

REGULACIÓN DEL INTERCAMBIO DE GASES Y RELACIONES HÍDRICAS EN CHAYOTE (*Sechium edule* (Jacq.) Swartz).

J. Cadena-Iñiguez¹; L. M. Ruiz-Posadas¹; C. Trejo-López¹; P. Sánchez-García²; J. F. Aguirre-Medina³

¹Especialidad de Botánica, Colegio de Postgraduados, Chapingo, Estado de México. México. C.P. 56230.

²Especialidad Nutrición, Colegio de Postgraduados, Chapingo, Estado de México. México. C.P. 56230.

³Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias, Estado de México. México. C.P. 56230

RESUMEN

Sechium edule (Jacq.) Swartz es una especie neotropical notable por los usos que tiene desde épocas muy antiguas. El éxito comercial del chayote ha motivado la ampliación de las áreas para su cultivo hacia sitios agroclimáticos atípicos. En el presente trabajo se determinó el patrón diurno del intercambio de gases, las relaciones hídricas y algunas características morfológicas de la hoja de chayote crecida en condiciones de campo en una región que presenta condiciones climáticas atípicas para la especie. Se encontró que *S. edule* tiene hojas anfiestomáticas con cinco tipos de tricomas; presenta cierre parcial de estomas durante el día inducido por el aumento de la temperatura de la hoja; provocando cambios en la transpiración y asimilación de CO₂. Cambios en el pH de la savia de xilema de hojas se relacionan directamente con los cambios de conductancia observados. El análisis de savia mostró a K⁺ y Ca²⁺ como los iones en mayor concentración en proporción de 3:1 hasta 6:1. Bajo condiciones climáticas atípicas *S. edule* limita los procesos fisiológicos relacionados con el intercambio de gases y relaciones hídricas mediante el cierre parcial de estomas.

PALABRAS CLAVE: estomas, savia de xilema, iones, morfología de la hoja, potencial de agua.

REGULATION OF GAS EXCHANGE AND WATER RELATIONSHIPS IN CHAYOTE (*Sechium edule* (Jacq.) Swartz)

SUMMARY

Sechium edule (Jacq.) Swartz is a neotropical species that is notable for its diverse uses since ancient times. The commercial success of the chayote has motivated an increase in farming area for its cultivation in atypical agro-climatic areas. This study determined the diurnal pattern of gas exchange, water relationships, and morphological characteristics of the chayote leaf related to the gas exchange process. Observations were performed once a month during the production cycle (four months). It was observed that *S. edule* has amphistomatous leaves with five types of trichomes. The gas exchange pattern showed partial stomatal closure induced by an increase in leaf temperature, as a consequence, the transpiration and the assimilation rate were also affected. Changes in pH in the leaf xylem sap were related directly to the changes in stomatal conductance. The xylem sap analysis showed that K⁺ and Ca²⁺ were the most abundant ions and that they maintained a proportion of 3:1 up to 6:1. It was concluded that under atypical field conditions *Sechium edule* restricts its physiological processes related to gas exchange and water relations by partial stomatal closure.

KEY WORDS: stomata, xylem sap, ions, leaf morphology, water potential.

INTRODUCCIÓN

El chayote (*Sechium edule* (Jacq.) Swartz) es una de las especies que han sido domesticadas por el hombre y, a través del tiempo de utilización y manejo agronómico se han generado los tipos de chayote que actualmente se conocen. En Veracruz, México se cultivan más de 2,000 ha con esta especie (Bancomext, 1999) en dos regiones principales: la primera, ubicada en el corredor del bosque de niebla o mesófilo de montaña (Williams-Linera, 1994), donde se encuentran los

municipios de Huatusco, Ixhuatlán del Café, Coscomatepec, Orizaba e Ixtaczoquitlan; en esta zona el cultivo se realiza bajo condiciones de temporal. La otra región se encuentra en la zona de selva baja caducifolia (Gómez-Pompa, 1982) donde se localizan los municipios de Actopan y Emiliano Zapata y ahí el cultivo se desarrolla bajo condiciones de riego. En condiciones naturales del sotobosque, *S. edule* se desarrolla como una planta trepadora eminentemente ortotrópica; mientras que en los campos de cultivo, su crecimiento se ha transformado a plagiotrópico formando un dosel que le permite

