CRECIMIENTO, RELACIONES HÍDRICAS E INTERCAMBIO GASEOSO DE PLANTAS JÓVENES DE ILAMA (*Annona diversifolia* Saff.) EN CONDICIONES DE ESTRÉS HÍDRICO

M. A. Otero-Sánchez[1¶]; L. M. Ruiz-Posadas[2]; A. E. Becerril-Román[3]; L. Tijerina-Chávez[4]; E. M. Engleman[2]; A. Castillo-Morales[3]

[1]Colegio Superior Agropecuario del estado de Guerrero. Av. Vicente Guerrero # 81, Col. Centro Iguala, Guerrero, MÉXICO. Tel.: (01 736) 3350480; Correo-e: motero@colpos.colpos.mx (¶Autor responsable)

[2]Programa de Botánica, Colegio de Postgraduados. Carretera México-Texcoco, km 35.5, Montecillo, Estado de México. C. P. 56230. MÉXICO. Correo-e: lucpo@colpos.colpos.mx.

[3]Programa de Fruticultura, Colegio de Postgraduados. Carretera México-Texcoco, km 35.5, Montecillo, Estado de México. C. P. 56230. MÉXICO. Correo-e: becerril@colpos.colpos.mx.

[4]Programa de Hidrociencias, Colegio de Postgraduados. Carretera México-Texcoco, km 35.5, Montecillo, Estado de México. C. P. 56230. MÉXICO.

RESUMEN

Se estudiaron algunas características morfológicas y fisiológicas de *Annona diversifolia* Saff. con relación a condiciones de disponibilidad de agua del suelo. El nivel de humedad del suelo afectó el área foliar y la distribución de materia seca. El potencial hídrico de la hoja disminuyó a medida que se redujo el potencial hídrico del suelo, registrándose valores de -1.26, -1.51, 1.73, 1.76 y 2.36 MPa, en el testigo, sequía 1, sequía 2, sequía 3 y tratamiento sin riego, respectivamente. La tasa de intercambio gaseoso también fue reducida significativamente en los tres niveles de humedad del suelo. La concentración de prolina registró una correlación negativa con potencial osmótico, sin embargo, el análisis de regresión no presentó ninguna tendencia definida. Después de 10 días del riego de recuperación, se registró el restablecimiento casi completo de la tasa de intercambio gaseoso en los tratamientos de estrés moderado.

PALABRAS CLAVE ADICONALES: potencial hídrico, prolina, conductancia estomatal, transpiración, asimilación de CO_2.

GROWTH, WATER RELATIONS AND LEAF GAS EXCHANGE OF PLANTS OF ILAMA (*Annona diversifolia* Saff.) UNDER WATER STRESS CONDITIONS.

ABSTRACT

They were studied some morphological and physiological characteristics or *Annona diversifolia* Saff. in relation to soil moisture availability conditions. Soil moisture level affected leaf area and dry matter distribution. Leaf water potential decreased as soil water potential did, with values of -1.26, -1.51, 1.73, 1.76 and 2.36 MPa, for the control, drought 1, drought 2, drought 3 and non-irrigated treatment, respectively. The rate of gas exchange also decreased significantly at the three levels of soil moisture. Proline concentration was negatively correlated to osmotic potential; however, regression analysis did not show any defined tendency. Ten days after the recuperation irrigation, the rate of gas exchange recovered almost entirely for moderate stress treatments.

ADDITIONAL KEY WORDS: Leaf water potential, proline, leaf conductance, transpiration, CO_2 assimilation.

INTRODUCCIÓN

Ilama (*Annona diversifolia* Saff.) es originaria de las tierras bajas y cálidas del sureste de México y Centroamérica (Popenoe, 1920). En la zona norte de Guerrero, México, se localizan poblaciones de ilama tanto en estado silvestre, como en pequeñas plantaciones semi-cultivadas. Al igual que otras anonáceas, la ilama es una especie sub-caducifolia (George y Nissen, 1987); la brotación floral y vegetativa ocurre de manera conjunta durante los meses más secos y cálidos del año (abril a mayo); el crecimiento de brotes, ramas y hojas, así como la formación del fruto, tienen lugar durante la estación de lluvias (junio a septiembre); el reposo es la última etapa del ciclo fenológico anual y la cual se inicia de diciembre a enero y termina con la nueva brotación en abril. La floración y amarre de frutos son las etapas críticas en ilama y en

Recibido: 11 de abri, 2003
Aceptado: 27 de julio, 2004

otras anonáceas ya que ocurren en condiciones ambientales adversas (George *et al*., 1990; George y Nissen, 1987), no obstante la cosecha se obtiene de manera natural y sin ningún tipo de manejo con rendimiento y calidad aceptables. La presencia de hojas glaucas con una densa cubierta de cera epicuticular, estomas parcialmente hundidos y ubicados en la superficie abaxial, así como el hábito caducifolio, constituyen las principales características morfológicas y fisiológicas que podrían estar involucradas en la adaptación y productividad de dicha especie.

