

# ADAPTACIONES Y ESTRATEGIAS DE LAS PLANTAS DE ZONAS ÁRIDAS

D. Granados-Sánchez<sup>1</sup>; G. F. López-Ríos<sup>1</sup>; J. L. Gama-Flores<sup>2</sup>

<sup>1</sup> División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. C.P. 56230..P. 56230. <sup>2</sup>ENEP-Iztacala. UNAM. México.

## RESUMEN

En las zonas áridas los organismos se enfrentan a condiciones ambientales extremas como es la sequía, que les obligan a desarrollar adaptaciones morfofisiológicas, por ejemplo, su eficiente sistema radicular, la succulencia, la estructura epidérmica, vías fotosintéticas alternativas (C4 y CAM), una gran diversidad de metabolitos secundarios que les permiten enfrentar los factores ambientales bióticos y abióticos; además de estrategias de supervivencia para escapar, evadir y tolerar los factores adversos a que están expuestas..

**PALABRAS CLAVE:** Sequía, ecofisiología, metabolitos secundarios, vías fotosintéticas.

## ADAPTATION AND STRATEGIES OF THE PLANTS IN ARID ZONES

### SUMMARY

In arid regions, organisms face extreme environmental conditions, such as drought, which forces them to develop morphophysiological adaptations. Examples of these are their efficient root system, their succulence, the structure of their epidermis, alternative photosynthetic processes (C4 and CAM), and their highly diverse secondary metabolites which allow them to deal with both biotic and abiotic factors in their environment. In addition, they employ survival strategies for escaping, avoiding and tolerating the adverse factors to which they are exposed.

**KEY WORDS:** Drought, physiology, secondary products, photosynthetic processes.

## INTRODUCCIÓN

Las zonas áridas se caracterizan por tener precipitaciones medias anuales a 250 mm, una intensa radiación solar, altas temperaturas atmosféricas y temperaturas extremas en la superficie del suelo.

Las plantas en las zonas áridas desarrollan una serie de adaptaciones morfológicas, fisiológicas y una serie de estrategias biológicas, pues el clima árido, sus consecuencias en la fisiografía, hidrología y edafología han creado condiciones adversas para el desarrollo de muchas especies vegetales. Estas adaptaciones le permiten afrontar con éxito largos periodos de escasez de agua y la colonización de un medio adverso.

Se suele denominar como xerófitas a las plantas que poseen adaptaciones para soportar la sequía, sin embargo, el término se ha restringido en la actualidad empleándose sólo las plantas que son capaces de resistir la sequía, excluyéndose las que la evaden o escapan a ella.

Las características morfológicas más frecuentes entre las xerófitas son: gran desarrollo del sistema radicular, tamaño relativamente reducido y porte compacto de la porción aérea, reducción de la superficie foliar (microfilia, afilia y tendencias al enrollamiento); cutícula gruesa, con frecuencia impregnada con resinas, ceras, aceites, sílice, y a menudo provistas de pelos (tomentosas) estas situados en depresiones, hendiduras, surcos, fosas, etc; almacenamiento de reservas de agua; reducción del tamaño de las células; presencia de espinas, entre las más comunes.

Estos caracteres están relacionados con la mayor eficiencia de absorción y almacenamiento de agua y con la regulación de la transpiración mientras que otros tienen un efecto indirecto en lo anterior, al evitar el calentamiento excesivo o al defender las partes blandas del ataque de los depredadores.

Las adaptaciones fisiológicas son posiblemente las más importantes con relación a la resistencia de las

plantas en épocas de sequía. Un gran número de plantas xerófitas pierden las hojas o todos los órganos aéreos; otras han incrementado su capacidad de absorción del agua disponible en el suelo aumentando la presión osmótica y eficientizando su sistema de conducción. La vegetación xerófila reacciona rápidamente a las lluvias, por medio de la expansión de su sistema radicular, una parte del cual muere en la época de sequía. Muchas células pueden sobrevivir en estado de anhidrobiosis, por las propiedades de su protoplasma, y revivir cuando las características ambientales le son propicias. Las xerófitas poseen un alto índice de eficiencia de transpiración; aunque antiguamente se creía que estas plantas regulaban la intensidad de transpiración por mecanismos de cierre estomatal, la mayoría de las xerófitas transpiran y asimilan activamente cuando hay disponibilidad de agua, y sólo cierran sus estomas cuando no pueden proveerse de ella; las suculentas en cambio tienen mecanismos muy eficientes en cuanto al cierre estomatal.

Las especies anuales de periodo vegetativo corto, están adaptadas a las condiciones ambientales de las zonas áridas, pues cumplen su ciclo de vida en un periodo de unas cuantas semanas. Pasan la época desfavorable en estado de diáspora, evadiendo la sequía, sin embargo se ha observado que muchas especies anuales soportan la última fase de su ciclo de vida en condiciones de sequía pronunciada, comportándose entonces como xerófitas verdaderas. (Mc Ginnies, 1968).

