

RELACIONES HÍDRICAS, FOTOSÍNTESIS, Y ANATOMÍA FOLIAR DE DOS ESPECIES DEL GÉNERO *Calotropis*

Rita Colombo, Oranys Marín, Shaybeth Irazábal y Wilmer Tezara

RESUMEN

El género *Calotropis* es originario de Asia y es considerado una maleza de zonas áridas. En Venezuela el género está representado por dos especies arbustivas, *C. procera* y *C. gigantea*, que se encuentran en hábitats xerofíticos y se caracterizan por ser muy resistentes a la sequía. Para conocer y comparar las características ecofisiológicas de estas especies, se realizó un estudio en el Litoral Central donde se evaluó el estado hídrico, el intercambio gaseoso y la anatomía foliar de ambas especies durante las temporadas de lluvia y de sequía. No se observaron diferencias significativas en el estado hídrico entre ambas especies, aunque la sequía causó una reducción del 50% en su

potencial hídrico. Las mayores tasas de fotosíntesis (A) y conductancia estomática (g_s) fueron observadas en lluvia en ambas especies, siendo 40 y 48% más altas en *C. procera* que en *C. gigantea*. La g_s fue 41% mayor en lluvia que en sequía en *C. procera*, mientras que en *C. gigantea* no varió. *C. procera* presentó una mayor eficiencia de uso de agua (EUA). Las hojas de ambas especies mostraron una estructura mesofilar isolateral y anfistomáticas, con alta pubescencia, observándose diferencias significativas en el grosor foliar y en el área foliar específica. Los resultados muestran que la capacidad fotosintética de *C. procera* fue mayor que la observada en *C. gigantea*.

WATER RELATIONS, PHOTOSYNTHESIS, AND LEAF ANATOMY IN TWO SPECIES OF *CALOTROPIS* GENUS

Rita Colombo, Oranys Marín, Shaybeth Irazábal and Wilmer Tezara

SUMMARY

The *Calotropis* genus is a common weed native from Asia present in arid ecosystems. In Venezuela, the genus is represented by two shrub species, *C. procera* and *C. gigantea*, both living in xerophytic habitats and characterized by a marked resistance to drought. In order to define the ecophysiological characteristics of these species, the water status, gas exchange and leaf anatomy of plants growing under natural conditions were measured during rainy and dry seasons in a littoral area of the Vargas state, Venezuela. Water potential was not significantly different between species. However, water potential was 50% lower for both species

under drought. Photosynthetic rate (A) and stomatal conductance (g_s) were higher during the rainy season in both species. A and g_s were 40 and 48% higher in *C. procera* than in *C. gigantea*. g_s decreased by 60% during drought in *C. procera*, while it did not change in *C. gigantea*. The highest values in water use efficiency were obtained in *C. procera*. Leaves of both species showed amphistomatic, isolateral mesophyll structure with high pubescence, and both species differed significantly in foliar thickness and specific leaf area. The results suggest that *C. procera* had higher photosynthetic capacity than *C. gigantea*.

Introducción

En la mayoría de los ecosistemas terrestres la disponibilidad de agua es considerada el principal factor limitante de la fotosíntesis (A), del crecimiento y de la producción vegetal (Schulze *et al.*, 1987; Wullschleger *et al.*, 2002). El déficit hídrico (DH) influye sobre la distribución y la abundancia de muchas especies de plantas (Schulze *et al.*, 1987).

El litoral central venezolano presenta una vegetación muy diversa, capaz de soportar altas temperaturas y largos períodos de sequía. En esta vegetación se encuentran dos especies del género *Calotropis*, las cuales muestran gran resistencia a dichas condiciones durante todo el año, manteniendo su follaje y actividad fotosintética aún en condiciones extremas, razón por la cual se consideró

de interés el estudio ecofisiológico del género.

El género *Calotropis* (Asclepidaceae) es originario de Asia, pero se ha naturalizado en climas cálidos como maleza y crece comúnmente en ambientes perturbados. *Calotropis gigantea* y *Calotropis procera* se encuentran en zonas calientes y secas de Venezuela, generalmente cerca de la playa o en lugares abiertos y soleados (Pittier *et al.*,

1947; Steyermark, 1994). La especie *C. procera* se establece en hábitats extremadamente xerofíticos, en zonas arenosas, planicies, pendientes, áreas perturbadas, bordes de carreteras y montículos (Khan y Beena, 2002).

Los valores de la composición isotópica de carbono ($-27,9\text{‰}$) indican que *C. procera* presenta una ruta de fijación de carbono C3 (Sayed y Mohamed, 2000). Se ha re-

PALABRAS CLAVE / AFE / Anatomía foliar / *Calotropis* / Fotosíntesis /

Recibido: 08/03/2007. Modificado: 28/09/2007. Aceptado: 01/10/2007.