En este sentido, la ilama puede ser una alternativa de producción frutícola para el trópico seco y sub-húmedo, considerando que es una especie adaptada a dichas condiciones, con un fruto de excelentes cualidades organolépticas y con una creciente demanda local y regional (Figura 1, 2 y 3).

La presente investigación tuvo como objetivo fundamental el estudio de algunas características morfológicas y fisiológicas de ilama con relación a la disponibilidad de agua en el suelo.

MATERIALES Y MÉTODOS

El experimento fue conducido dentro de un invernadero de plástico, con fluctuaciones de temperatura y humedad relativa máxima/mínima de 36.8/12.4 ºC y 82.7/29.0 %, respectivamente. Se utilizaron 50 plantas de ilama de ocho meses de edad, propagadas por semilla de un fenotipo con frutos de color rosa. Las plantas fueron trasplantadas en contenedores de plástico de 20 litros de capacidad, con un sustrato compuesto de tierra de monte, arena y agrolita (60:30:10 en volumen). El suelo en todas las macetas se cubrió con papel aluminio para minimizar la pérdida de agua por evaporación. Del total de plantas, se seleccionaron en forma aleatoria cinco plantas para el tratamiento testigo, al grupo restante (45 plantas) se les suspendió el riego y de manera gradual se fueron estableciendo los tratamientos de sequía en diferentes fechas y a medida que disminuyó la humedad del suelo; una vez alcanzado el nivel de sequía se determinó el peso total cada maceta. En cada tratamiento las plantas fueron seleccionadas de acuerdo a la reducción en la conductancia estomática durante dos días consecutivos. El contenido de humedad del suelo en los tres niveles de sequía se mantuvo constante durante 14 días, reponiendo la cantidad de agua transpirada diariamente por la planta; dicha diferencia se determinó gravimétricamente y se aplicó agua destilada en todos los casos. De esta forma se establecieron cinco tratamientos, constituidos por el testigo en el que el suelo se mantuvo a capacidad de campo, los tres niveles de sequía y un tratamiento adicional sin riego (Cuadro 1). También se evaluó la respuesta de la planta a los 10 días después del riego de recuperación.

FIGURA 1. Árbol de ilama (*Annona diversifolia* Saff) en etapa de reposo, mostrando la abscisión de las hojas al inicio de la estación de secano (diciembre a enero).

FIGURA 2. Fruto de ilama (*Annona diversifolia* Saff) en etapa de madurez fisiológica.

FIGURA 3. Frutos de ilama (*Annona diversifolia* Saff) en etapa de madurez de consumo, mostrando las características de la pulpa.

Se utilizó un diseño completamente al azar con cinco repeticiones y una maceta por unidad experimental. Se

CUADRO 1. Descripción de los tratamientos de sequía en plantas de ilama (*Annona diversifolia* Saff.) (Valores promedio de cinco repeticiones)

Tratamiento	Humedad del suelo		Período de estrés	
	Ψ_ω (MPa)[Z]	(%)[Y]	Inicio (días)	Total de días
Testigo	-0.002	43.10	23 julio (00)	0 0
Sequía 1	-0.036	26.52	3 agosto (11)	+ 20 = 31
Sequía 2	-0.207	19.19	7 agosto (14)	+ 17 = 31
Sequía 3	-0.428	16.69	11 agosto (18)	+ 14 = 32
Sin riego	-1.329	13.47	23 julio (00)	32

[Z]El potencial hídrico del suelo se determinó con la técnica psicrométrica (Turner, 1981). Valores promedio de tres estratos.
[Y]El porcentaje de humedad del suelo se determinó con base en la curva de retención de humedad: $Y= (47.1+199.9x+21.0x^2)/(1+9.3x+1.99x^2)$; $r^2=0.99$ $P=0.001$)

realizó un análisis de varianza para todas las variables, de acuerdo con el diseño establecido, las diferencias entre tratamientos se determinaron mediante la prueba de rangos múltiples de Tukey ($P\leq0.05$); también se realizaron análisis de correlación y regresión para determinar el grado de asociación y dependencia de algunas variables estudiadas.

Para conocer la anatomía de la epidermis de la hoja, se utilizó la parte media de hojas jóvenes completamente expandidas; las muestras se procesaron de acuerdo a la metodología de Bozzola y Russell (1992); las observaciones se realizaron en un microscopio electrónico de barrido (JEOL SM 35 C). Para la cuantificación de estomas, se obtuvieron impresiones mediante el método de micro-relieve (Weyers y Johansen, 1985). Para estudiar el comportamiento estomático, se determinó un ciclo diurno de intercambio gaseoso (6:00 a 20:00 hrs); dicha información sirvió también para establecer la hora de muestreo o medición (máxima conductancia estomática) de las variables de intercambio gaseoso.