Las halófitas son plantas adaptadas para vivir en suelos con altas concentraciones de sales, se caracterizan por presentar altas presiones osmóticas en sus tejidos, suculencia y medios eficaces de reproducción vegetativa como los estolones, rizomas; y crecimiento en colonias. Uno de los principales problemas a los que se enfrentan las plantas que crecen en suelos salinos es la dificultad de germinación de las semillas y la sobrevivencia de la plántula.

De las adaptaciones que sufren las plantas se han originado biotipos que caracterizan a las zonas áridas; y aunque los mecanismos no coexisten en una sola especie, las combinaciones de estos mecanismos, junto con las características taxonómicas están representados en dichos biotipos.

Muchas especies vegetales han convergido evolutivamente en el desarrollo de estructuras análogas en grupos taxonómicos y niveles filogenéticos distintos. El ejemplo clásico lo constituyen las plantas de tallos suculentos: cactáceas, asclepiadáceas y euforbiáceas (Shmida, 1985).

A diferencia de los climas húmedos en donde predomina un solo biotipo la vegetación de tipo xerófilo se caracteriza por la codominancia de distintos tipos de vida. Este fenómeno tiene su explicación en el grado de competencia relativamente bajo entre sus componentes, puesto que los representantes de las diferentes formas de vida difieren mucho entre sí por su porte, fenología y distribución de los sistemas radiculares.

La escasez del agua trae como consecuencia inevitable un volumen reducido de la vegetación, si se compara, por ejemplo con un territorio de clima húmedo. La discontinuidad de la vegetación se debe a la compactación de la porción aérea de las plantas y el extenso desarrollo de sus raíces, por tal motivo el suelo queda en gran parte descubierto durante la temporada de sequía. Este fenómeno se ve acentuado en función del grado de aridez, de manera que si comparamos la vegetación de lugares moderadamente áridos o los secos extremos resaltará la relativa pobreza florística de los últimos, ya que en éstos cualquier factor del medio ambiente tendrá una influencia marcada en el aspecto y en la distribución de la vegetación (Werger, 1986; Mac Mahon y Warner, 1985) (Figura 1).



FIGURA 1. Muchas plantas de zonas áridas como el guayule (*Parthenium serratum*), producen sustancias alelopáticas que inhiben el crecimiento de plantas en derredor, eliminando así la competencia por recursos.

Otros factores determinantes en las adaptaciones y formas de vida en la vegetación de zonas áridas son la topografía, el sustrato y particularmente el suelo que posee una importancia considerable, la dirección de los vientos el grado de la pendiente, la eficiencia del drenaje superficial y subterráneo, entre otros.

La producción medida como aumento de biomasa en las zonas áridas es una de las más pobres del mundo, la agricultura sólo se puede desarrollar en una pequeña porción de su superficie y sólo puede realizarse con riesgo auxiliar. La ganadería de tipo extensivo es raquílica y tiene fuertes estragos debido a la duración irregular de las sequías. En cuanto a la explotación forestal es poco costosa debido al crecimiento y regeneración lenta.

## RESPUESTAS FISIOLÓGICAS A LA SEQUÍA

En estas regiones donde el clima experimenta periodos de sequía extremos, o cuyos suelos son demasiado salados, solamente crece vegetación xerófila sometida frecuentemente al estrés hídrico.

El estrés hídrico se produce cuando la cantidad de agua que se evapora mediante transpiración es superior a la que la planta es capaz de incorporar a través de sus raíces. En estas condiciones sobreviene un déficit de agua cuyas primeras manifestaciones visibles es el marchitamiento característico de las hojas. Si el déficit se prolonga, el crecimiento se reduce hasta que finalmente se detiene.

Durante el ciclo de vida normal de la planta, también existen situaciones de estrés "espontáneas". Numerosas semillas tienen la capacidad de permanecer en estado de vida latente desde varias semanas a varios años según las especies. Generalmente sufren una elevada reducción de su contenido de agua, a veces hasta superar el 80% de su peso fresco. Una deshidratación tan fuerte mataría a las células de cualquier otra parte de la planta, pero no a la de las semillas. Por ello, las semillas son objeto de estudio para comprender las reacciones del vegetal ante la falta de agua.

En la semilla, la deshidratación o desecación, tiene lugar al final del periodo de maduración. En este punto, la semilla elabora sus reservas, mientras que el embrión se transforma en una plántula. Todas las partes que constituyen la semilla: la plántula, los tejidos de reserva y los tegumentos ven poco a poco inhibida su actividad: aparece el estado de latencia. En este momento intervienen unos mecanismos complejos que permiten a las células vegetales protegerse de la deshidratación total, ya que al parecer se desarrollan barreras de permeabilidad con el fin de preservar un poco de agua en el interior de las células y de las sustancias nutritivas básicas. En estos procesos intervienen algunas hormonas vegetales o reguladores del crecimiento (Clousler-Thompson, 1977).