Rita Vanessa Colombo. Licenciada en Biología, Universidad Central de Venezuela. (UCV). e-mail: ritavanessa.colombo@gmail.com

Oranys Marín. Licenciado en Biología, UCV, Venezuela. Es-

tudiante graduado, IBE-UCV, Venezuela. e-mail: omarin@tyto.ciens.ucv.ve

Shaybeth Irazábal. Licenciada en Biología, UCV, Venezuela. Profesor Asociado, Instituto Venezolano de Investigaciones

Científicas, IVIC, Venezuela. e-mail: shaybeth@gmail.com

Wilmer Tezara: Licenciado en Biología y Doctor en Ciencias, mención Botánica, UCV, Venezuela. Profesor UCV, Venezuela. Dirección: Laboratorio

de Ecofisiología de Xerófitas, IBE-UCV. Apartado 47829, Caracas 1041A, Venezuela. e-mail: wtezara@ciens.ucv.ve

RESUMO

O gênero *Calotropis* é originário da Ásia e é considerado feno de zonas áridas. Na Venezuela o gênero está representado por duas espécies arbustivas, *C. procera* e *C. gigantea*, que são encontradas em habitat xerofíticos e se caracterizam por ser muito resistentes à seca. Para conhecer e comparar as características ecofisiológicas destas espécies, foi realizado um estudo no Litoral Central onde se avaliou o estado hídrico, o intercâmbio gasoso e a anatomia foliar de ambas as espécies durante as temporadas de chuva e de seca. Não se observaram diferenças significativas no estado hídrico entre ambas as espécies ainda que a seca causasse uma redução de 50% no seu potencial hí-

drico. As maiores taxas de fotossínteses (A) e condutância estomática (g_s) foram observadas na chuva em ambas espécies, sendo 40 e 48% mais altas em *C. procera* que em *C. gigantea*. A g_s foi 41% maior na chuva que na seca em *C. procera*, enquanto que em *C. gigantea* não variou. *C. procera* apresentou uma maior eficiência no uso da água (EUA). As folhas de ambas as espécies mostraram uma estrutura mesófila isolateral e anfiestomáticas, com alta pubescência, observando-se diferenças significativas na grossura foliar e na área foliar específica. Os resultados mostram que a capacidade fotossintética de *C. procera* foi maior que a observada em *C. gigantea*.

portado que *C. procera* puede distribuirse hasta altitudes de 1200msnm (Sayed y Mohamed, 2000), mientras que *C. gigantea* puede distribuirse hasta alturas de 1400msnm (Tuntawiroon y Samoosakorn, 1984).

En Venezuela ambas especies están presentes en diversos estados entre los que están Anzoátegui, Apure, Aragua, Bolívar, Carabobo, Cojedes, Delta Amacuro, Distrito Capital, Falcón, Guárico, Lara, Mérida, Miranda, Monagas, Nueva Esparta, Vargas, Sucre y Zulia, según la lista de trabajo para el nuevo catálogo de la flora de Venezuela (FIBV) del Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo, *Global Environmental Facilities*).

Plantas del género *Calotropis* tienen gran importancia medicinal (Lewis y Elvin-Lewis, 1977; Pérez-Arbelaéz, 1978) y tuvieron importancia en la industria textil (Pérez-Arbelaéz, 1978). *C. procera* ha sido reportada como insecticida y sus hojas son usadas para matar piojos de aves de corral (Watt y Breyer-Brandwijk, 1962).

Ambas especies, *C. procera* y *C. gigantea*, se caracterizan por mantener sus hojas metabólicamente activas durante gran parte del año, aún en ambientes secos y muy cálidos (Khan y Beena, 2002).

Los cambios en las características foliares son quizás las adaptaciones morfológicas

más importantes en plantas sometidas a cambios ambientales (Esau, 1977). Por ello, cualquier alteración en las condiciones microclimáticas podría generar variaciones a nivel anatómico y fisiológico. Las modificaciones anatómicas y morfológicas están estrechamente asociadas con la fisiología de la planta (Ashton y Berlyn, 1994). Las especies que se desarrollan en ambientes xerofitos presentan adaptaciones tales como incremento de la succulencia, del grosor de la cutícula, de la densidad de tricomas y reducción en el tamaño de las hojas (Lindorf *et al.*, 1991).

Los arbustos del género *Caragana* son muy resistentes al DH. Menores tasas de transpiración (E) han sido reportadas en hojas de *C. korshinskii*, con mayor densidad de tricomas, que en *C. intermedia* y en *C. microphylla* con menor densidad de tricomas. Esto se debe a que las hojas de *C. korshinskii* son altamente reflectivas y por tanto absorben menos energía solar; por ello se calientan menos, lo cual les permite adaptarse a altas intensidades lumínicas y a altas temperaturas del aire. En contraste, las hojas de *C. microphylla* absorben más fotones, presentan una mayor temperatura y muestran mayores A y E. Las características de *C. intermedia* varían entre las de las otras dos especies mencionadas (Ma *et al.*, 2004).