Se determinó la cinética de crecimiento semanal de la hoja, las mediciones se realizaron durante siete semanas en hojas recientemente abiertas. Se cuantificó (al inicio y al final del experimento) el diámetro del tallo, altura de la planta, número de ramas y hojas por planta y el área foliar con un integrador de área foliar marca Li-Cor (Li-3100; Lincoln, USA). También se determinó al final del experimento, la biomasa de hojas, tallo y raíz, calculándose la biomasa total y la relación parte aérea/raíz.

Se cuantificó el potencial hídrico de la hoja ($Y\omega$), el potencial osmótico ($Y\pi$) y el potencial de turgencia ($Y\rho$). El $Y\omega$ y el $Y\pi$, se midieron en un segmento de hoja de 6 mm de diámetro mediante la técnica psicrométrica de termopar; y el $Y\rho$ se obtuvo por diferencia (Turner, 1981). El potencial de agua del suelo ($Y\omega$ suelo) se cuantificó en tres estratos, utilizando la misma metodología. Todas las mediciones se realizaron a medio día y en dos muestreos, el primero al inicio de cada tratamiento y el segundo al final del experimento, exceptuando el tratamiento sin riego que sólo se cuantificó al final.

Utilizando la metodología colorimétrica de Bates *et al.* (1973), se determinó el contenido de prolina ($nmol\cdot g^{-1}$ de peso seco), también se realizaron dos determinaciones en las mismas fechas de muestreo.

Se cuantificó la tasa de pérdida de agua ($g\cdot día^{-1}$), mediante el método gravimétrico; se determinó conductancia ($mmol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$), transpiración ($mmol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$), tasa de asimilación de CO_2 ($mmol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$) la temperatura de la hoja (ºC) y la radiación fotosintéticamente activa (PAR) ($mmol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$), utilizando un sistema portátil de análisis de gases en el espectro infrarrojo (IRGA), marca LI-COR, Inc. (Li-6200, Lincoln, USA); las lecturas se hicieron diariamente de 9:00 a 10:00 am; la hora de muestreo fue establecida previamente mediante la determinación de un ciclo diurno de intercambio gaseoso. También se calculó la eficiencia en el uso del agua mediante la relación tasa de asimilación de CO_2/tasa de transpiración (Begg y Turner, 1976).

RESULTADOS

Morfología y fisiología de la epidermis de la hoja

La epidermis de la hoja de ilama presenta una densa cubierta de cera, no presenta tricomas, los estomas están parcialmente hundidos y se localizan en la superficie abaxial (hypoestomática) (Figura 4). Se registró una frecuencia estomática promedio de 75.07 ± 6.15 $estomas\cdot mm^{-1}$ y un diámetro promedio de estomas de 12.84 ± 0.28 mm.

En la Figura 5a, 5b y 5c, se presenta el ciclo diurno de intercambio gaseoso. La mayor conductancia estomatal (119.6 ± 11.05 $mmol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$) se registró a las 9:00 horas; la mayor tasa de transpiración (3.74 ± 0.22 $mmol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$) se cuantificó alrededor de las 15:00 horas y la cual coincidió con el pico más alto de temperatura de la hoja (32.8 ºC); la tasa de asimilación de CO_2 presentó su valor más alto (4.83 $mmol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$) alrededor de las 13:00 horas.

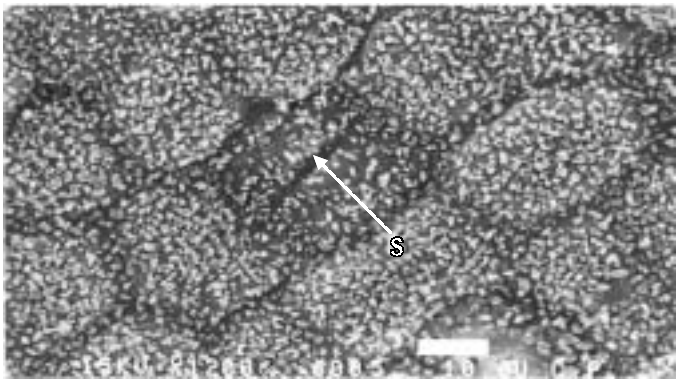

FIGURA 4. Microfotografía de los cristales de cera epicuticular sobre la epidermis abaxial de la hoja de ilama (*Annona diversifolia* Saff) en condiciones de invernadero (1200 X; Barra = 10 μm).