De todos los factores que contribuyen a la supervivencia de la planta en estas condiciones, uno desempeña una función primordial: la hormona ácido abscísico. Esta hormona media en numerosos procesos fisiológicos de las plantas, en especial actúa como señal desencadenadora de una batería de genes cuya misión es defender a la planta de las situaciones desfavorables.

El papel del ácido abscísico, o AAB, durante el periodo de maduración y de desecación de la semilla, fue

explicado en semillas que sufrían una mutación genética denominada viviparismo. El carácter vivíparo determina un retorno precoz a la vida activa: la plántula del interior de la semilla germina rápidamente, sin pasar por una etapa de latencia. Los mutantes vivíparos no sufren la desecación y su estudio detallado ha demostrado que sus semillas eran o bien deficientes, o bien insensibles a la hormona AAB. Por el contrario, en las semillas normales, el nivel de AAB aumenta desde el primer momento de la formación del embrión y durante la maduración. El nivel máximo se alcanza en el intervalo que precede a la desecación (Zhang y Davies, 1989).

La hormona induce durante la maduración, la síntesis de proteínas específicas que permanecen acumuladas en el periodo de desecación y desaparecen en las primeras fases de la germinación cuando el embrión se rehidrata de nuevo. Por tanto, estas proteínas están implicadas en la protección del embrión y en el mantenimiento de la latencia.

Vayamos ahora a la planta completa. ¿Cómo actúa ante el estrés hídrico? ¿Dispone de mecanismos de resistencia comparables a los de la semilla? De hecho, se sabe desde hace tiempo que la concentración de AAB aumenta sensiblemente (hasta cuatrocientas veces en cinco minutos) en las hojas deshidratadas. De aquí viene el nombre de ácido abscísico, ya que fue descubierto en 1963 durante los trabajos sobre la caída o abscisión, de las hojas o frutos que es estimulada por esta hormona. La subida de los niveles de AAB provoca el cierre de los estomas, minúsculos orificios a través de los cuales se realizan los intercambios gaseosos entre la planta y la atmósfera. Después de la rehidratación, el retomo de la tasa de AAB al nivel normal es relativamente rápida. Por tanto, la regulación del funcionamiento de los estomas, en respuesta a los factores atmosféricos, se encuentra bajo el control del AAB: es una de las primeras líneas de defensa de las plantas contra el estrés. Se ha demostrado que las plantas de cebada tratada con AAB durante 24 horas son capaces de sobrevivir a una importante desecación, por el contrario, las plantas deshidratadas sin tratamiento mueren.

El aumento de la concentración de ARN mensajero en las hojas sometidas a una deshidratación de varias horas está ligada a un aumento de la concentración en ácido abscísico. Por el contrario, la rehidratación provoca un descenso del nivel de AAB. En definitiva, todo lleva a creer que el ácido abscísico es la señal que desencadena y quizá regula en la hoja el funcionamiento de los genes que codifican a las proteínas específicas que le confieren a las plantas resistencia a la desecación (Skliver y Mundy, 1990).

## RESISTENCIA A LA SEQUÍA Y TENSIÓN HÍDRICA

Entre las variables ambientales que intervienen en el crecimiento y el desarrollo de la planta, la deficiencia de agua o tensión hídrica es una de las más importantes. Todas las plantas superiores están expuestas a la desecación, al menos una vez durante su ciclo de vida, cuando la semilla madura y se seca. Por lo común, las plantas están expuestas a otros periodos de sequía ligera o intensa durante sus fases de crecimiento vegetativo o reproductora y que puede ser la parte más crítica del ciclo de vida.

Los mecanismos o respuestas que han desarrollado pueden tener un valor que se relacione con la adaptación en términos de que reducen más los efectos de la tensión. Sin embargo, es difícil distinguir entre las respuestas simples y las adaptaciones de la tensión hídrica, lo cual se puede resumir como sigue:

- 1) Cambios morfológicos.
  - a) Desprendimiento de las hojas.
  - b) Cambios del ángulo de la hoja;
  - c) Factores de la raíz.
- 2)
  - a) Cera cuticular de la hoja.
  - b) Ajuste osmótico.
  - c) Alargamiento de la hoja.
  - d) Comportamiento de los estomas.
  - e) Fotosíntesis.
  - f) Translocación.
  - g) Acumulación de prolina.

Turner (1987) estudió los mecanismos de resistencia a la sequía tanto en potenciales hídricos altos como en bajos, y señaló que algunos de dichos mecanismos, como el cierre de los estomas, o los movimientos de las hojas, el desprendimiento de las hojas y la pubescencia, disminuyen la fotosíntesis, tales como el incremento en la resistencia cuticular, la densidad de la raíz, el ajuste osmótico, el aumento de la elasticidad y la disminución del tamaño de las células, contribuyen también a la resistencia a la sequía.

