany, an introduction to plant biology*. Editorial John Wiley & Sons, California.
- Wittmann, C., G. Aschan & H. Pfanz. 2001. Leaf and twig photosynthesis of young beech (*Fagus sylvatica*) and aspen (*Populus tremula*) trees grown under different light regimes. *Basic Appl. Ecol.* 2: 145-154.
- Yiotis, C., G.K. Psaras & Y. Manetas. 2008. Seasonal photosynthetic changes in the green-stemmed Mediterranean shrub *Calicotome villosa*: a comparison with leaves. *Photosynthetica* 46(2): 262-267.