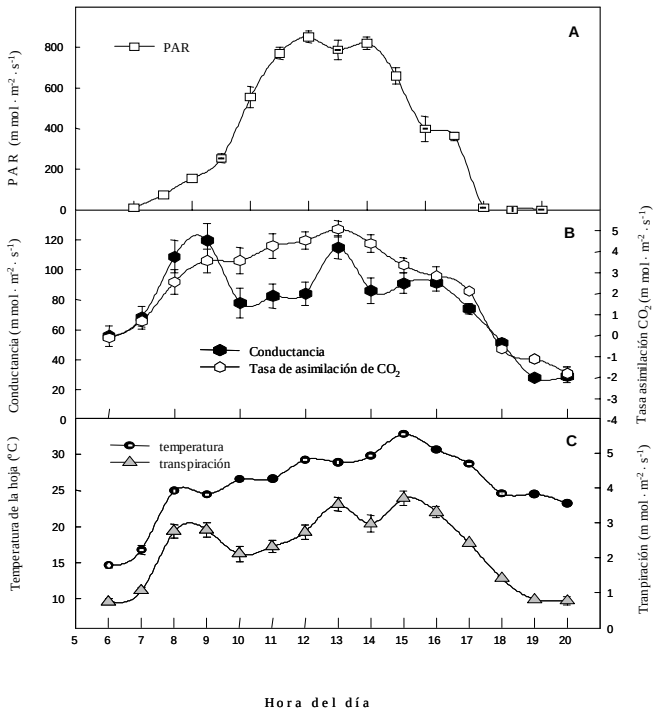

FIGURA 5. Ciclo diurno de intercambio gaseoso de *Annona diversifolia* Saff., en condiciones de invernadero: A) PAR (radiación fotosintéticamente actica), B) conductancia estomatal y tasa de asimilación de CO_2, y C) temperatura de la hoja y transpiración (13-Julio-2000). Valores promedio de 10 observaciones ± error estándar.

Crecimiento

Se registró una reducción significativa del área foliar en los tratamientos con menor humedad del suelo, siendo más notorio en el tratamiento sin riego (Cuadro 2). Con relación a la producción y distribución de la biomasa, el estrés hídrico no afectó la producción de materia seca total, pero sí provocó un cambio significativo en la distribución de materia seca en los diferentes órganos, registrándose un incremento en la raíz y una reducción en la hoja, sin afectar la biomasa del tallo. Es importante mencionar la correlación de las variables área foliar (r=-0.67; $P \leq 0.01$) y biomasa de la hoja (r =-0.64; $P \leq 0.01$) con la concentración de prolina. Por último, y no obstante que la ilama es una especie sub-caducifolia, ningún tratamiento provocó la defoliación de la planta.

Relaciones hídricas

El potencial hídrico de la hoja se redujo significativamente a medida que disminuyó el potencial hídrico del suelo (r^2=0.60; $P \leq 0.001$), registrándose valores de potencial hídrico ($\Psi\omega$) de -1.26, -1.51, -1.73, -1.76 y -2.36 MPa, en los tratamientos testigo, sequía 1, sequía 2, sequía 3 y tratamiento sin riego, respectivamente. El potencial de turgencia ($\Psi\rho$) presentó una tendencia similar; mientras que el potencial osmótico ($\Psi\pi$) sólo fue afectado significativamente por el tratamiento sin riego (Cuadro 3). Es importante mencionar, que sólo en el tratamiento sin riego pudieron observarse plantas con síntomas característicos del efecto de sequía (marchitamiento temporal y hojas basales senescentes con manchas necróticas) después de 32 días sin riego.

CUADRO 3. Potencial hídrico: total ($\Psi\omega$), osmótico ($\Psi\pi$), de turgencia ($\Psi\rho$) y concentración de prolina, en respuesta a diferentes niveles de humedad del suelo en *Annona diversifolia* Saff.

Tratamiento	Potencial Hídrico Foliar (MPa)			Prolina
($\Psi\omega$ suelo)	$\Psi\omega$	$\Psi\pi$	$\Psi\rho$	(nmoles·g^{-1} p.s.)
Testigo (-0.002 MPa)	-1.25 a[z]	-1.64a	0.388 a	11.44[y] c
Sequía 1 (-0.036 MPa)	-1.51 ab	-1.77 a	0.288 ab	116.4 bc
Sequía 2 (-0.207 MPa)	-1.73 b	-1.89 a	0.165 bc	136.1 bc
Sequía 3 (-0.428 MPa)	-1.76 b	-1.92 a	0.154 bc	160.8 b
Sin riego (-1.329 MPa)	-2.37 c	-2.38 b	0.034 c	622.8 a

[z]Valores con la misma letra dentro de columnas son iguales de acuerdo a la prueba de Tukey a una $P \leq 0.05$.
[y]Valores promedio de dos muestreos: al inicio del tratamiento y 2 semanas después.