Entre las plantas que pertenecen a una misma familia y al mismo género existe una gran variabilidad de respuestas ante un determinado evento (Liu *et al.*, 2003; Ngugi *et al.*, 2003; Ge *et al.*, 2004). Las plantas de *Eucalyptus cloeziana*, tienen un sistema radical profundo, con una mayor capacidad de extraer agua de suelos secos, por lo que son capaces de mantener un buen estado hídrico bajo condiciones de DH, mientras que plantas de *Eucalyptus argophloia* sometidas a condiciones de DH similar, presentan un sistema radical superficial con raíces delgadas, con menor potencial hídrico (Ψ; Ngugi *et al.*, 2003). En tres especies del género *Salix* (*S. matsudana*, *S. gordejewii* y *S. microstachya*) se observaron diferencias en los parámetros de intercambio gaseoso, aun cuando coexisten en el mismo hábitat (Liu *et al.*, 2003).

A pesar de que *C. procera* y *C. gigantea* son plantas invasoras (Ojasti, 2001) de rápido crecimiento, existe poca información sobre las características ecofisiológicas del género en Venezuela. El objetivo del presente estudio es contribuir al conocimiento de dos especies del género *Calotropis*, determinando las relaciones hídricas, el intercambio gaseoso, y la anatomía foliar de plantas que crecen y desarrollan en su hábitat natural, para comprender algunos de los caracteres que

le confieren a estas plantas la capacidad de tolerar largos períodos de sequía.

Materiales y Métodos

El estudio se llevó a cabo en los alrededores del balneario Shangrila, en el sector Tarma (vía Oricao), Parroquia Carayaca, Estado Vargas, Venezuela (10°34'N, 67°09'O), a 38msnm. Los parámetros pluviométricos se describen en la sección de Resultados.

Material Vegetal

Las mediciones se hicieron en plantas de *Calotropis procera* (Aiton) W.T. Aiton (algodón de playa, algodón de seda o madaar) y *Calotropis gigantea* (L.) R. Br. (algodón de seda o vejigón). Para ambas especies se realizaron muestreos en hojas adultas totalmente expandidas, en seis individuos de cada especie.

Determinación de parámetros microclimáticos

Se realizaron mediciones diarias de los siguientes parámetros microclimáticos a intervalos de una hora. La densidad de flujo fotónico (DFF) fue medida mediante un sensor de flujo cuántico LI-COR Modelo 250-S (LI-COR Inc., Lincoln, NE, EEUU); la temperatura del aire (T_a) y la temperatura foliar (T_f) fueron medidas con un teletermómetro modelo

8402-10 (Cole-Parmer Instrument Company, China) conectado a termistores para la temperatura del aire (N° 405) y termistores para medir la temperatura foliar (N° 409b); y la humedad relativa (HR) fue registrada con un termohigrómetro analógico Modelo 3310-40 y un higrómetro Modelo 3310-20 (Cole-Parmer Instrument Company, Chicago, ILL, EEUU).

Estado hídrico

Los potenciales hídricos (Ψ) y osmóticos (Ψ_s) fueron medidos con un psicrómetro de punto de rocío HR-33T conectado a cámaras C-52 (Wescor Inc. EEUU). El Ψ se determinó a las 06:00, a una temperatura de $\sim 25^\circ\text{C}$, en cuatro discos de 0,7cm de diámetro de diferentes hojas, los cuales fueron colocados en cada una de las cámaras del psicrómetro, y se midió transcurridos 30min de estabilización. El Ψ_s se determinó luego de que los discos fueron congelados en N_2 líquido (-196°C) y con igual tiempo de estabilización. El contenido de agua foliar (CAF) se obtuvo tomando cinco discos de 0,7cm de diámetro que fueron pesados con una balanza (Adventurer, Ohaus, China), para obtener el peso fresco (pf) y posteriormente cada una de las muestras fueron secadas en la estufa a 30°C por 72h, obteniendo así el peso seco (ps). El valor del CAF fue calculado como

$$\text{CAF} = \frac{(\text{pf} - \text{ps})}{\text{pf}} \times 100$$

Intercambio de gases

Se realizaron mediciones instantáneas de fotosíntesis (A), transpiración (E), conductancia estomática (g_s) y concentración intercelular de CO_2 (C_i), utilizando un analizador infrarrojo de gases portátil CIRAS 1 (PP Systems, Hitchin, RU) y un LCA-4 (Analytical Development Co., Hoddesdon, RU). La eficiencia de uso de agua instantánea (EUA) se calculó como la relación A/E. Las medidas fue-

ron realizadas a $350\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}\text{CO}_2$, 21% O_2 y DFF de $1200 \pm 50\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en hojas adultas bien expandidas entre las 09:00 y 11:00.