recibir una mayor radiación solar por más tiempo durante el día. La expansión anárquica del chayote (creada por su éxito comercial), ha originado la apertura de nuevas regiones de cultivo con condiciones ambientales muy diferentes a aquellas en que la especie se desarrolla de forma natural. Incremento en la temperatura, y reducción de la humedad ambiental y la tasa de precipitación pueden provocar vulnerabilidad en la especie (Vozari-Hampe *et al.*, 1992; Lira-Saade, 1996). La mayor limitante en la productividad del cultivo es la disponibilidad de agua. Dzib *et al.* (1993) consignaron que el cultivo del chayote llega a demandar aproximadamente de 936 mil a tres millones 750 mil litros de agua por hectárea y ciclo. Si los requerimientos hídricos del cultivo no se cubren, se origina una reducción en los niveles de producción. Es común que las plantas de chayote muestren algunos cambios en su apariencia durante el transcurso del día; por la mañana se observan hojas completamente turgentes y al mediodía (cuando la temperatura es más alta), las hojas presentan una condición de marchitez temporal que ha llegado a generar confusión respecto a su estado sanitario. La regulación del intercambio de gases es un mecanismo que la planta emplea para reducir la potencialidad de daño, elevando la tasa de transpiración para enfriar la hoja mediante la difusión de vapor de agua. Aunado a lo anterior, a lo largo de su evolución las plantas han desarrollado algunas características morfológicas estratégicas que les permiten llevar a cabo el intercambio de gases con una pérdida mínima de agua. Algunas de estas características son: la presencia de cutícula impermeable, la presencia de tricomas y la rapidez de respuesta de los estomas a condiciones ambientales adversas como la reducción de agua en el suelo y cambios en la temperatura ambiente. Estudios aislados sobre la fisiología del chayote han sido realizados por algunos investigadores (Vozari-Hampe *et al.*, 1992), sin embargo, a la fecha no existe ningún reporte relacionado con la regulación del intercambio de gases y las demandas hídricas de la especie. Ante esta situación, los estudios fisiológicos y morfológicos de *S. edule* son de incuestionable validez y constituyen la base para el conocimiento de los mecanismos de adaptación que el cultivo presenta al desarrollarse en zonas marginales. Con base en lo anterior, en la presente investigación se estudiaron los mecanismos de regulación del intercambio de gases, algunas características de la hoja relacionadas con este proceso así como las relaciones hídricas de chayote (*Sechium edule* (Jacq.) Swartz) cultivado bajo condiciones de campo en una zona que según la literatura, no reúne las condiciones agroclimáticas (temperatura ambiental elevada, baja humedad relativa y baja tasa de precipitación anual promedio) para el óptimo desarrollo de *Sechium edule*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal

El material vegetal usado fue chayote verde (*Sechium edule* (Jacq.) Swartz.), liso, piriforme, procedente de semilla de la huerta "La Raya" ubicada en la congregación Tlaltengo, Municipio de Coscomatepec, Veracruz, México. Las

condiciones generales del experimento fueron de riego rodado (gravedad) cada tercer día y aplicación de las labores culturales recomendadas para el cultivo de chayote en esa región por Cadena (1998) como el sombreado, tutorado y fertilización con la fórmula 170-46-220 de nitrógeno, fósforo y potasio.

Sitio experimental y muestreos

La investigación se llevó a cabo en la selva baja caducifolia, en la Congregación El Espinal, municipio de Actopan, Veracruz, ubicada en los 19° 27' 30'' de latitud norte y 96° 34' 20'' longitud oeste de Greenwich y una altitud promedio de 300 m (Vázquez *et al.*, 1992). El experimento fue establecido en una hectárea sobre un emparrillado o tarima que cubrió el total de la superficie. El arreglo de plantación fue de 1300 plantas·ha⁻¹ (2.5 x 3.0 m). En función de la actividad fotosintética registrada durante un periodo de 24 horas en un experimento preliminar, las mediciones y toma de muestras se llevaron a cabo cada dos horas a partir de las 7:30 am y hasta las 17:30 pm. Los muestreos se realizaron cada mes a partir de que la planta alcanzó el dosel de la tarima o emparrillado a una altura aproximada de 2.2 metros.

Intercambio de gases

La conductancia estomática, transpiración, tasa de asimilación de CO₂ y temperatura de la hoja fueron determinadas con un analizador de gases en el espectro infrarrojo (IRGA) modelo CIRAS-1 de PP Systems (Pearcy *et al.*, 1991), en 10 hojas jóvenes completamente expandidas seleccionadas al azar.

Relaciones hídricas

Se obtuvo el potencial de agua (Ψ_w) de diez hojas jóvenes completamente expandidas utilizando una bomba tipo Scholander a la que se le aplicó suficiente presión con el fin de obtener la primera gota de savia de xilema brotando a través del pecíolo. En ese momento se tomó la lectura del barómetro determinando la presión de agua. Por otro lado, muestras de diez hojas intactas fueron almacenadas en nitrógeno líquido y posteriormente maceradas para la determinación del potencial osmótico (Ψ_π) utilizando un osmómetro (VAPRO/WESCOR 5520). El potencial de turgencia (Ψ_p) fue calculado por la diferencia entre Ψ_w y Ψ_π (Bidwell, 1993).

Colecta y determinación de pH de savia de xilema de hojas

A las hojas contenidas en la bomba de Scholander usadas para determinar el Ψ_w , se les aplicó presión extra con la finalidad de obtener suficiente savia de xilema de cada hoja para determinar su pH con un micro electrodo y potenciómetro digital (pH/ISE ORION 710 A).