CUADRO 2. Área foliar y biomasa de hoja, tallo, raíz y total, en respuesta a diferentes niveles de humedad del suelo, en *Annona diversifolia* Saff. Los datos de distribución de materia seca respecto al total, se expresan en porcentaje y son presentados entre paréntesis (%).

Tratamiento	Área foliar	Peso seco en g·planta^{-1} (%)			
($\Psi\omega$ suelo)	(cm^2)	Hoja[y]	Tallo[y]	Raíz[y]	Total[y]
Testigo (-0.002 MPa)	1,980 a[z]	16.6 (34 a)	18.2 (37)	13.8 (29 b)	48.6
Sequía 1(-0.036 MPa)	1,826 a	14.5 (32 ab)	18.0 (39)	13.6 (29 b)	46.1
Sequía 2(-0.207 MPa)	2,089 a	15.9 (33 a)	17.9 (37)	14.4 (30 b)	48.2
Sequía 3(-0.428 MPa)	1,667 ab	12.9 (29 bc)	16.6 (39)	13.6 (33 a)	43.1
Sin riego (-1.329 MPa)	1,282 b	10.5 (27 c)	15.0 (39)	12.5 (34 a)	38.1

[z]Valores con la misma letra dentro de columnas son iguales de acuerdo a la prueba de Tukey a una $P \leq 0.05$.
[Y]Valores determinados al final del experimento.

Concentración de prolina

La concentración de prolina en las hojas de ilama, presentó una marcada tendencia a incrementarse en forma proporcional con el aumento del estrés hídrico del suelo (r^2=0.76; $P \leq 0.001$) variando de 11.4 a 622.7 nmoles·g^{-1} de peso seco, en el testigo y en el tratamiento sin agua, respectivamente (Cuadro 5). Esta variable estuvo correlacionada negativamente con casi todas las variables de relaciones hídricas, intercambio gaseoso, área foliar y biomasa foliar.

Intercambio de gases y variables relacionadas

En general, el estrés hídrico en todos sus niveles, provocó una reducción significativa en todas las variables relacionadas con intercambio gaseoso (Cuadro 4). En conductancia estomatal se registró una reducción del 41, 65, 62 y 78 % respecto al testigo, en los tratamientos sequía 1, sequía 2, sequía 3 y sin agua, respectivamente; esta variable fue afectada por la temperatura de la hoja (r^2=0.59; $P \leq 0.001$), por la PAR (r^2=0.67; $P \leq 0.001$) y en menor grado por $\Psi\omega_{suelo}$ (r^2=0.31; $P \leq 0.05$). La transpiración presentó la misma tendencia y fue afectada por las variables $Y\omega$ suelo (r^2 = 0.72; $P \leq 0.01$) y Ψ (r^2 = 0.53; $P \leq 0.001$). La tasa de asimilación de CO_2 aumentó a medida que se incrementó el $\Psi\omega_{suelo}$ (r^2=0.60; $P \leq 0.05$); y fue afectada negativamente por la temperatura de la hoja (r^2=0.48; $P \leq 0.001$), así como por la PAR (r^2 =0.64; $P \leq 0.01$). El cierre parcial de los estomas se registró a partir del tercer día (Figura 6), siendo más acentuada la pérdida de conductancia a los 10 días después de iniciados los tratamientos. La temperatura de la hoja presentó una ligera variación en respuesta a los tratamientos de humedad del suelo, registrándose diferencias significativas sólo entre el testigo y el resto de los tratamientos (Cuadro 4). Es interesante notar la relación negativa de esta variable con las variables de intercambio gaseoso y con potencial hídrico de la hoja. La radiación fotosintéticamente activa (PAR) registrada no presentó diferencias significativas entre los tratamientos, fluctuando de 737 a 910 mmol·m^2·s^{-1}.

CUADRO 4. Tasa de pérdida total de agua, conductancia (*g*), transpiración (*E*), tasa de asimilación de CO_2 (*A*) y temperatura de la hoja (T_L), de *Annona diversifolia* Saff., en respuesta a diferentes niveles de humedad del suelo. Entre paréntesis se presenta el porcentaje (%) relativo al testigo.

Tratamiento	Pérdida de H_2O (ml·día^{-1})	*g* (mmoles·m^{-2}·s^{-1})	E (mmoles·m^{-2}·s^{-1})	*A* (µmoles·m^{-2}·s^{-1})	T_L (ºC)
Testigo (-0.002 MPa)	268 a[Z] (100 %)	207 a (100 %)	4.74 a (100 %)	9.54 a (100 %)[Y]	25.3 b
Sequía 1 (-0.036 MPa)	202 ab (75 %)	122 b (59 %)	3.97 a (84 %)	6.14 ab (64 %)	28.7 a
Sequía 2 (-0.207 MPa)	161 bc (60 %)	72 bc (35 %)	2.41 b (51 %)	2.84 bc (30 %)	29.9 a
Sequía 3 (-0.428 MPa)	100 cd (36 %)	78 bc (38 %)	2.36 b (50 %)	3.80 bc (40 %)	28.5 a
Sin riego (-1.329 MPa)	43 d (15 %)	24 c (12 %)	0.87 c (18 %)	0.30 c (3 %)	29.6 a

[Z]Valores con la misma letra dentro de columnas son iguales de acuerdo a la prueba de Tukey a una $P \leq 0.05$.
[Y]Valores determinados al final del periodo de estrés.