Determinaciones bioquímicas

Los contenidos de proteínas solubles totales (PST) y de clorofilas totales (Cl) fueron determinados en cinco discos de hojas de 1,5cm de diámetro provenientes de individuos diferentes de cada especie. Las muestras foliares fueron congeladas en N_2 líquido (-196°C) y se mantuvieron refrigerados para su posterior procesamiento. La PST fue cuantificada según el método Bradford (1976). El contenido de clorofilas fue determinado mediante la extracción de los pigmentos con acetona 80% en frío y oscuridad, según Bruinsma (1963).

Estudios anatómicos

Se tomaron muestras de cinco hojas adultas completamente expandidas de individuos de las dos especies en temporada de lluvia, de plantas que se encontraban expuestas a condiciones similares de luz, temperatura y humedad. El material se fijó en etanol 70%. Se realizaron cortes a mano alzada de la sección media de la lámina foliar, los cuales fueron aclarados en una solución de cloro 10%. Luego se tiñeron con azul de toluidina en una mezcla acuosa y se realizaron montajes en láminas semipermanentes con glicerina fenolada al 50%, según Jensen (1962).

En cinco campos por lámina se hicieron mediciones del grosor foliar total, grosor del parénquima en empalizada y parénquima esponjoso, de las epidermis y de la cutícula con un microscopio óptico binocular (Leica DMLS, Suecia).

El área foliar específica (AFE) se determinó en 15 hojas diferentes para cada especie, como la relación entre área foliar y peso seco foliar, según la ecuación $\text{AFE} = \text{A/P}$ ($\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$).

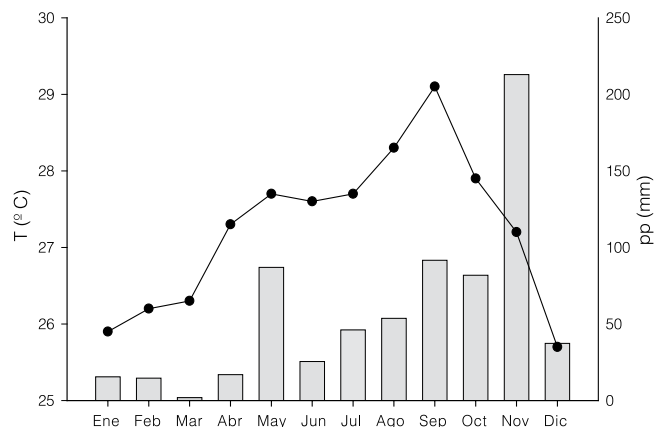


Figura 1. Temperatura promedio mensual (T, círculos) y precipitación promedio mensual (pp, barras) en el año 2004. Datos obtenidos en la estación meteorológica de Maiquetía.

Análisis estadístico

Se utilizó el paquete estadístico Statística 5.5, para realizar el análisis de varianza (ANOVA, con un nivel de significancia de $p < 0,05$). Las gráficas se realizaron utilizando el programa Sigmaplot 8.0.

Resultados

Parámetros microclimáticos

En la Figura 1 se muestran los valores promedios de precipitación y temperatura del aire en el 2004, con datos de la estación meteorológica Maiquetía. Se aprecia una marcada estacionalidad en los patrones de precipitación, con dos temporadas claramente identificables, una seca entre diciembre y abril,

y una de lluvia de mayo a noviembre. La temperatura media mensual osciló entre 26 y 29°C .

La máxima DFF registrada en la zona de estudio fue $1500\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ y la T_a máxima fue $32 \pm 0,2^\circ\text{C}$. Los valores promedios máximos y mínimos de HR oscilaron entre 85 y 65%, respectivamente. La T_f de *C. procera* y *C. gigantea* alcanzaron máximos de $31 \pm 0,8^\circ\text{C}$, mientras que el gradiente de vapor hoja-aire (ΔW_{H-a}) osciló entre 5-18mbar.

Relaciones hídricas

No se observaron diferencias significativas en Ψ , Ψ_s y CAF entre las dos especies (Tabla I). La sequía causó una reducción significativa de Ψ , Ψ_s en ambas.

TABLA I
ESTADO HÍDRICO (Ψ , Ψ_s , CAF, N=4) Y PARÁMETROS BIOQUÍMICOS (PST Y Cl, N=5) DE *C. procera* Y *C. gigantea* EN LLUVIA Y SEQUÍA

Parámetros	Especies			
	<i>C. procera</i>		<i>C. gigantea</i>	
	Ll	S	Ll	S
Ψ (MPa)	-0,8 \pm 0,2 a	-1,8 \pm 0,1 b	-1,1 \pm 0,3 a	-1,8 \pm 0,2 b
Ψ_s (MPa)	-0,9 \pm 0,2 a	-1,9 \pm 0,1 b	-1,1 \pm 0,3 a	-1,9 \pm 0,2 b
CAF	86,3 \pm 1,2 a	73,7 \pm 0,1 a	85,9 \pm 1,0 a	78,1 \pm 0,1a
PST ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$)	15,2 \pm 1,3 a	nd	15,4 \pm 0,9 a	nd
Cl ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)	64,1 \pm 7,2 a	nd	51,7 \pm 5,2 a	nd

Los valores son la media \pm ES. Letras distintas entre columnas indican diferencias significativas entre especies. Los valores de significancia fueron obtenidos de un ANOVA de una vía ($p < 0,05$). nd: muestras no determinadas.