Determinación de iones contenidos en la savia de xilema de hojas

La savia de xilema colectada para la determinación de pH en cada intervalo de medición (savia de 10 hojas jóvenes completamente expandidas) fue mezclada en un vial del cual se tomó una alícuota de 0.8 ml. Esta alícuota se colocó en otro vial y fue aforada con agua desionizada hasta alcanzar un volumen final de 15 ml para posteriormente ser leído con el ICP-AES (espectrómetro de emisión atómica por inducción de plasma acoplada). Los iones determinados en savia de xilema fueron P, K, Ca, Mg, Fe, Mn, Na, Zn, Cu, y B, los valores fueron expresados en mg·kg⁻¹.

Tamaño, frecuencia de estomas e índice estomático

Se obtuvieron impresiones de epidermis de las dos superficies de la 10 hojas jóvenes completamente expandidas mediante una técnica no destructiva de micro-relieve, usando una resina dental de baja viscosidad (Xantopren, Bayer Dental) aplicada en tres sitios: la base, parte media y zona apical (Weyers y Johansen, 1985). La observación del positivo a base de barniz transparente de uñas, se hizo colocándolo en un portaobjetos y éste al microscopio óptico (Olympus B50). El tamaño de los estomas se determinó longitudinalmente con una reglilla ocular cuyas divisiones fueron posteriormente relacionadas con las de un micrómetro de platina (ZEIGEN, México). Se obtuvo el número de estomas y de células epidérmicas por unidad de área. Cada determinación se realizó en diez campos tomados al azar de cada sitio (base, medio y ápice) para ambas superficies por tres repeticiones. El índice estomático se calculó de acuerdo a Salisbury (1928) con la siguiente ecuación: I.E.= (número de estomas / número de estomas + número de células epidérmicas)X100.

Microscopía electrónica

Se realizaron observaciones de la epidermis de ambas superficies de la hoja; con la ayuda de un microscopio electrónico de barrido (JEOL SM 35 C). El estudio se realizó tomando una muestra de la parte media de la hoja de chayote de 1 mm² para cada superficie. El material se procesó de acuerdo a la metodología propuesta por Picaso (1997), y se cubrió con oro para su posterior observación.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

S. edule presenta dimorfismo foliar con cuatro diferentes tipos de hojas clasificadas botánicamente como palmado lobuladas con venación rectipinnada (Becerra,

1996). Posee células estomáticas en ambas superficies y de acuerdo a Dele (1993) y Grosso *et al.* (1994) se considera a *S. edule* como una especie anfiestomática, con estomas del tipo anomocítico, es decir, no presenta células subsidiarias aparentes (Figura 1A). El tamaño de los estomas fue mayor en la superficie adaxial (38 µm) que en la abaxial (35 µm) además de ser esta última superficie la que presentó mayor frecuencia de estomas (Cuadro 1).

CUADRO 1. Tamaño, frecuencia e índice estomático de las superficies adaxial y abaxial de hojas de chayote (*Sechium edule* (Jacq.) Swartz) para la región de Actopan, Veracruz, México. Cada valor es promedio de 30 repeticiones ± error estándar.

Superficie	Zona de la hoja	Tamaño (µm)	Frecuencia Estomática (estomas·mm ⁻²)	Índice Estomático
Adaxial	Ápice	37 ± 0.264	34.48 ± 2.94	3.75
	Medio	38 ± 0.05	68.00 ± 3.17	5.90
	Base	38 ± 0.1	52.41 ± 1.69	6.24
	Promedio de las tres zonas	38	51.63	5.29
Abaxial	Ápice	34 ± 0.36	347.17 ± 8.93	18.44
	Medio	36 ± 0.036	387.79 ± 1.57	17.85
	Base	35 ± 0.057	337.93 ± 4.12	16.95
	Promedio de las tres zonas	35	57.63	17.74

Los tricomas observados en ambas superficies de la hoja se pueden clasificar según Moreno (1984) en dos grupos; el primero denominado glandular (Figura 1B) y el otro grupo llamado no glandular. Dentro de los no glandulares se encuentran los tricomas septados (Figura 1C) que en el caso del chayote se distribuyen sólo sobre la venas de las hojas además de ser los tricomas de mayor tamaño; los tricomas de tipo estrigoso (Figura 1D) y el solitario (Figura 1E). Además de los anteriores, en la superficie adaxial de la hoja de chayote se encontraron tricomas cistolíticos que presentan concreciones de carbonato de calcio en la base y se encuentran agrupados con un orden aparente en las areolas (Figura 1F). La mayor diversidad y densidad de tricomas se encontró en la superficie adaxial de la hoja, lo que puede considerarse como un mecanismo de adaptación de la especie que le permite reflejar la radiación solar y bajar la temperatura de la lámina foliar. Johnson (1975) reportó que no existe un patrón de distribución de tricomas definido y que lo mismo se pueden ubicar por grandes grupos que tengan en común, como la textura, orientación, densidad, tamaño y color; también establece, que su papel en la planta es ayudar en la economía del agua como sucede con la abundante pubescencia en plantas de climas áridos y semiáridos.