CUADRO 5. Conductancia (*g*), transpiración (*E*), tasa de asimilación de CO_2 (*A*) y temperatura de la hoja (T_L), de *Annona diversifolia* Saff., en respuesta a diferentes niveles de humedad del suelo, evaluados 10 días después del riego de recuperación. Entre paréntesis se presenta el porcentaje (%) relativo al testigo.

Tratamiento	*g* (mmoles·m^{-2}·s^{-1})	*E* (mmoles·m^{-2}·s^{-1})	*A* (µmoles·m^{-2}·s^{-1})	T_L (ºC)
Testigo (-0.002 MPa)	244 a[Z] (100 %)	4.65 a (100 %)	6.00 a (100 %)	25.6 b
Sequía 1 (-0.036 MPa)	226 ab (93 %)	4.46 a (96 %)	9.26 a (154 %)	25.3 c
Sequía 2 (-0.207 MPa)	215 ab (88 %)	4.33 a (93 %)	7.00 a (117 %)	25.5 bc
Sequía 3 (-0.428 MPa)	197 b (81 %)	4.16 a (89 %)	7.80 a (130 %)	25.6 b
Sin riego (-1.329 MPa)	83 c (34 %)	2.19 b (47 %)	2.64 c (44 %)	26.3 a

[Z]Valores con la misma letra dentro de columnas son iguales de acuerdo a la prueba de Tukey a una $P \leq 0.05$.

Respuesta al riego de recuperación

En las plantas sometidas al tratamiento sin riego durante 32 días ($\Psi\omega_{suelo}$=-1.00 MPa, $\Psi\omega$=-2.36 MPa) se registraron valores de recuperación del 34 % en conductancia, 46 % en transpiración y 40 % en asimilación de CO_2, con base en el testigo (Cuadro 5); mientras que en el tratamiento de sequía 3 ($\Psi\omega$ suelo =-0.35 MPa, $\Psi\omega$=-1.76 MPa) se observaron valores de recuperación del 81 % en conductancia, 88 % en transpiración y 128 % en fotosíntesis, con respecto al testigo; los tratamientos con

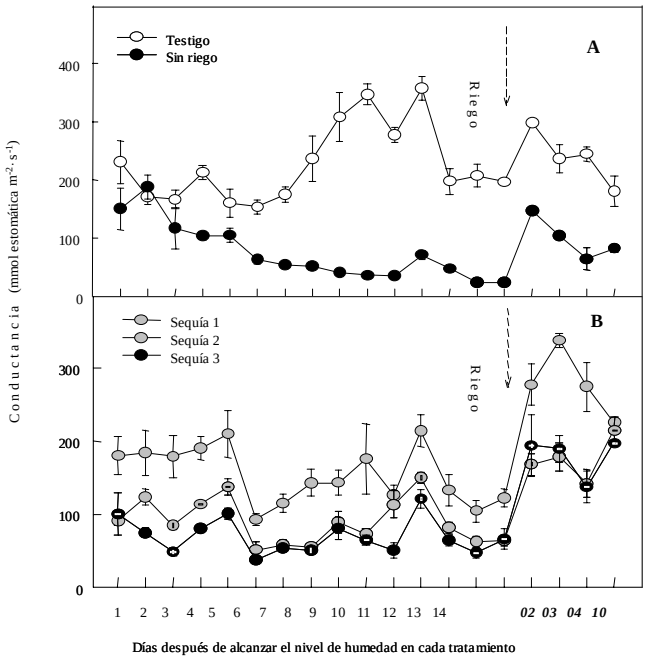

FIGURA 6. Conductancia estomática en hojas de *Annona diversifolia* Saff., en condiciones de estrés hídrico. Testigo y tratamiento sin agua (A) y tratamientos de sequía 1, 2 y 3 (B). La flecha indica la aplicación del riego de recuperación. Valores promedio de 5 repeticiones ± error estándar.

mayor humedad del suelo, presentaron una recuperación casi completa (Figura 6).