## CAMBIOS MORFOLÓGICOS

El desprendimiento de las hojas o la menor producción de área foliar es una forma común de reducir la pérdida de agua. La reducción de la superficie de hojas de la planta se ha considerado como uno de los factores más importantes para la sobrevivencia de algunas plantas del desierto. Ejemplo de estas plantas son *Artemisia* spp. *Larrea tridentata* y *Flourenzia cernua*. El área foliar disminuida puede reducir naturalmente el proceso fotosintético total de la planta. Considerado que la sequía es

temporal, Evenari *et al.* (1982), subdividieron las plantas en los grupos áridopasivo y áridoactivo. Los áridopasivos comprenden plantas que no tienen fotosintéticos activos durante los periodos de sequía prolongada, incluyen las anuales y las perennes deciduas durante la sequía. Los áridoactivos mantienen los tejidos fotosintéticos durante los largos periodos de sequía, e incluyen plantas leñosas perennes siempre verdes y plantas CAM. Los cambios del ángulo de la hoja, sea activo o pasivo, son respuestas ordinarias a la deficiencia de agua. En las leguminosas, se encuentran con frecuencia buenos ejemplos de movimientos activos de la hoja, bajo efectos del agua, también presenta rotación de los folíolos como resultado de la orientación paralela de los mismos a la radiación incidente, el decaimiento pasivo, enrollamiento o marchitamiento de la hoja reduce también su energía acumulada.

Otros cambios morfológicos de la respuesta a la deficiencia de agua incluyen una relación mayor de raíz/tallo. Esto puede deberse a una disminución del crecimiento del tallo, al aumento del crecimiento de la raíz o a ambos.

La mayor proliferación de la raíz permite la exploración de un mayor volumen de suelo y, como consecuencia, una sobrevivencia más larga de la planta, las raíces cuya función principal es el almacenamiento pueden comportarse de manera distinta a las raíces cuya función está encaminada a la absorción.

Una cutícula gruesa o cerosa para reducir la pérdida de agua determinante también es una adaptación importante, la cera cuticular incrementa la resistencia a la sequía por incremento de la refracción de la energía solar y por reducción de la permeabilidad cuticular, lo que da por resultado un mayor potencial hídrico de la hoja. El uso eficiente de agua se ve incrementado por la presencia adicional de pubescencia.

La mayor cantidad de cera y el incremento de la resistencia cuticular sólo serían aprovechables, si ocurriese el cierre hermético de los estomas de las plantas bajo condiciones adversas.

Ajuste osmótico. En un gran número de especies se ha observado gradiente y cambios del potencial osmótico; tales diferencias osmóticas se han fundamentado adecuadamente para las plantas del desierto.

Turner (1987), utiliza el término "adaptación osmótica" y lo divide en dos partes; a) el incremento pasivo en solutos, debido a la concentración de éstos o por la deshidratación; y b) la acumulación de solutos, y se refiere al segundo como el ajuste osmótico.

## ESTRATEGIAS DE LAS PLANTAS A LAS REGIONES ÁRIDAS

Las adaptaciones de las plantas a las regiones áridas, pueden ser consideradas como estrategias evolutivas para enfrentar la sequía mediante comportamiento, funcionamiento y morfo-anatomía particular. Sobre esta base, se distinguen los siguientes grupos:

a) Las que escapan a la sequía. Es un conjunto de plantas, todas anuales, efímeras, que germinan y crecen sólo cuando existe suficiente humedad disponible para completar su ciclo de vida.

b) Las que evaden la sequía. Son plantas perennes, no suculentas, que restringen su actividad de crecimiento a periodos de humedad disponible. Son arbustos deciduos e hierbas pequeñas que entran en latencia en temporada de sequía. Pueden tolerar temporadas grandes de desecación. Ejemplos extremos, son algunas algas, líquenes, sellaginelas y plantas de neblina que absorben la humedad condensándola mediante sus hojas.

c) Las tolerantes a la sequía. Es un conjunto de plantas que están presentes en todo momento, con todas sus estructuras. Son vegetales arbustivos, siempre verdes, con extensos sistemas radiculares y adaptaciones morfológicas y funcionales en sus estructuras aéreas que las capacitan para mantener el crecimiento aún en tiempos de marcada carencia de agua.

Las resistentes a la sequía. Un grupo de organismos perennes, suculentos que utilizan económicamente el agua almacenada en sus tejidos hídricos (Kearney y Shantz, 1912).

### PLANTAS QUE ESCAPAN A LA SEQUÍA

Plantas anuales evitan las condiciones desérticas extremas, completando su ciclo vital durante la corta estación de lluvias y pasando el resto del año en forma de frutos y semillas en estado latente. Las semillas secas pueden sobrevivir a altas temperaturas sin perder su capacidad de germinar hasta que concurren condiciones favorables (Schaffer y Gadgil, 1975).