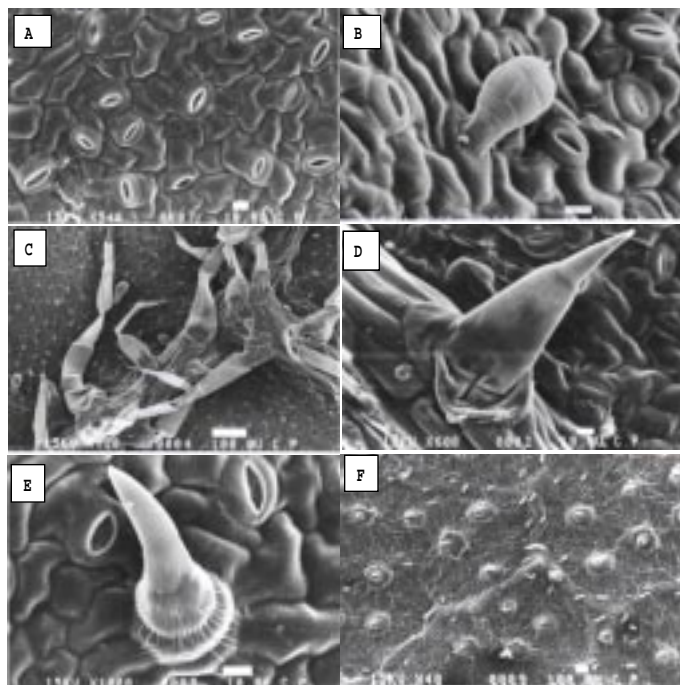


Figura 1. Estomas anomocíticos (A) y tricomas en hoja de *Sechium edule* (Jacq.) Swartz: glandular uniseriado (B), no glandular septados (C), estrigoso (D), solitario (E) y cistolítico (F). Micrografías obtenidas con el microscopio electrónico de barrido a 540X, 860X, 120X, 600X, 1000X y 40X, respectivamente.

Con relación a las variables fisiológicas, los resultados obtenidos durante los cuatro meses de muestreo son muy extensos y debido a que las tendencias son muy similares, en este artículo se presentan únicamente los resultados correspondientes al mes de marzo. La Figura 2A muestra que la conductancia estomática disminuye dramáticamente en las primeras horas del día afectando directamente a la transpiración y asimilación de CO_2 (Figura 2B y C). Dentro del patrón diurno de intercambio de gases, existe una fuerte recuperación de los niveles de conductancia alrededor de las 13:30 pm que podría estar relacionado con una disminución de la temperatura de la hoja a la misma hora (Figura 4B). Se presume que el cierre estomático es parcial

debido a que los valores de la tasa de transpiración (Figura 2B) varían aun cuando los valores de conductancia son muy bajos. Lo anterior podría estar indicando que los estomas son extremadamente sensibles a los cambios de temperatura de la hoja y que actúan como sensores que operan el inicio de los mecanismos de defensa de *Sechium edule* (Jacq.) Swartz.

Osmond *et al.* (1980) encontraron que la fotosíntesis dependiente de la temperatura, está fuertemente influenciada por la luz o por el nivel de CO_2 intercelular. Mencionaron además, que las plantas establecidas en hábitats con regímenes de temperatura diferentes al del hábitat original, generalmente exhiben cambios en la tasa de asimilación de CO_2 como un reflejo de la adaptación que están presentando. Björkman *et al.* (1975) indicaron que la fotosíntesis es afectada por la temperatura y que la tasa de respuesta es reversible en un intervalo tan amplio de 10 a 35 °C pero las plantas expuestas a valores por abajo o alrededor de este intervalo pueden presentar daños irreversibles en su aparato fotosintético. Otros ensayos realizados con hojas de plantas de *Eucalyptus pauciflora* transferidas de condiciones de campo a condiciones controladas, mostraron que la aclimatación involucró grandes cambios en la conductancia estomática y en las características propias de la fotosíntesis (Slatyer y Ferrar, 1977). El control estomático es visto como la resistencia a la difusión de vapor de agua y CO_2 entre la hoja y el ambiente, y por consiguiente, afecta la concentración de CO_2 en los espacios intercelulares de las hojas. En plantas C_3 y bajo condiciones ambientales normales la tasa fotosintética es dependiente de la concentración de CO_2 que hay en los espacios intercelulares. Esta dependencia puede ser relativamente pequeña a bajas temperaturas pero se puede incrementar si la temperatura también aumenta y es aquí donde los estomas ejercen una fuerte influencia en el proceso (Raschke, 1975). Existen estudios que indican que los estomas tienden a abrir cuando hay incrementos en la temperatura, otros autores mencionan que los estomas cierran cuando ésta es muy alta y hay quienes mencionan que existe máxima apertura cuando la temperatura es intermedia, en todos los casos la respuesta observada

