

EFECTO DE ALTAS TEMPERATURAS EN ALGUNAS VARIABLES DEL CRECIMIENTO Y EL INTERCAMBIO GASEOSO EN PLANTAS DE TOMATE (*Lycopersicon esculentum* Mill. CV. AMALIA)

D Morales[✉], P. Rodríguez, J. A. Dell'Amico, A. Torrecillas y María de J. Sánchez-Blanco

ABSTRACT. This research work was aimed at determining the effect of high temperatures on some growth variables and gas exchange in tomato plants of Amalia cv. Plants were grown in pots containing silica sand, which were put in trays adding Hoagland's nutrient solution to them. Treatments consisted of a control having a temperature of 25 gC during the day and 18 gC in the dark period, another treatment in which day and night temperatures increased 5 gC every four days up to 40 with 33 gC and a variant where plants were subjected to a heat shock of 40/33 gC day/night respectively for a period of four days. Once treatment application was concluded, plants were placed under the same conditions of the control treatment for 12 days, to evaluate their recovery. Evaluations on biomass, stomatal conductance and CO₂ assimilation rate were recorded at the end of every period of heat treatment and recovery. Data analysis made evident a depressive effect of different variables evaluated when increasing environmental temperature; such effect was not eliminated in some indicators after the recovery period.

Key words: *Lycopersicon esculentum*, growth, stomata, transpiration, photosynthesis, gas exchange

RESUMEN. El presente trabajo se realizó con el objetivo de determinar el efecto de altas temperaturas en algunas variables del crecimiento y en el intercambio gaseoso en plantas de tomate del cv. Amalia. Las plantas se desarrollaron en macetas con arena sílice introducidas en bandejas, en las que se adicionó solución nutritiva de Hoagland. Los tratamientos utilizados consistieron en un control en el que la temperatura se mantuvo a 25 gC durante el día y a 18 gC en el período de oscuridad, un tratamiento en el que las temperaturas diurnas y nocturnas se fueron incrementando en 5 gC cada cuatro días hasta llegar a un máximo de 40 con 33 gC y una variante en la que las plantas fueron sometidas a un choque térmico de 40/33 gC día/noche respectivamente por un período de cuatro días. Una vez concluida la fase de aplicación de los tratamientos, las plantas se colocaron en las mismas condiciones del tratamiento control durante 12 días para evaluar su recuperación. Las evaluaciones de biomasa, conductancia estomática y tasa de asimilación del CO₂ se realizaron al concluir cada período de tratamiento térmico, así como al finalizar la recuperación. El análisis de los datos evidenció un efecto depresivo de las diferentes variables evaluadas al incrementarse la temperatura ambiental, efecto que en algunos indicadores no se eliminaron después de transcurrido el período de recuperación.

Palabras clave: *Lycopersicon esculentum*, crecimiento, estoma, transpiración, fotosíntesis, intercambio de gases

INTRODUCCIÓN

Frecuentemente, la adaptación a ambientes secos suele ir asociada con resistencia a elevadas temperaturas, debido a que la elevación de temperatura en la planta provoca una baja transpiración. Pero, además, ocurre que los climas secos suelen ser también cálidos.

Dr.C. D. Morales, Investigador Titular; Dr.C. P. Rodríguez, Investigador y Dr.C. J. A. Dell'Amico, Investigador Auxiliar del Departamento de Fisiología y Bioquímica Vegetal, Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas, Gaveta Postal 1, La Habana, Cuba; Dr. A. Torrecillas, Profesor de Investigación y Dra. María de J. Sánchez-Blanco, Colaboradora Científica del Departamento de Riego y Salinidad del Centro de Edafología y Biología del Seguro (CEBAS), CSIC, España

✉ dmorales@inca.edu.cu

La mayoría de las plantas superiores mueren por exposición a temperaturas entre 45 y 50 gC. Algunas xerófitas verdaderas pueden sobrepasar ligeramente estos límites y sobrevivir. Sin embargo, incluso temperaturas entre 35 y 40 gC causan daños graves en plantas no aclimatadas a ambientes calurosos.