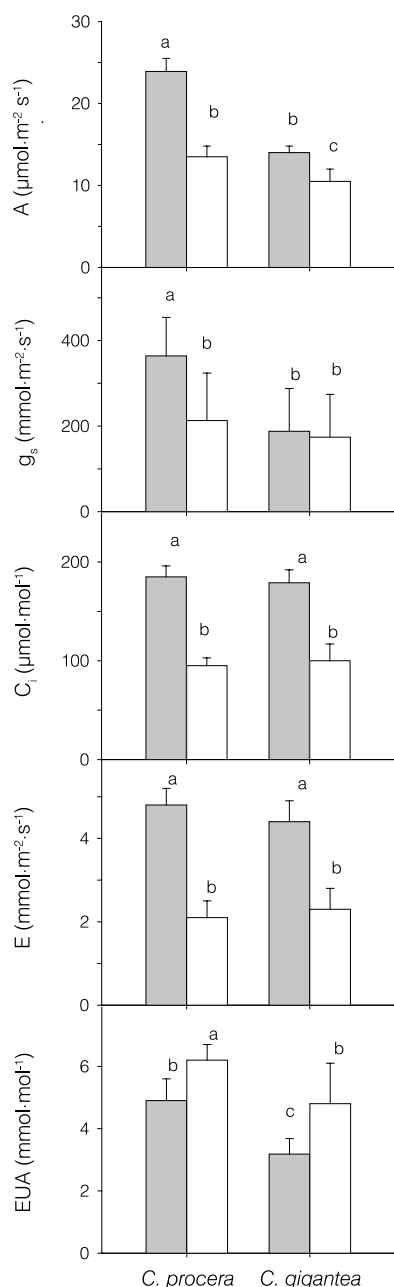


Figura 2. Parámetros de intercambio gaseoso (A, g_s, C_i, E y EUA) de *C. procera* y *C. gigantea*, durante la temporada de lluvia (barras grises) y sequía (barras blancas). Los valores son la media ± ES (n=10). Letras distintas indican diferencias significativas (p<0,05).

Intercambio gaseoso

Los valores de A y g_s fueron 40 y 48% mayores en *C. procera* que en *C. gigantea* en las dos temporadas, y no se observaron diferencias significativas en C_i, y E entre ambas especies (Figura 2). Se observó una reducción del 44 y 25% de A en *C. procera* y

C. gigantea, respectivamente, durante la sequía, mientras que g_s solo disminuyó en *C. procera* en un 41%.

En *C. procera* se observaron los mayores valores de EUA en ambas temporadas. (Figura 2).

Parámetros bioquímicos

El contenido de PST en ambas especies fue de 15g·m⁻². No se encontraron diferencias significativas en la cantidad de PST y de Cl entre las dos especies (Tabla I).

Parámetros anatómicos

Las hojas de ambas especies mostraron una estructura mesofilar isolar lateral (hojas equifaciales), es decir, presentan en su estructura dos parénquimas en empalizada (superior e inferior) y son anfiestomáticas. Se encontraron diferencias significativas en el grosor foliar entre *C. procera* y *C. gigantea*, debidos a cambios en el grosor del parénquima en empalizada superior y el esponjoso. No se observaron diferencias significativas entre especies en el grosor de la cutícula (superior e inferior). Sin embargo, se observaron diferencias en el grosor de la epidermis superior, siendo más gruesa la de *C. gigantea* que en *C. procera*. El AFE fue significativamente mayor en *C. gigantea* que en *C. procera* (Tabla II). Además, se obtuvieron diferencias significativas entre el número de capas de células del mesófilo, observándose mayor cantidad en *C. procera* que en *C. gigantea*.

Discusión

Relaciones hídricas

El potencial hídrico (Ψ) depende de las condiciones hídricas del hábitat donde crecen y

se desarrollan las especies. Los valores de Ψ de *C. procera* y *C. gigantea* fueron -0,8 y -1,1MPa, respectivamente en buenas condiciones hídricas, siendo estos valores menores que los observados en especies de xerófitas durante el periodo lluvioso (Tezara *et al.*, 2005). Los valores de Ψ de *Calotropis* fueron relativamente altos al ser comparados con el de otras xerófitas. Se han reportado potenciales mínimos de -5MPa en arbustos de ambientes secos-decíduos de Norte América (Smith y Nobel, 1986) y de -9,3MPa en *Alternanthera crucis*, en un ecosistema semiárido (Tezara *et al.*, 1998). Estos resultados sugieren que el mantenimiento del estado hídrico de las plantas de este género probablemente se deba a la presencia de un sistema radical profundo, capaz de absorber agua de los horizontes más profundos del suelo.