El escape de los rigores del verano no depende sólo de la facultad de los frutos y semillas para resistir el calor y la sequía prolongados, sino también de su capacidad para completar su ciclo vital en pocas semanas; por esta razón a estas plantas se les llama efímeras. Tienen pocas hojas e incluso pueden florecer mientras los cotiledones embrionarios están aún en la planta. Se han encontrado algunas floraciones cerca de Kartum, en el Sudán, a menos de 25 días de un fuerte chaparrón. General-

mente la producción de semillas se alcanza en 6-8 semanas aun cuando existen ejemplos notables como el del pasto gamma que puede germinar y formar semillas de cuatro semanas, pero el récord de corto ciclo vital es probable que lo tenga una planta africana *Boerhavia repens* en el desierto del Sahara que requiere de sólo 8 a 10 días para cubrir su ciclo (germinación, desarrollo, fructificación). El breve ciclo vital no sólo está relacionado con la restringida duración de la estación adecuada para el crecimiento, sino también con el corto período en que los insectos libadores están disponibles para realizar la polinización (Bentley, 1976, Evenari *et al.*, 1982).

El breve ciclo de vida de estas plantas con sistema de raíces someras comienza tan pronto exista disponibilidad de humedad. La producción de semilla se alcanza en 6-8 semanas, aun cuando pueden existir ejemplos notables como el de un disparador de la germinación, que parece ser la cantidad de agua que ocurren sólo después de precipitaciones de cuando menos 25 mm aunque cabe señalar que el exceso de lluvia también puede inhibir el proceso. Este comportamiento se atribuye al lavado de los represores de la germinación, en la primer situación, y a que las sustancias promotoras del crecimiento son drenadas por el exceso de agua, en la segunda. Estas plantas crecen más vigorosamente en años más húmedos e incluso aumentar notablemente su producción de semillas si la humedad edáfica persiste hasta que ellas completan su desarrollo (Went, 1949, Mulroy y Rundel, 1977).

La temperatura óptima para la germinación de la semilla permite distinguir dos tendencias: las de invierno y las de verano. Las primeras requieren de entre 15-18°C, en tanto que las anuales de verano, su rango oscila de 25-30°C. Es obvio que la terminación y desarrollo posterior de la flora anual, está muy relacionado por las condiciones de temperatura en el momento de la precipitación. Las anuales de invierno crecen, generalmente, más lentamente al principio hasta que son estimuladas por temperaturas más cálidas (Bentley, 1970).

La dispersión de las semillas es un problema que las plantas del desierto han resuelto de varios modos; muchas especies de plantas que eluden la sequía producen semillas equipadas con unidades de dispersión, que las ayudan a distribuirse, de modo que las plantas hijas pueden tener mejores oportunidades de alcanzar un lugar más favorable para su germinación, los tallos y hojas de otras plantas están recogidas sobre sí mismos en la temporada seca, pero se abren completamente al sentir la humedad; por estos mecanismos las semillas se dispersan solamente cuando están mojadas y relativamente fuertes, durante la estación húmeda. Esto tiende a prevenir dispersiones a grandes distancias una precaución

saludable, porque la planta progenitora es de suponer que crece en un lugar favorable (Evenari, *et al.*, 1982).

Algunas hierbas anuales tienen un modo particularmente interesante de mantener su progeñe viva; gran número de sus puntiagudas semillas se entretrejen formando densas hojas, que el viento empuja sobre la superficie del desierto. Cuando la bola toca el suelo, se van desprendiendo las semillas, que quedan ancladas al suelo una tras otra, hasta que la bola se ha desintegrado. Cambios subsecuentes en la humedad del aire hacen que la semilla se retuerza como un sacacorchos, forzándola a adentrarse más profundamente en el suelo, donde queda en espera de la lluvia. Otras semillas se diseminan adheriéndose al pelo de animales así por ejemplo, algunas tienen púas y cerdas para favorecer su dispersión. Los frutos de algunas plantas desérticas son llevados por el viento hasta que quedan atrapados en algún agujero o roca, en donde al final pueden deshacerse o quedar enterrados en la arena acumulada por el viento. Cuando caiga la lluvia, las semillas que han aterrizado en contornos favorables podrán germinar (Went, 1969; Winkworth, 1971).

### PLANTAS EVASORAS DE LA SEQUÍA

Algunas especies perennes se comportan igual a las anuales en lo referente a ser activas solamente cuando existe humedad disponible. Los órganos subterráneos se encuentran inactivos en el período seco, pero se activan inmediatamente cuando se humedece el sustrato. En *Carex pachystylis*, aparecen nuevas raicillas 12 horas después de haberse humedecido suficientemente el suelo. Un poco más tarde comienza a formarse el vástago. Tiempo después estas plantas florecen y producen frutos.

El agua se usa libremente en la medida de su disponibilidad, pero tan pronto se seca el sustrato, raicillas y hojas se marchitan y la planta entra en latencia. Las raíces de esta especie se concentran en los primeros 5-10 cm del suelo (Evenari *et al.*, 1982).