El estrés de calor es uno de los principales factores que limitan el crecimiento en muchas especies de plantas y áreas de cultivo, la supresión del crecimiento está relacionada con cambios en los procesos fisiológicos incluyendo las relaciones hídricas (1, 2).

A elevadas temperaturas, los niveles de determinadas enzimas pueden disminuir por un desequilibrio entre su velocidad de formación y su velocidad de degradación, a favor de esta última.

En general, aumentos de temperatura en el rango de 0 a 30 gC favorecen la apertura estomática. Aunque no está claramente establecido, parece ser que en el rango considerado, la respuesta a los cambios de temperatura se debe al efecto de esta sobre los mecanismos de respuesta al CO₂. Así pues, a temperaturas moderadas, los aumentos de estas incrementan la transpiración al favorecer el proceso de difusión y apertura estomática.

Temperaturas superiores a 30 ó 40 gC, en general, favorecen el cierre estomático. Parece ser que esto se debe a que con estas temperaturas se favorecen los procesos respiratorios más que los fotosintéticos, con lo que la cantidad de CO₂ aumenta y se cierra el estoma.

El incremento de las temperaturas por encima de los niveles normales para el desarrollo de las plantas, ha provocado deformaciones en sus órganos reproductores, ya que se ha observado la presencia de pistilos dobles y hasta triples en flores de *Prunus avium* L. sometidas a tratamientos con altas temperaturas (3). También se ha encontrado que temperaturas superiores a 35 gC cada tres-cuatro días durante la división celular del endospermo puede reducir la masa del grano, su maduración e incluso puede provocar abortos florales en el maíz (4).

De ahí que el presente trabajo se desarrolló, con el objetivo de determinar el efecto de altas temperaturas en algunas variables del crecimiento y en el intercambio gaseoso en plantas de tomate del cv. Amalia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para el desarrollo del trabajo, se emplearon semillas de tomate de la variedad Amalia, las cuales se sembraron en macetas de 10.5 cm de diámetro superior, 8 cm en la base inferior y 8 cm de alto, con arena de sílice y colocadas en número de 20 en bandejas de 40x60 cm y 12 cm de altura en solución nutritiva de Hoagland. A los 25 días de la emergencia de las plántulas, se aplicaron los tratamientos de temperatura siguientes: un grupo de plantas se colocó en una cámara a 25/18 gC día/noche, respectivamente (plantas control) y otro grupo en otra cámara a 30/23 gC, durante cuatro días; pasado este tiempo se incrementó la temperatura a 35/28 gC, por cuatro días y finalmente se pasaron a 40/33 gC, durante cuatro días. Al iniciarse este ciclo de temperatura, se trasladó un grupo de las plantas que permanecieron bajo el tratamiento control para esta cámara, donde recibieron por cuatro días un choque térmico de 40/33 gC día/noche, respectivamente.

Después de cumplido este ciclo de temperaturas a 40/33 gC, todas las plantas se pasaron a las condiciones del tratamiento control durante 12 días para evaluar su recuperación.

El trabajo se realizó en una cámara de crecimiento, en la que se utilizó un fotoperíodo de 13 horas de luz y 11 de oscuridad, la temperatura varió entre 25/18 gC día/noche, la humedad relativa entre 60/70 % día/noche, y la radiación fotosintéticamente activa (PAR) en el momento

de máxima iluminación fue de 380 μmol m⁻².s⁻¹. Estas condiciones constituyeron el régimen de temperaturas y demás variables climáticas del tratamiento control. Las variantes con altas temperaturas se desarrollaron en otra cámara de crecimiento con similares características, en la que las condiciones climáticas fueron iguales a las del control, excepto las temperaturas.