DISCUSIÓN

La presencia de una densa capa de cera en la superficie foliar (Figura 2) constituye una continua barrera hidrofóbica que reduce la transpiración cuticular, mediante una mayor resistencia a la difusión del vapor de agua (se crea un capa frontera arriba de la superficie cuticular, y dentro y fuera del poro estomático), así como una mayor reflactancia (20 a 80 %) de la radiación solar incidente; las plantas que crecen bajo una alta radiación solar son generalmente glaucas (Jenks y Ashworth, 1999; Taiz y Zeiger, 1992). Estomas de reducido tamaño (12.84 mm), parcialmente hundidos y ubicados en la superficie abaxial de la hoja, así como el hábito caducifolio, constituyen mecanismos de aclimatación y/o adaptación a condiciones climáticas adversas, tales como altas temperaturas y radiación solar, y el déficit de humedad del suelo (George y Nissen, 1987; Parker, 1968).

En general, el estrés hídrico puede afectar el crecimiento y desarrollo de las plantas dependiendo de su intensidad y duración, así como de la etapa fenológica en que ocurra y el grado de pre-acondicionamiento o aclimatación (Hsiao, 1973). En este estudio, se observó que el estrés hídrico solo afectó significativamente el área foliar y la distribución de biomasa. No obstante y considerando que crecimiento expansivo es uno de los procesos más sensibles al estrés hídrico, es probable que la duración del período de estrés haya sido insuficiente para afectar el resto de las variables relacionadas con crecimiento vegetativo; o bien que esta especie desarrolle mecanismos mediante los cuales pueda mantener cierto crecimiento en condiciones limitantes de humedad del suelo. Por otro lado, respecto a la falta de defoliación de las plantas en el invernadero, aún bajo condiciones de estrés hídrico severo, es posible que el régimen de temperaturas (diurnas/nocturnas) prevaleciente durante el experimento (37.2 / 12.5 ºC) no haya sido a adecuado para poder incidir en el proceso de defoliación, tomando en cuenta que ilama es una especie adaptada a condiciones de clima cálido (Popenoe, 1920; George y Nissen, 1987). En la región norte de Guerrero, en donde se localizan las mayores poblaciones de ilama se tienen registros de fluctuaciones de temperatura de 30.7/25 ºC. Por otro lado, es importante mencionar que en ninguna de las observaciones realizadas al final del experimento se registraron síntomas visuales de sequía, con excepción del tratamiento sin riego, que permaneció 32 días sin riego.

Valores críticos de potencial hídrico de la hoja, bajo el cual ocurre el cierre de estomas, han sido reportados en varios frutales: -2.8 MPa para atemoya (*Annona cherimola* x *Annona equamosa*) (George y Nissen, 1992), -2.5 MPa para peral asiático (*Pirus serotina* Rehd) (Behboudian *et al*., 1994) y -1.5 MPa para macadamia (*Macadamia integrifolia*) (Stephenson y Callagher, 1990). En el caso de la ilama, se registraron valores críticos de potencial hídrico de la hoja de -2.37 MPa, aunque la pérdida de conductancia se detectó desde el sexto día en el tratamiento de sequía 1 y con un potencial de -1.51 MPa (Cuadro 3 y Figura 4). Es interesante notar la relación de dicha variable con conductancia estomatal (r^2=0.67, $P \leq 0.001$) y con potencial hídrico del suelo (r^2=0.76; $P \leq 0.001$), lo cual es un indicativo de la influencia del movimiento estomático en el potencial hídrico de la planta (George *et al*., 1990; George y Nissen, 1992).

Con relación en la concentración de prolina, se registró una correlación negativa con potencial osmótico (r=-0.71, $P \leq 0.05$); sin embargo, el análisis de regresión no presentó ninguna tendencia definida (r^2=21, P=0.29) que pudiera indicar cierto ajuste osmótico. En atemoya, George and Nissen (1992) reportaron un bajo ajuste osmótico después de cuatro ciclos de estrés hídrico.

El movimiento estomático regula la absorción de CO_2 y la pérdida de agua; siendo la humedad, el estado hídrico de la planta, la concentración de CO_2, la luz y la temperatura, los principales factores que intervienen en la apertura y cierre de los estomas (Mansfield y Atkinson, 1990). En el presente estudio, la conductancia estomática presentó una reducción significativa a medida que se incrementó la temperatura de

la hoja (R^2 = 0.59; *P*=0.001) y la PAR (R^2 = 0.67; *P*= 0.001) y lo cual puede ser un indicativo de la marcada sensibilidad de los estomas de ilama al incremento de la temperatura y sobre todo a la radiación solar, tal y como ocurre en otras anonáceas como atemoya y chirimoya (Higuchi *et al*., 1998; George y Nissen, 1992; George *et al*., 1990).

Las plantas de ilama poseen una notable habilidad de recuperación en respuesta al estrés hídrico considerando el restablecimiento de las variables de intercambio gaseoso en los tratamientos de sequía después del riego de recuperación; incluso en la tasa de asimilación de CO_2 se registraron valores más altos que el testigo después del riego de recuperación y lo cual puede explicarse en función de el grado de aclimatación o pre-acondicionamiento al estrés hídrico (Hsiao y Acevedo, 1974).