Los hemcriptofitos perennes también restringen su actividad a la estación húmeda y pierden la parte aérea en momentos de escasez de agua, permaneciendo sólo sus órganos subterráneos. Cabe señalar que estos individuos, si bien pueden poseer extensos sistemas radiculares, no presentan adaptaciones para conservar el agua. En ellos, las tasas de transpiración son altas mientras exista agua disponible. Pero tan pronto comience a secarse el suelo se eliminan gradualmente estructuras aéreas; primero las hojas, luego el vástago, y entra en inactividad una vez más la especie.

Los poiquilohidros, a los que pertenecen las plantas inferiores (bacterias, algas, hongos y líquenes) o sea organismos unicelulares o con pocas células, la hidratación depende completamente de la humedad del aire circundante, siempre que vivan fuera del agua (Evenari *et al.*, 1982).

El agua o el aire está saturado de vapor, el protoplasma de estas especies presenta una hidratación y una actividad casi máximas; en un ambiente seco se observa una intensa deshidratación y el plasma pasa a un estado latente sin morir. Las células de estos organismos tienen vacuolas muy pequeñas o carecen de ellas, por lo que cuando se secan, las alteraciones de volumen son pequeñas y la estructura del plasma no queda lesionada.

El protoplasma sólo es fisiológicamente activo cuando contiene gran cantidad de agua, es decir en estado hidratado o turgente; cuando las células se desecan el plasma pasa a un estado de vida latente o bien muere. Las adaptaciones que presentan se pueden resumir como sigue:

- 1) Capacidad de obtener agua de la niebla y de la humedad atmosférica.
- 2) Sobreviven a una prolongada y extrema desecación.
- 3) Capacidad de entrar en un estado de inactividad metabólica con la desecación.
- 4) Resistencia al calor y frío extremo en el estado inactivo.
- 5) Capacidad para entrar rápidamente en actividad metabólica (respiración, fotosíntesis, etc.) cuando hay agua disponible y regresar al estado de inactividad en cuanto comienza a desecarse.

Los organismos poiquilohídricos tienen una baja tasa de crecimiento, su fotosíntesis se restringe a las primeras horas del día cuando la intensidad de luz es baja y sólo aprovechan el rocío formado durante la noche, por lo que su productividad es escasa y por tanto, su participación en la masa de vegetación terrestre es pequeña. Por esta razón se les ha prestado poca atención hasta ahora, aunque están más extendidos sobre la superficie del suelo de lo que se cree, especialmente en los desiertos.

### PLANTAS ADAPTADAS A SEQUÍA PERMANENTE O TOLERANTES

La mayoría de las plantas perennes de los desiertos son tolerantes a la sequía. La fotosíntesis puede conti-

nuar casi todo el año, así que durante la temporada de extrema sequía, ellas deben reemplazar el agua transpirada. El grupo normalmente presenta extensos sistemas de raíces, mismos que se pueden extender superficialmente o bien penetrar al subsuelo hasta profundidades notables. Las raíces de mezquite, *Prosopis* spp, han sido observadas hasta profundidades alrededor de los 50 m; su ramificación radicular suele ocurrir en el borde capilar encima del nivel del manto freático de donde puede tener suministro hídrico constante, en tanto que las efímeras "raíces de lluvia" crecen en la superficie del suelo de las raíces en respuesta a la humedad del suelo. Las proporciones raíz/vástago son altos en la mayoría de los arbustos xerófilos, (Phillips 1963) (Figura 2).

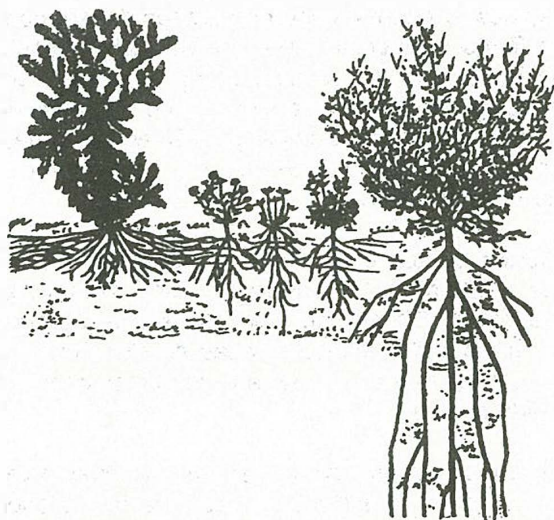


FIGURA 2. Los variados patrones radiculares permiten la coexistencia de diversas poblaciones en una comunidad, lo cual se ejemplifica en tres grupos sobresalientes: a) las cactáceas que básicamente presentan un sistema de raíces muy amplio y superficial, b) las anuales que desarrollan raíces efímeras y e) los arbustos con raíces profundas.