Al concluir cada uno de los ciclos de temperatura del tratamiento de aclimatación, se evaluaron en todos los tratamientos las variables siguientes:

- ⇒ biomasa expresada a través de las masas secas de raíz, tallos, hojas y total (al inicio del experimento y al concluir el período de estrés y recuperación)
- ⇒ superficie foliar mediante un medidor automático modelo *Delta-T Devices* (en los mismos momentos en que se evaluó la biomasa)
- ⇒ conductancia estomática y transpiración utilizando un porómetro de estado estacionario *LICOR, LI-1600*
- ⇒ tasa de asimilación de CO₂ determinada con un medidor portátil de fotosíntesis *LICOR, LI-6250*
- ⇒ tasa relativa de crecimiento estimada según la ecuación: $(\ln MS_2 - \ln MS_1) / (t_2 - t_1)$.

Las variables de crecimiento fueron evaluadas sobre cuatro plantas por tratamiento después de haber recibido el tratamiento térmico durante cuatro días y para las variables del intercambio gaseoso se realizaron ocho repeticiones sobre estas plantas, utilizándose para ello hojas bien iluminadas del tercio superior de las plantas.

Los datos obtenidos fueron analizados según un modelo de Clasificación Simple, comparándose las medias por la prueba de Rangos Múltiples de Duncan.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En la Figura 1 se puede observar que las tasas relativas de crecimiento de los distintos órganos de la planta se vieron afectadas por el incremento de las temperaturas; sin embargo, se hizo notar que un choque térmico de 40/33 gC día/noche, durante cuatro días, no afectó significativamente el comportamiento de estas variables. Se destaca, además, que las plantas a las que se les fue incrementando cada cuatro días la temperatura, no lograron recuperarse después de permanecer por 11 días en las condiciones térmicas de la variante control.

El crecimiento de las plantas mostró una mayor dependencia del tiempo de exposición a temperaturas por encima de las normales, que de las temperaturas a que se sometieron, según se aprecia en la figura en la que el tratamiento control y aquel en el que se impuso un choque térmico por cuatro días no mostraron diferencias significativas entre ellos, demostrando que incrementos de hasta 15 gC durante cuatro días fueron insuficientes para afectar el crecimiento, tanto de los diferentes órganos como de la planta en su conjunto, aún cuando otros procesos fisiológicos como la asimilación del CO₂ y la transpiración sí se afectaron significativamente.

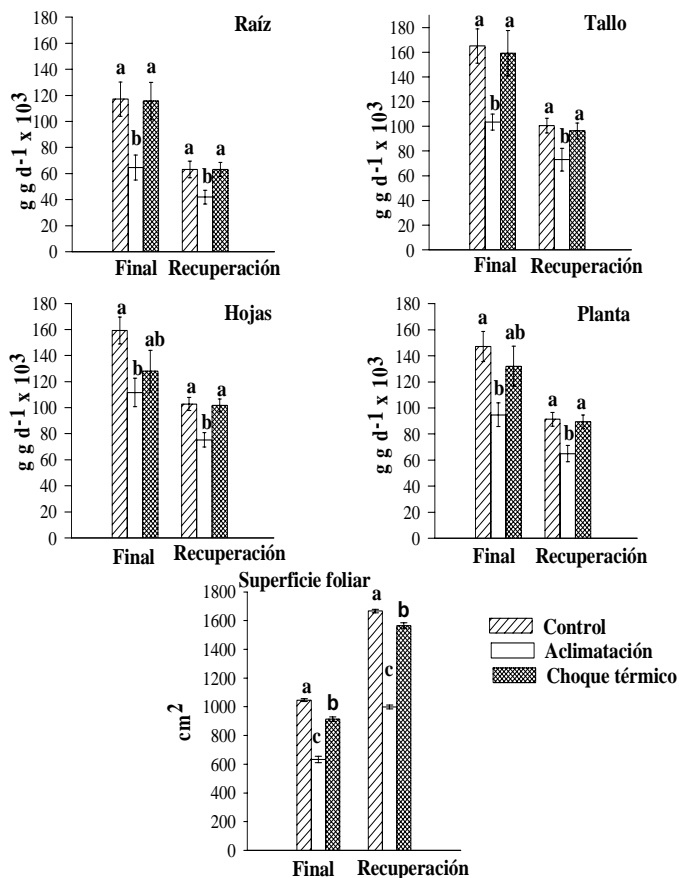


Figura 1. Tasas relativas de crecimiento de hojas, tallos, raíces y plantas de tomate sometidas a estrés por altas temperaturas