Intercambio gaseoso

En buena condición hídrica la fotosíntesis (A) expresada por unidad de área fue 40% mayor en *C. procera* que en *C. gigantea*, mientras que expresada por unidad de peso solo fue mayor en un 22% (302 vs 236nmol·g⁻¹·s⁻¹). Estos resultados son similares a los reportados en tres especies del género *Salix* (*S. matsudana*, *S. gordejewii* y *S. microstachya*), donde se observaron las mayores A en *S. gordejewii* y *S. microstachya*, aun cuando

las tres especies crecían bajo las mismas condiciones de humedad, DFF y temperatura (Liu *et al.*, 2003) y a lo reportado para tres especies del género *Caragana* (Ma *et al.*, 2004). Estos resultados son consistentes con reportes previos donde se muestra que algunas especies del mismo género pueden responder con características ecofisiológicas diferentes aunque crezcan en un mismo hábitat (Liu *et al.*, 2003; Ngugi *et al.*, 2003; Ge *et al.*, 2004).

La reducción promedio de A en ambas especies en sequía fue de 35%. En contraste, se ha reportado un descenso del 98% en A para el mismo intervalo de Ψ en especies xerófitas (Tezara *et al.*, 1998; 2005), sugiriendo que *C. procera* y *C. gigantea* presentan una actividad fotosintética resistente a la sequía y podrían distribuirse y adaptarse rápidamente en hábitats extremadamente xerofíticos con condiciones secas y cálidas.

C. procera mostró mayores valores de g_s en comparación con los encontrados en *C. gigantea*. Las máximas g_s fueron observadas en lluvia, cuando el gradiente de vapor hoja-aire (ΔW_{H-a}) fue aproximadamente de 12mbar, una HR alta y una temperatura de 30°C. Resultados similares fueron reportados para *C. procera* en el desierto de Karachi (Khan y Beena, 2002). La sequía causó un cierre estomático (reducción de g_s), evitando así

TABLA II
CARACTERÍSTICAS ANATÓMICAS FOLIARES DE *C. procera* Y *C. gigantea* EN TEMPORADA DE LLUVIA

Parámetros	Especies	
	<i>C. procera</i>	<i>C. gigantea</i>
Cutícula superior (μm)	1,2 ±0,1 a	1,1 ±0,1 a
Epidermis superior (μm)	2,0 ±0,1 a	2,9 ±0,4 b
Parénquima en empalizada superior (μm)	25,7 ±2,7 a	14,2 ±0,6 b
Parénquima esponjoso (μm)	30,7 ±3,7 a	14,1 ±0,7 b
Parénquima en empalizada inferior (μm)	6,0 ±1,7 a	11,3 ±1,1 b
Epidermis inferior (μm)	2,5 ±0,1 a	2,3 ±0,1 a
Cutícula inferior (μm)	1,1 ±0,1 a	1,1 ±0,1 a
Grosor total (μm)	63,2 ±5,4 a	46,3 ±1,8 b
AFE (cm ² ·g ⁻¹)	126,4 ±6,4 b	168,6 ±1,8 a

Letras diferentes entre las columnas indican diferencias significativas. ANOVA de una vía (p<0,05).

la pérdida excesiva de agua y maximizando la eficiencia de uso de agua. Las plantas resistentes a altas temperaturas y al DH logran prevenir la pérdida excesiva de agua cerrando los estomas (Khan y Beena, 2002).

A pesar de las diferencias de A y g_s entre las dos especies del género, no se observaron diferencias significativas en C_i , y E. Sin embargo, el mayor valor de EUA de *C. procera* en sequía indica que esta especie se encuentra más adaptada a ambientes xerófitos.

Parámetros bioquímicos

No se observaron diferencias en CI para ambas especies de *Calotropis*, al igual que lo reportado en *Mosla hangchowensis* y *M. dianthera*, especies que crecen bajo las mismas condiciones (Ge *et al.*, 2004). Sin embargo, en especies del género *Illicium* se ha reportado que el contenido de clorofilas puede variar, encontrándose una gran variabilidad en los contenidos de clorofilas en este género (Griffin *et al.*, 2004).

El contenido de PST representa una medida indirecta del contenido de Rubisco, debido a que ~40% del contenido total de proteínas foliares de las plantas C3 corresponde a Rubisco. No se observaron diferencias significativas entre especies en la cantidad de PST en el género *Calotropis*. Sus valores de PST son relativamente altos al ser comparados con las especies *Encelia farinosa* y *E. californica* la cuales presentan valores de $10\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ (Ehleringer y Björkman, 1978).