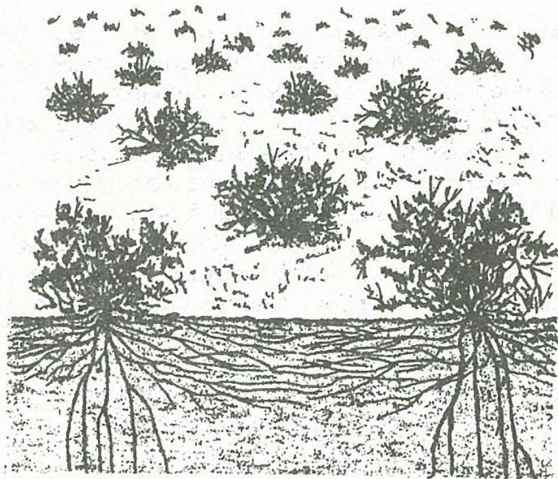
La economía del agua se fortalece con variadas modificaciones a nivel de la lámina foliar. Las hojas del palo verde, *Cercidium microphylla*, *C. floridum* se reducen de tamaño y casi el 50% de la tasa fotosintética la realiza el tallo. Especies como *Zygophyllum dumosum* y *Retama raetum* tiran todas sus hojas al ocotillo. *Fouquieria sp/andens* produce sólo 3-4 conjuntos de hojas, dependiendo de la cantidad de precipitación. También, para disminuir la pérdida de humedad, organismos, como *Flouencía cernua* suelen desprenderse de ramas completas. Las hojas pequeñas o compuestas como las de las acacias y el mezquite permiten disipar el calor de forma más eficiente y son muy comunes en bastantes especies perennes del desierto. Las temperaturas foliares pueden también ser reguladas mediante inclinación

de la hoja y la reflectancia de la lámina, (Mooney *et al.*, 1977).

Sudzuki (1969) en estudios para el mezquite en Sudamérica indican que existen fluctuaciones muy variadas de la humedad en el perfil edáfico: presenta el caso de la localidad de Refresco en que se observó que la cantidad de agua existente en la rizósfera de las raíces absorbentes superaba a la capacidad de campo que era de sólo 10.5%. Esto sugiere una posible acumulación de agua exudada de las raíces absorbentes que sería superior a la necesaria para lograr el equilibrio entre el déficit de presión de difusión y las fuerzas de tensión de humedad del suelo, por consiguiente, el agua absorbida por las hojas no se traslocan desde los tejidos del vegetal al suelo como resultado de un simple proceso físico de succión de este último provocado por el gradiente negativo que se desarrolla por la sequía y que tiende a equilibrar el déficit de difusión de presión y la fuerza de tensión de la humedad del suelo sino que, posiblemente, intervenga también otro proceso, aún no conocido, que permite exudar mayor cantidad de agua al suelo.

El problema de la obtención de agua en un ambiente que prácticamente carece de ella también ha de ser resuelto por las plantas del desierto. Hay pocas que lo hacen tan eficazmente como el arbusto de la gobernadora (*Laa tridentata*), que crece en los desiertos del Norte de México. Este arbusto no depende del agua profunda que en muchos desiertos está fuera de su alcance, sino de una minúscula película de humedad procedente del rocío, o, excepcionalmente de la lluvia, que rodea las partículas de roca hasta algunos centímetros bajo la superficie del suelo. Capta esta humedad mediante raicillas que penetran en el suelo tan profusamente que es probable que no quede ni una molécula de agua por absorber. Cada planta requiere de una gran superficie para proveerse de suficiente humedad, y una vez que se establece en una zona verdaderamente árida, capta el agua de modo tan eficaz que ninguna otra planta puede crecer cerca de ella. Esto no sólo afecta a otras especies de plantas, sino también a sus propias plántulas hijas. Por eso, este arbusto no tiende a colonizar el terreno circundante mediante semillas, sino formando tallos nuevos en torno a su base, extendiendo así lentamente su red de raíces. Al propagarse de este modo hacia fuera, los tallos centrales tienden a marchitarse y el arbusto se expande en forma de anillo. Sin nadie con quien competir, ese arbusto continúa creciendo hacia fuera y el anillo se hace cada vez mayor. Actualmente, algunos miden 25 metros de diámetro. Los tallos individuales de estos anillos no son muy viejos, pero la planta, considerada como un único organismo, puede haber estado creciendo y extendiéndose en el mismo sitio durante 10 000 ó 12 000 años, lo que hace que la goberna-

dora sea el organismo viviente más viejo del mundo (Figura 3).



**FIGURA 3.** El sistema radicular de las plantas del desierto suele ser amplio, estableciéndose por debajo del suelo la competencia por agua y nutrientes, lo que se traduce como un patrón de distribución en las poblaciones que forman la comunidad.