En tal sentido, se encontraron resultados diferentes en plantas de *Pinus strobes*, lo que pudiera ser motivado no solo por la diferencia de especies utilizadas, sino también por el empleo de niveles de temperatura inferiores a los aplicados en este trabajo (5).

Por otra parte, al analizar el comportamiento de la superficie foliar, se encontró que esta se afectó de la misma manera en que se alteró la acumulación de materia seca de los diferentes órganos y la planta en su conjunto, lo cual se justifica si se tiene en cuenta que la superficie foliar con que cuenta una planta influye directamente en su actividad fotosintética y, por tanto, en la acumulación de su masa seca.

Al respecto, se ha señalado que los efectos de las altas temperaturas en el crecimiento de las plantas, así como en su supervivencia dependen de la intensidad y duración del estrés de calor, y que un período prolongado a una temperatura moderadamente alta puede ser tan dañino como una breve exposición a temperaturas extremas (6).

En relación con la tasa de asimilación de CO₂ (Figura 2), se encontró una disminución significativa desde que las plantas recibieron 30/23 gC día/noche, durante cuatro días. También se apreció que, aún cuando se observó un incremento de la actividad fotosintética al finalizar el período de recuperación, la respuesta mostrada no indica una clara tendencia a la equiparación de sus valores con los del tratamiento control.

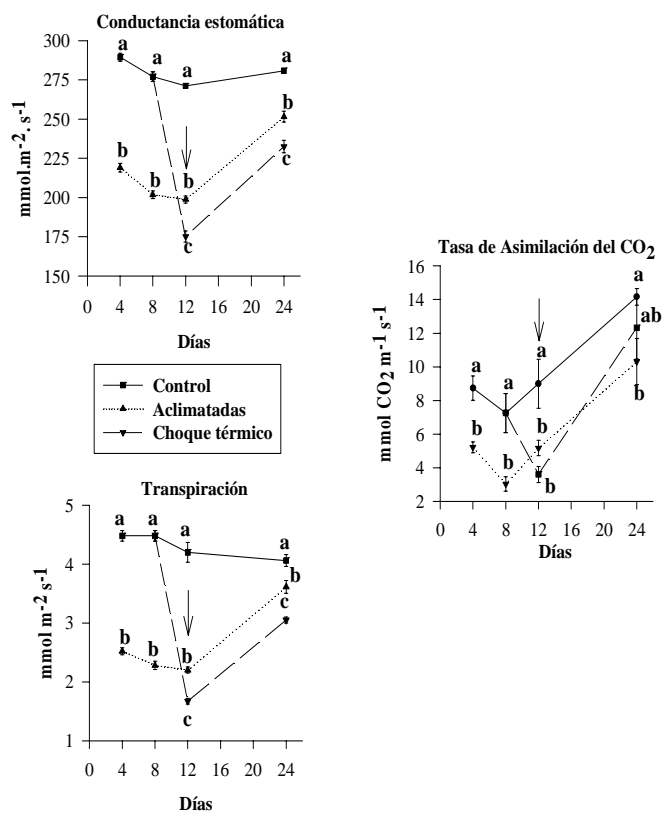


Figura 2. Conductancia estomática, tasa de asimilación de CO₂ y transpiración en plantas de tomate sometidas a estrés por altas temperaturas. La flecha indica el final del período de estrés