Parámetros anatómicos

Las hojas de *C. procera* fueron ~27% más gruesas que las hojas de *C. gigantea*, producto de un mayor grosor de los tejidos que conforman el mesófilo. Esto podría indicar una mayor cantidad de cloroplastos y contenido de enzimas del ciclo de Calvin, lo que podría verse reflejado en un aumento de A y por ende

una mayor producción de carbohidratos. Hojas con un mayor parénquima en empalizada y esponjoso podrían tener más A por área que hojas más delgadas (menos parénquima), siempre y cuando la difusión de CO_2 no sea limitante.

Las especies estudiadas presentaron un AFE entre $126\text{--}169\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$, siendo los menores valores observados en *C. procera*. El AFE podría ser utilizado como un índice de escleromorfismo; valores bajos de AFE se han relacionados con una alta capacidad para resistir baja disponibilidad de agua (Ogaya y Peñuelas, 2006).

El grosor de la cutícula superior e inferior no mostró diferencias entre *C. procera* y *C. gigantea*, lo que permite inferir que ambas especies tienen la misma capacidad de evitar la desecación foliar, ya que las capas de células periféricas de las hojas están recubiertas por ceras que previenen la desecación, disminuyendo la pérdida de agua protegiendo a la hoja de la incidencia excesiva de la radiación (Febrero y Arous, 1994; Marín *et al.*, 2005).

Ambas especies presentan una gran cantidad de pelos foliares, lo que les permite reflejar una gran proporción de la alta radiación incidente sobre las hojas, absorbiendo menos energía, y presentan una menor temperatura foliar, característica que les permite adaptarse a ambientes xerófitos con altas intensidades lumínicas y altas temperaturas.

La anatomía foliar puede variar drásticamente según las condiciones donde la planta se desarrolla. En árboles de *E. cloeziana* y *E. argophloia* sometidos en invernadero a tres tratamientos hídricos (100, 70 y 50% de la capacidad de campo del suelo) se observó que el parénquima de empalizada de *E. cloeziana* está presente en la cara adaxial y el parénquima esponjoso está presente en la cara abaxial. En *E. argophloia*, por el contrario, solo existe un parénquima en empalizada alargado (isobilateral) y un reducido es-

pacio de aire entre las células del parénquima en empalizada (Ngugi *et al.*, 2003). Las hojas gruesas y la falta de un parénquima esponjoso en *E. argophloia* son consistentes con las características xerófitas reportadas para *E. camaldulensis* (Fahn, 1990), mientras que el extenso parénquima esponjoso de *E. cloeziana* es similar al encontrado en *E. saligna* (Jones *et al.*, 1993).

En buena condición hídrica se puede concluir que a pesar de no existir diferencias significativas en el estado hídrico de las especies del género *Calotropis*, se observaron mayores A y g_s , en *C. procera* que en *C. gigantea*, sugiriendo una mayor capacidad fotosintética de la primera, asociado al incremento del grosor foliar (mayor cantidad del tejido del mesófilo). *C. procera* presentó una mayor EUA, característica de gran importancia en ecosistemas xerófitos donde la disponibilidad de agua es limitante, indicando que podría estar más adaptada a ambientes secos. No se detectaron diferencias significativas en el grosor de la cutícula, indicando que ambas especies tienen la misma capacidad de evitar la desecación. Además, son hojas muy pubescentes, lo que contribuye a la disminución de la pérdida de agua y protege a las hojas de la alta radiación incidente.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Rosa Urich e Ilsa Coronel por sus críticas y colaboración en la elaboración de la discusión del manuscrito, así como el financiamiento recibido de los proyectos CDCH-UCV N° 03.33.5383.2004 y 03.33.5383.2006.

REFERENCIAS

Ashton P, Berlyn G (1994) A comparison of leaf physiology and anatomy of *Quercus* (section *Erthrobalanus*-Fagaceae) species in different light environments. *Am. J. Bot.* 81: 589-597.

Bradford MM (1976) A rapid and sensitive method for the quantification of microgram

quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.* 72: 248-254.

Bruinsma J (1963) The quantitative analysis of chlorophylls a and b in plants extracts. *Photochem. Photobiol.* 2: 242-249.

Ehleringer J, Björkman O (1978) A comparison of photosynthetic characteristics of *Encelia* species possessing glabrous and pubescent leaves. *Plant Physiol.* 62: 185-190.

Esau K (1977) *Anatomy of Seed Plants*. 2^{da} ed. Wiley. Nueva York EEUU. 550 pp.

Fahn A (1990) *Plant Anatomy*. 4th ed. Pergamon. Nueva York, EEUU. pp 588.

Febrero A, Arous J (1994) Epicuticular wax load of near-isogenic barley lines differing in glaucousness. *Scann. Microsc.* 8: 735-748.