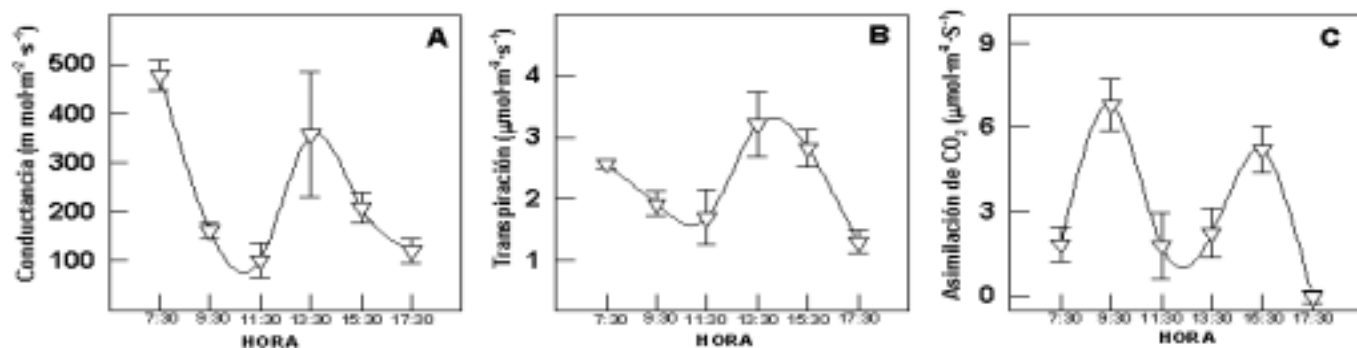


Figura 2. Conductancia estomática (A), transpiración (B) y tasa de asimilación de CO_2 (C) en hojas de chayote (*Sechium edule* (Jacq.) Swartz) bajo condiciones de campo en la región de Actopan, Veracruz, México. Los valores son producto de diez mediciones \pm el error estándar.

depende de la especie que se está estudiando (Willmer, 1983). En cuanto a las relaciones hídricas de *Sechium edule*, se observaron valores más altos para el potencial de agua (Ψ_w) a las 7:30 am. Estos valores descendieron a partir de las 10:30 am y aumentaron nuevamente en la siguiente medición a las dos horas posteriores para volver a descender al final del día (Figura 3A), esta variación se puede atribuir a los cambios de temperatura de la hoja (Figura 4B) la cual coincide con una reducción aproximada de 2 °C cuando el Ψ_w empieza a ascender alrededor de las 13:30 pm. Se aprecia además que los puntos más bajos de Ψ_w corresponden a los más altos para el potencial osmótico (Ψ_π) (Figura 3B), esto es debido a que al existir menor agua disponible en el sistema por un efecto de la tasa de transpiración en la hoja los solutos se concentran aumentando el potencial osmótico. La reducción del potencial de turgencia (Ψ_p) (Figura 3C) de las células muestra una curva similar a la del Ψ_w . Este comportamiento se atribuye a que la pérdida de agua por transpiración se incrementó por la necesidad de enfriamiento de las hojas en las horas en que la temperatura ambiental aumentó.

Los cambios subsecuentes son pequeños, hasta llegar a una recuperación parcial alrededor de las 16:30 pm (con relación al punto de partida de 7:30 am). Estos cambios en el Ψ_p están en relación directa con el Ψ_w y provocaron un aumento en el Ψ_π lo que finalmente se reflejó en cambios de pH en savia (Figura 4 A). Willmer (1983) mencionó que existen cambios de pH en el citoplasma de

las células oclusivas relacionados con el cierre y la apertura de estomas. Los valores más bajos de pH corresponden a la apertura y los más altos al cierre. Un factor que induce cambios en el pH citoplasmático de las células oclusivas es la concentración de iones transportados por la savia. Cambios en las concentraciones de Ca^{2+} y K^+ participan activamente en los procesos de cierre y apertura de estomas respectivamente (Ruiz *et al.*, 1993). Se puede pensar que los cambios diurnos ocurridos en el patrón de intercambio de gases son rasgos característicos de *S. edule* y que los estomas tienden a cerrar parcialmente la mayor parte del día cuando se registran aumentos en la temperatura. En mayor o menor medida y aparentemente por una fuerte dependencia de la velocidad con que ocurra el cierre de estomas, las relaciones hídricas se ven afectadas en la hoja de *S. edule*. Dixon y Johnson (1993) establecen que diferentes especies herbáceas con alta conductancia estomática, presentan un gradiente que obliga al sistema radical a absorber más agua para mantener el equilibrio hídrico y continuar los procesos fisiológicos. Se considera que para chayote los valores mostrados para conductancia, estomática y tasa de asimilación, ponen de manifiesto los rasgos comunes que marcan una tendencia hacia un patrón de intercambio gaseoso. El cambio en las condiciones ambientales también se ve reflejado en la concentración de iones en la savia; esto es importante ya que cambios en la concentración de calcio y potasio en el apoplasto pueden alterar el estado de apertura o cierre de los estomas (Atkinson *et al.*, 1989). En el Cuadro 2, se