El intercambio gaseoso expresado por la conductancia estomática y la tasa de asimilación del CO₂ (Figura 2), se vio afectado sensiblemente por el incremento de la temperatura, pero este comportamiento pudo estar muy ligado con una depresión en la conductividad hidráulica de las raíces y un incremento de la temperatura foliar, los que interactuando de manera conjunta implican un cierre estomático que no solo afecta la absorción de agua por la planta, sino que también conlleva a un menor flujo de CO₂, con lo que la fotosíntesis se ve afectada. Cabe destacar el hecho de que las plantas que fueron sometidas a altas temperaturas de forma paulatina, presentaron en un inicio una depresión en la tasa de asimilación del CO₂ y posteriormente, aun cuando se les expusieron a temperaturas más elevadas, mostraron un incremento de esta variable, confirmando de esta forma los resultados expuestos, que plantean que cuando los organismos fotosintéticos son expuestos al calor, su maquinaria fotosintética es irreversiblemente inactivada (7); sin embargo, cuando estos organismos son aclimatados por medio de la aplicación de temperaturas moderadamente elevadas, su maquinaria fotosintética exhibe un incremento en su estabilidad termal, fenómeno que ha sido observado en diferentes organismos incluidas las plantas superiores. Resultados similares en cuanto a la afectación que se produce en la asimilación de plantas de tomate al aplicárseles un choque térmico fueron informados (8, 9).

La reducción en los valores de fijación de CO₂ observada en las plantas expuestas a la condición de estrés, pudiera estar relacionada (10) con afectaciones en las enzimas involucradas en la fijación de CO₂, ya sea a nivel de membrana provocada por el calor que producen alteraciones en las propiedades físico-químicas de estas, limitando la disponibilidad de CO₂ a la enzima y/o afectaciones de las enzimas clave en la fijación de CO₂, aunque finalmente estos autores concluyeron que diversos factores físicos y/o morfológicos pueden estar relacionados con los cambios en la conductancia del CO₂ a través de los estomas.

Por otra parte, se ha planteado la sensibilidad a tratamientos de calor de la actividad del ciclo de Calvin y definido la activación de la Rubisco como el sitio primario de la inhibición (11).

Resultados coincidentes en cuanto a los efectos depresivos que se producen en la asimilación del CO₂, cuando la temperatura sobrepasa un determinado nivel, han sido informados en trabajos realizados en agave y cactus respectivamente (12, 13).

Como se observa en la misma figura, la conductancia estomática y transpiración descendieron significativamente respecto al tratamiento control desde que se les varió la temperatura, siendo más fuerte la disminución en el caso de las plantas que recibieron el choque térmico, no llegando incluso a igualar sus valores con los del tratamiento control al concluir la fase de recuperación, demostrando de esta forma la sensibilidad de estas variables a los cambios de temperatura, resultados que fueron señalados al someter plantas de tomate a diferentes tratamientos térmicos (14).

Un aspecto que pudiera resultar interesante es lo observado en la floración, proceso en el que se apreció que el tratamiento con altas temperaturas provocó alteraciones en la aparición de la floración, destacándose cómo las plantas que permanecieron un mayor tiempo bajo un régimen de temperaturas superiores a las normales para el cultivo presentaron un atraso en la floración, comportamiento que pudiera ser consecuencia directa de la disminución de la síntesis de los compuestos suficientes y necesarios para desencadenar este proceso en el momento correspondiente. En tal sentido, se encontraron deformaciones en las flores de *Prunus avium* L. al someterse a regímenes de temperatura, que sobrepasaron los niveles normales para el cultivo (3).

Se pudiera señalar que el estrés de calor provoca afectaciones en la actividad fotosintética de forma diferenciada, en dependencia de la condición de estrés impuesta, pero esta actividad tiende a recuperarse una vez restablecidas las condiciones normales de temperatura.