Es necesario continuar los estudios de relaciones hídricas en *Annona diversifolia* Saff evaluando el crecimiento durante varios ciclos de estrés hídrico para estudiar la existencia y/o magnitud de ajuste osmótico (Lakso *et al*., 1984; Jones and Turner, 1978; Hsiao, 1973). También es importante estudiar la relación entre el reposo y el estado hídrico de la planta, así como el efecto de la temperatura y la radiación solar.

CONCLUSIONES

Ilama (*Annona diversifolia* Saff.) presenta ciertas características morfológicas y fisiológicas de manera semejante a aquellas especies aclimatadas o adaptadas a vivir en condiciones limitantes de humedad del suelo, así como de altas temperaturas y radiación solar. Es importante continuar estudiando dicha especie para precisar los requerimientos edafológicos y climatológicos que permitan generar más información sobre dicha especie.

LITERATURA CITADA

BATES, L. S.; WALDREN, R. P.; TEARE, D. 1973. Rapid determination of free proline for water stress studies. Plant and Soil, 39: 205-207.

BEGG, J. E.; TURNER, N. C. 1976. Crop water deficits. Adv. Agron. 28: 181-217.

BEHBOUDIAN, M. H.; LAWES, G. S.; GRIFFITHS, K. M. 1994. The influence of water deficit on water relations, photosynthesis and fruit growth in Asian pear (*Pyrus serotina* Rehd). Scientia Horticulturae 60: 89-99.

BOZZOLA, J. J.; RUSSELL, D. L. 1992. Electron Microscopy Principles and Techniques for Biologics. Jones and Bertlett Pub., Inc. London, UK. 350 p.

GEORGE, A. P.; NISSEN, R. J.; HOWIT, C. 1990. Effects of environmental variables and cropping of leaf conductance of custard apple (*Annona cherimola* x *Annona squamosa*) 'African Pride'. Scientia Horticulturae 45: 137-147.

GEORGE, A. P.; NISSEN, R. J. 1987. The effects of day/night temperatures on growth and dry matter production of custard apple (*Annona cherimola* x *Annona squamosa*) cultivar 'African Pride'. Scientia Horticulturae 31: 269-274.

GEORGE, A. P.; NISSEN, R. J. 1992. Effects of environmental variables and cropping on plant water status of custard apple (*Annona cherimola* x *Annona squamosa*). J. Agricultural Sci. 67(4): 445-455.

HIGUCHI, H. N.; UTSUNOMIYA, N.; SAKURATANI, T. 1998. Effects of temperature on growth, dry matter production and CO_2 assimilation in cherimoya (*Annona cherimola* Mill) and sugar apple (*Annona squamosa* L.) seedlings. Scientia Horticulturae 73: 89-97.

HSIAO, T. C. 1973. Plant response to water stress. Annual Review of Plant Physiol. 48: 178-182.

HSIAO, T. C.; ACEVEDO, E. 1974. Plant responses to water deficits, water use efficiency and drought resistance. Agric. Meteorol. 14: 59-84.

JENKS, M. A.; ASHWORTH, E. N. 1999. Plant epicuticular waxes: function, production and genetics. Hort. Rev. 23: 1-60.

JONES, M. M.; TURNER, N. C. 1978. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to deficits. Plant Physiol. 61: 122-126.

LAKSO, A. N.; GEYER, A. S.; CARPENTER, S. G. 1984. Seasonal osmotic relations in Apple leaves of different ages. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 109: 544-547.

MANSFIELD, T. A.; ATKINSON, C. J. 1990. Stomatal behavior in water stressed plants, pp. 241-264. *In*: Stress Responses in Plants: Adaptation and Acclimation Mechanisms. ALSCHER, R. J.; CUMMING, J. R. (eds.). Wiley-Liss, Inc. New York, USA.

PARKER, J. 1968. Drought-resistance mechanisms, pp. 195-231. *In*: Deficits and Plant Growth. Vol. I. KOSLOWSKI, T. T. (ed.). Academic Press. New York, USA.

POPENOE, W. 1920. Manual of Ttropical and Subtropical Fruits. Hafner Press. MacMillan Pub. Co., New York, USA. pp. 188-195.

STEPHENSON, R. A.; CALLAGHER, E. C. 1990. Some aspects of water relations in macadamia. Acta Horticulturae 75: 559-567.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. 1992. Plant Physiology. The Benjamin Cummings Pub. Co. Inc., New York, USA. pp. 346-356.

TURNER, N. C. 1981. Techniques and experimental approaches for the measurements of plant water status. Plant and Soil 58: 339-366.

WEYERS, J. D. B.; JOHANSEN, L. G. 1985. Accurate estimation of stomatal aperture from silicone rubber impressions. New Phytol. 101: 109-115.