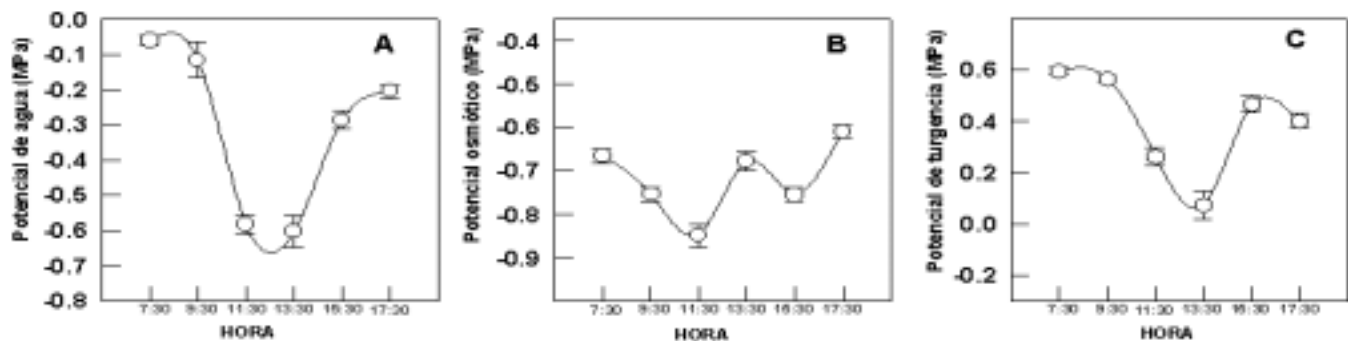


Figura 3. Potencial de agua (A), osmótico (B) y de turgencia (C) en hojas de chayote (*Sechium edule* (Jacq.) Swartz) bajo condiciones de campo en la región de Actopan, Veracruz, México; los valores son promedio de diez mediciones \pm el error estándar

Cuadro 2. Concentración de iones en savia de xilema de hojas de *Sechium edule* (Jacq.) Swartz en $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ en plantas crecidas bajo condiciones de campo en Actopan, Veracruz, México.

Hora	Ca	Cu	Fe	K	Mg	Mn	Na	P	Zn	B	Total
7:30	169.20	9.22	0.76	664.31	60.54	0.34	0.0	36.66	3.76	1.29	946.08
9:30	165.90	4.10	0.40	658.20	57.00	0.20	0.0	40.70	1.60	1.30	929.50
11:30	1576.10	1.60	0.40	2213.50	308.50	0.40	7.5	51.80	1.80	1.20	4162.80
13:30	1669.40	0.90	0.30	3062.90	284.00	0.40	13.8	44.40	0.80	1.00	5077.90
15:30	109.80	13.50	0.50	939.50	46.30	0.10	0.0	29.10	1.60	1.20	1141.50
17:30	43.50	2.90	0.10	328.80	22.10	0.10	0.0	23.00	0.20	1.10	421.70

observan los iones encontrados en la savia de xilema de la hoja de *S. edule* y los cambios en la concentración de los mismos a lo largo del día. De esto se desprende en primer término que el potasio es el elemento en mayor concentración seguido del calcio y magnesio, y que existe además una proporción entre los dos primeros que va desde 3:1 hasta 6:1 partes de potasio por cada una de calcio, aunque la concentración sea diferente en cada hora de muestreo (Figura 4C).

De los cambios en conductancia mostrados anteriormente se desprende que la relación entre Ca^{2+} y K^+ presenta la variación más amplia cuando ocurre el cierre de estomas. La concentración de Ca^{2+} aumenta en las horas en que gráficamente se apreció un cierre alrededor de las 9:30 a 11:30 am y la concentración de K^+ si bien no disminuyó, guardó la proporción anotada (Figura 4C).

Con relación a lo anterior se podría esperar que existan cambios de pH paralelos a los cambios de concentración de los iones principalmente Ca^{2+} y K^+ , y que el incremento de calcio implicaría un cambio de pH de ligeramente ácido a alcalino (Atkinson *et al.*, 1989). Sin embargo, en los resultados de la Figura 4A, se puede observar que esta circunstancia no es del todo precisa. En apariencia lo anterior resulta contradictorio ya que los valores de pH ligeramente ácidos correspondientes a las 11:30 y 13:30 ocurren justamente cuando el cierre de estomas se presentó; se considera que lo anterior puede ser discutido de la siguiente manera: a) que sí existe un incremento en la concentración de calcio en la savia a las horas en que se presenta el cierre de estomas (Figura 2A) y que bajo las condiciones de alta temperatura en la hoja, no se requieran grandes concentraciones de calcio para iniciar el proceso de cierre estomático; b) que podría existir un desbalance de cargas por efecto de estrés causado por la alta temperatura en la hoja, lo que rebasa la capacidad de respuesta de la planta generando un cierre estomático como mecanismo de defensa. Al respecto Gollan *et al.* (1992) trabajando con *Helianthus annuus* L. cv. Hysun 30,