Puede por otra parte señalarse que este cultivar, aun cuando los diferentes indicadores evaluados mostraron que el estrés de calor provoca modificaciones en el comportamiento normal de estos, es capaz de crecer e incluso desarrollar sus órganos reproductores, lo que nos lleva a la consideración de que es un cultivar que puede adaptarse a condiciones de temperaturas relativamente elevadas, resultados que confirman los informados en estudios realizados con esta variedad a nivel de tejido foliar (9).

REFERENCIAS

- Jiang, Y. y Huang, B. Effects of calcium on antioxidant activities and water relations with heat tolerance in two cool-season grasses. *J. Exp. Bot.*, 2001, no.52, p. 341-349.
- Mazorra, L.M.; Núñez, M.; Echevarría, M.; Coll, F. y Sánchez-Blanco, M. J. Influence of brassinosteroids on antioxidant enzyme activity in tomato under different temperatures. *Bio. Plant*, 2002, no. 45, p. 593-596.
- Beppu, K. y Kataoka, I. High temperature rather than drought stress is responsible for the occurrence of double pistils in 'Satohnishiki' sweet cherry. *Scientia Horticulturae*, 1999, no. 81, p. 125-134.
- Commuri, P. D. y Jones, R. J. Ultrastructural characterization of maize (*Zea mays* L.) kernels exposed to high temperature during endosperm cell division. *Plant Cell and Environment*, 1999, no. 22, p. 375-385.
- Goldfarb, B.; Hackett, W. P.; Furnier, G. R.; Mohn, C. A. y Plietzsch, A. Adventitious root initiation in hypocotyls and epicotyl cuttings of eastern white pine (*Pinus strobes*) seedlings. *Physiologia Plantarum*, 1998, no. 102, p. 513-522.
- Georgieva, K. Some mechanisms of damage and acclimation of the photosynthetic apparatus due to high temperature. *J. Plant Physiol.*, 1999, vol. 25 no. 3-4, p. 89-99.
- Tanaka, Y.; Nishiyama, Y. y Murata, N. Acclimation of the photosynthetic machinery to high temperature in *Chlamydomonas reinhardtii* requires Synthesis de Novo of proteins encoded by the nuclear and chloroplast genomes. *Plant Physiology*, 2000, no. 124, p. 441-449.
- Camejo, D. Photosynthesis response to heat shock treatment of two tomato cultivars with different thermotolerance. *Revista Acta Physiologiae Plantarum*, 2004, vol. 26, no. 3, p. 111.
- Camejo, D. High temperature effect on photosynthetic activity of two tomato cultivars with different heat susceptibility. *Revista Journal of Plant Physiology*, 2005, no. 162, p. 281-289.
- Makino, A.; Nakano, H y Mae, T. Effects of growth temperature on the responses of Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase, electron transport components, and sucrose synthesis enzymes to leaf nitrogen in rice, and their relationships to photosynthesis. *Plant Physiol.*, 1994, no. 105, p. 1231-1238.
- Law, R. D. y Crafts-Brandner, S. J. Inhibition and acclimation of photosynthesis to heat stress is closely correlated with activation of Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase. *Plant Physiol.*, 1999, no. 120, p. 173-181.
- Pimienta-Barrios, E.; Robles-Murguía, C. y Nobel, P. S. Net CO₂ uptake for *Agave tequilana* in a warm and a temperate environment. *Biotropica*, 2001, vol. 33, no. 2, p. 312-318.
- Nobel, P. S. y Barrera, E. de la. High temperatures and net CO₂ uptake, growth, and stem damage for the Hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus*. *Biotropica*, 2002, vol. 34, no. 2, p. 225-231.
- Morales, D.; Rodríguez, P.; Dell'Amico, J.; Nicolás, E.; Torrecillas, A. y Sánchez-Blanco, M. J. High-temperature preconditioning and thermal shock imposition affects water relations, gas exchange and root hydraulic conductivity in tomato plants. *Biología Plantarum*, 2003/2004, vol. 47, no. 2, p. 203-208.

Recibido: 1 de septiembre de 2004

Aceptado: 3 de enero de 2006