Ge Y, Lu J, Liao J, Guan B, Chang J (2004) Photosynthetic parameters of *Mosla hangchowensis* and *M. dianthera* as affected by soil moisture. *Photosynthetica* 42: 387-391.

Griffin J, Ranney T, Pharr M (2004) Photosynthesis, Chlorophyll Fluorescence, and Carbohydrate Content of *Illicium* Taxa Grown under Varied Irradiance. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 129: 46-53.

Jensen WA (1962) *Botanical Histochemistry: Principles and Practice*. Freeman. San Francisco, EEUU. 389 pp.

Jones N, Drennan P, van Staden J (1993) Leaf anatomy, chloroplast organization and photosynthetic rate of hyperhydric *Eucalyptus saligna* Sm. *Material South Africa. J. Bot.* 59: 551-555.

Khan A, Beena N (2002) Seasonal variation in water relations of desert shrubs from Karachi, Pakistan. *Pak. J. Bot.* 34: 329-340.

Lewis W, Elvin-Lewis M (1977) *Medical Botany: Plants Affecting Man's Health*. Wiley. Nueva York, EEUU. 813 pp.

Lindorf H, Parisca L, Rodríguez P (1991) *Botánica. Clasificación, Estructura y Reproducción*. Universidad Central de Venezuela. Caracas. Venezuela. 584 pp.

Liu M, Jiang G, Li Y, Gao L, Niu S, Cui H, Ding L (2003) Gas exchange, photochemical efficiency, and leaf water potential in three *Salix* species. *Photosynthetica* 41: 393-398.

Ma C, Gao Y, Guo H, Wang J (2004) Photosynthesis, transpiration, and water use efficiency of *Caragana microphylla*, *C. intermedia*, and *C. korshinskii*. *Photosynthetica* 42: 65-70.

- Marín O, Rengifo E, Herrera A, Tezara W (2005) Seasonal changes in water relations, photosynthesis and leaf anatomy of two species growing along a natural CO₂ gradient. *Interciencia* 30: 33-38.
- Ngugi M, Doley D, Hunt A, Dart P, Ryan P (2003) Leaf water relations of *Eucalyptus cloeziana* and *Eucalyptus argophloia* in response of water deficit. *Tree Physiol.* 23: 335-343.
- Ogaya R, Peñuelas J (2006) Contrasting foliar responses to drought in *Quercus ilex* and *Pillyrea latifolia*. *Biol. Plant.* 50: 373-382.
- Ojasti J (2001) *Estudios sobre el Estado Actual de las Especies Exóticas*. Comunidad Andina / Banco Interamericano de Desarrollo. Caracas, Venezuela. 223 pp.
- Pérez-Arbeláez E (1978) *Plantas Útiles de Colombia*. 4^{ta} ed. Arco. Bogotá, Colombia. 210 pp.
- Pittier H, Lasser T, Schnee L, Lucas de Febres Z, Badillo B (1947) *Catálogo de la Flora Venezolana*. Tomo II. Vargas. Caracas, Venezuela. 312 pp.
- Sayed O, Mohamed M (2000) Altitudinal changes in photosynthetic pathways of floristic elements in southern Sinai, Egypt. *Photosynthetica* 38: 367-372.
- Schulze E, Robichaux R, Grace J, Rundel P, Ehleringer J (1987) Plant water balance. *BioScience* 37: 32-36.
- Steyermark J (1994) Flora del Parque Nacional Morrocoy. Agencia Española de Cooperación Internacional / Fundación Instituto Botánico de Venezuela. Caracas. Venezuela. 415 pp.
- Smith S, Nobel P (1986) Deserts. En Baker N, Long S (Eds.) *Photosynthesis in Contrasting Environments*. Topics in Photosynthesis, Vol. 7. Amsterdam, Holanda. pp 13-62.
- Tezara W, Fernández M, Donoso C, Herrera A (1998) Seasonal changes in photosynthesis and stomatal conductance of five plant species from a semiarid ecosystem. *Photosynthetica* 35: 399-410.
- Tezara W, Marín O, Rengifo E, Martínez D, Herrera A (2005) Photosynthesis and Photoinhibition in two xerophytic shrubs during drought. *Photosynthetica* 43: 37-45.
- Tuntawiroon N, Samootsakorn P (1984) The environmental implications of the use of *Calotropis gigantea* as a textile fabric. *Agric. Ecosyst. Env.* 11: 203-212.
- Watt JM, Breyer-Brandwijk MG (1962) *The Medicinal and Poisonous Plants of Southern and Eastern Africa*. Livingstone, Edinburgo, RU. 1457 pp.
- Wullschlegler S, Tschaplinski T, Norby R (2002) Plant water relations at elevated CO₂ implications for water-limited environments. *Plant Cell Env.* 25: 319-331.