encontraron que calcio, fosfatos y nitratos decrecieron en la concentración de la savia cuando hubo reducción de agua disponible en el suelo y que otros iones se mantuvieron constantes en la savia de xilema. Estos autores mencionan que la movilidad del calcio en el floema es baja y que su absorción depende mayormente de la absorción del suelo y quizá ésta podría ser la razón de la declinación de la concentración de calcio en la savia del xilema durante el periodo de estrés hídrico que ellos evaluaron. Afirman además, que la reducción de nitratos jugó un papel relevante en el balance de protones de la planta. La correlación entre nitratos y pH de savia del xilema incrementó la capacidad amortiguadora del pH en intervalos por debajo de 6, tolerando el resultado de un incremento de ácidos orgánicos en la savia del xilema con un decremento en la disponibilidad de nitratos. Ellos consideran, que hacer una clara distinción entre el efecto del estrés y un efecto indirecto dado por el decremento de nitratos disponibles sobre el pH en la savia del xilema no es posible, aunque ambos decrezcan simultáneamente. Finalmente apuntan que para que una sustancia pueda ser reconocida como una señal de estrés por el estoma, se requiere conocer más acerca de su destino dentro de la hoja. Por ejemplo, cambios en el pH de la savia del xilema podría estar amortiguados por la capacidad potencialmente alta de intercambio iónico de la pared celular de las células del mesófilo, o la posible alteración de protones dentro de la hoja que podría afectar directamente al estoma vía cambios en la pared celular y sus propiedades.

CONCLUSIONES

Sechium edule (Jacq.) Swartz es una especie anfiestomática, con estomas anomocíticos de mayor tamaño en la superficie adaxial; presenta cinco tipos de tricomas en ambas superficies de la hoja. La mayor frecuencia estomática se presenta en la superficie abaxial sobresaliendo la parte media de la hoja. Presenta cierre estomático (determinado por medio de la conductancia) parcial durante el día, inducido por el aumento de la temperatura de la hoja ocasionando reducción

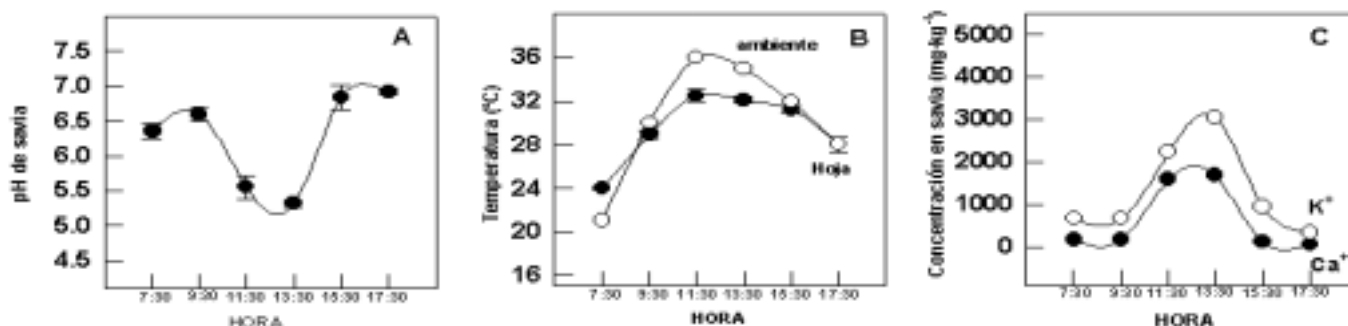


Figura 4. pH en savia de hoja (A), temperatura ambiental de la hoja (B) y concentración de iones K^+ y Ca^{2+} (C) en hoja de *Sechium edule* (Jacq.) Swartz bajo condiciones de campo en la región de Actopan, Veracruz, México. Los valores son promedio de diez mediciones \pm el error estándar.

de la transpiración y asimilación de CO₂. Las relaciones hídricas se afectan por la reducción del intercambio de gases. El pH de savia del xilema de hoja presenta cambios en sus valores; los ligeramente ácidos se relacionan con apertura estomática y los alcalinos con el cierre; los iones en mayor concentración fueron K⁺ y Ca²⁺ los cuales siempre guardaron una relación proporcional de 3:1 hasta 6:1. Finalmente, bajo condiciones de campo *S. edule* limita los procesos fisiológicos relacionados con el intercambio de gases y relaciones hídricas durante el día con cierre parcial de estomas, como un mecanismo de defensa a condiciones agroclimáticas atípicas.

LITERATURA CITADA

- ATKINSON, C. J.; MANSFIELD, T. A.; KEAN, A.M. 1989. Control of stomatal aperture by calcium in isolated epidermal tissue and whole leaves of *Commelina communis* L. New Phytologist 111: 9-17.
- BANCOMEXT, SNC. 1999. Estudio de factibilidad económica para la exportación de chayote sin espinas (*Sechium edule*). Centro Bancomext, Veracruz, México 179 p.
- BECERRA, Z. J. 1996. Estudio agroecológico del Chayote (*Sechium edule* (Jacq.) Swartz en el Estado de Veracruz. Fac. de Ciencias Agrícolas Universidad Veracruzana Xalapa, Veracruz, México. pp. 12-18.
- BIDWELL, R. G. S. 1993. Fisiología Vegetal. AGT Editor. D.F., México. pp. 348-405.
- BJÖRKMAN, O.; MOONEY, H.; EHLENGER, J. 1975. Photosynthetic responses of plants from habitats with contrasting thermal environments: Comparison of photosynthetic characteristics of intact plants. Carnegie Institute Washington Yearbook 74: 743-748.
- CADENA I., J. 1998. El Chayote (*Sechium edule* (Jacq.) Sw.). Apuntes de campo y productividad para la región de Actopan, Veracruz, México 83 p. (Sin publicar).
- DELE, O. J. 1993. Comparative epidermal morphology of West African species of *Jatropha* L. (Euphorbiaceae). Journal of the Linnean Society 3: 139-154.
- DIXON, M. A.; JOHNSON, R. W. 1993. Interpretation of the dynamics of plant water potential. Water transport in plants under climatic stress. Cambridge University Press, United Kingdom. pp. 63-74.
- DZIB, A. L.A.; BERISTÁIN, B. R.; ROSETE, B. X. 1993. El cultivo del chayote (*Sechium edule* (Jacq.) Sw) en el Municipio de Ixtaczoquitlán Veracruz. CRUO Universidad Autónoma Chapingo. Texcoco, Edo. de México. México. 41 p.
- GOLLAN, T.; SCHURR, U.; SCHULZE, E.D. 1992. Stomatal response to drying soil in relation to changes in the xylem sap composition of *Helianthus annuus*. I. The concentration of cations, anions, amino acids in, and pH of, the xylem sap. Plant, Cell and Environment 15: 551-559.
- GÓMEZ-POMPA, A. 1982. Ecología de la vegetación del Estado de Veracruz. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, CECSA. D.F., México. pp. 61-63.
- GROSSO, B.; SAINT-MARTIN, M.; VASSAL, J. 1994. Stomatal types of the genus *Acacia* (Fabaceae, Mimosoideae): an appraisal of diversity and taxonomic. Botanical Journal of the Linnean Society of London 24: 325-341.
- JOHNSON, H.B. 1975. Plant pubescence: An ecological perspective. The Botanical Review 41: 234-259.
- LIRA-SAADE, R. 1996. Chayote. *Sechium edule* (Jacq.) Sw. Promoting the Conservation and Use of Underutilized and Neglected Crops. 8. Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research, Gatersleben/International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy. 57 p.
- MORENO, P.N. 1984. Glosario Botánico Ilustrado. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, CECSA. D.F., México. pp. 213-226.
- OSMOND, C.B.; BJÖRKMAN, O.; ANDERSON, D. 1980. Physiological processes in Plant Ecology. Ecology Studies. New York, USA. pp. 491-543.
- PEARCY, W. R.; SCHULZE, E.D.; ZIMMERMANN, R. 1991. Plant Physiological Ecology. Field Methods and Instrumentation. Chapman & Hall. LONDON, U.K. pp. 137-157.
- PICASSO H., R. M. 1997. Estudio Morfológico-Ultra Estructural de una Población de *Euplotes eurytismus* Wrzesniowski. Fac. de Ciencias, División de Estudios de Postgrado. Tesis Universidad Nacional Autónoma de México. D.F., México. pp. 11-12.
- RASCHKE, K. 1975. Stomatal action. Annual Review of Plant Physiology 26: 309-340.
- RUIZ P., L.; ATKINSON, J. C.; MANSFIELD, A. T. 1993. Calcium in the xylem and its influence on the behaviour of stomata. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B. 341: 67-74.
- SALISBURY, E.J. 1928. On the causes and ecological significance of stomatal frequency with special reference to the woodland flora. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B. 216: 1-65.
- SLATYER, R.O.; FERRAR, A. 1977. Altitudinal Variation in the photosynthetic characteristics of Snow Gum., *Eucalyptus pauciflora* Sieb. Ex. Spreng. IV. Temperature response of four populations grown at different temperatures. Australian Journal of Plant Physiology 4: 583-594.
- VÁZQUEZ, T. V.; ZULUETA, R. R.; LARA, M. C. 1992. Análisis de la Flora de Malezas del Campo Experimental "La Bandera" Mpio. de Actopan, Veracruz. La Ciencia y el Hombre 11: 78-79.
- VOZARI-HAMPE, M. M.; VIEGAS, C.; SAUCEDO, C.; ROSSETO, S.; MANICA, G. G.; HAMPE, O.G. 1992. A lectin from *Sechium edule* fruit exudate. Phytochemistry 31(5): 1447-1480.
- WEYERS, J. D. B.; JOHANSEN, L. G. 1985. Accurate estimation of stomatal aperture from silicone impressions. New Phytologist 101: 109-115.
- WILLIAMS-LINERA, G. 1994. El Bosque de Montaña: Un Ecosistema muy Frágil. Problemática Ambiental en el Estado de Veracruz. Los Recursos Vegetales, Xalapa, Veracruz, México. pp. 51-58.
- WILLMER, C.M. 1983. Stomata. Longman Group Limited. London, England. pp. 1-6.