### PLANTAS RESISTENTES A LA SEQUÍA

La succulencia es el rasgo más distintivo del grupo. Por lo general, presentan ralees adventicias efímeras, someras y extendidas, lo que les permite actuar rápidamente ante cualquier lluvia por mínima que pueda ser. *Opuntia basilaris* presenta actividad estomática después de una lluvia de sólo 6 mm en el suelo seco. Una parte del agua es usada en el metabolismo y la restante es almacenada en los tejidos crasos de hojas o tallos y utilizada lentamente en los subsecuentes días secos. En *Ferocactus acanthodes*, tales reservas le permiten extender la fotosíntesis hasta más de 50 días.

La pérdida de agua se reduce de varias formas. Especies como *Lophophora williamsi* y *Echinocactus pulchellus* permanecen bajo tierra durante la sequía. Sus tallos arrugados son contraídos hacia abajo por ralees contráctiles. Cuando la planta absorbe agua el cacto se dilata y reemerge (Nobel, 1977).

En muchas succulentas, las hojas están reducidas a espinas lo que aumenta considerablemente la relación volumen-superficie. El valor máximo se alcanza en las formas esféricas como las del género *Mammillaria*.

La superficie de los tallos está fuertemente recubierta de cera para disminuir la pérdida de agua, mientras que las espinas la protegen y ayudan a disipar el calor.

En *Mammillaria*, las espinas se contraen todas juntas como persianas cuando el ambiente está seco. Tan

pronto existe humedad disponible, las espinas se abren y exponen la epidermis para una máxima exposición a la luminosidad.

Si bien las succulentas de desierto muy raramente mueren por altas temperaturas y varias de ellas son capaces de tolerar calores de hasta 60 °C, por períodos breves, son sus plántulas las que particularmente se ven afectadas por ello. Esto afecta el establecimiento de ellas en áreas abiertas en donde las temperaturas pueden llegar hasta los 80 °C. Las plántulas del saguaro y otras cactáceas, por ejemplo, es probable que sobrevivan a la sombra de plantas nodrizas como el palo verde. Muchas succulentas de desierto son también sensibles a las bajas temperaturas y el congelamiento puede dañar sus ápices. Algunas Mesembryanthemaceae, conocidas como flores de piedra, evitan la radiación excesiva, así como la desecación creciendo parcialmente enterradas en el suelo. Sólo la parte superior de las gruesas hojas de las flores están expuestas, y están acomodadas de tal manera que prácticamente no se notan en el suelo, (Weisser *et al.*, 1975).

Ciertos puntos oscuros en la superficie foliar *Cono-phytum*, *Lithops*, y *Fenestraria*, no son simple colaboración críptica. Sirven como ventanas que transmiten luz difusa a las capas inferiores ricas en clorofila. Sin tales adaptaciones la luz no podría penetrar mucho al interior del tejido carnoso.

Para muchas especies la altura y la orientación pueden ser muy importantes. El cacto, *Stenocereus gummosus*, varía de 70 cm en áreas expuestas hasta 4.1 m en bosques densos donde compite con otras plantas por luminosidad, en tanto que en especies de *Opuntia*, los cladodios están orientados para interceptar la máxima de radiación durante la época favorable de crecimiento. Las hojas de los agaves se despliegan de manera similar para su mejor ventaja. Aun con tales arreglos, la intensidad luminosa puede inhibir la fotosíntesis, así que el crecimiento de las succulentas es normalmente muy lento, (Nobel, 1980).

Las succulentas pueden absorber diminutas cantidades de agua, sin embargo, la más aprovechable es de los aguaceros torrenciales, los cuales caen aproximadamente una vez al año, absorbiendo entonces tanta agua y tan de prisa como les es posible, a la vez que la almacenan. Los cactos son especialistas en esta técnica. Existen unas 2 000 especies, y todas viven de forma natural sólo en América. Uno de los mayores es el saguaro. Puede llegar a medir 15 m de altura, formando una sola o varias columnas ramificadas. Unos largos canales, a modo de pliegues, lo recorren en toda su longitud. Cuando al fin descarga una tormenta, el saguaro



aspira el agua de lluvia del suelo empapado, al desplegar los pliegues incrementa considerablemente su circunferencia. En un día, un saguaro grande puede llegar a absorber, y retener, una tonelada de agua.

En el desierto uno de los problemas importantes para las plantas es la evapotranspiración. El vapor de agua se pierde inevitablemente a través de los estomas de las hojas; por eso, muchas plantas del tórrido y abrasador desierto, al igual que las especies que soportan las sequías provocadas por temperaturas gélidas en el norte, poseen hojas muy pequeñas que contienen relativamente pocos estomas. El saguaro y otros cactus han llegado todavía más lejos. Han reducido sus hojas transformándolas en espinas. Los estomas se han desarrollado en el tallo hinchado, que se ha vuelto verde al adoptar la función fotosintetizadora. Las espinas hacen más que proteger a la planta de los mamíferos ramoneadores, rompen las corrientes de aire que soplan alrededor de la planta, así por ejemplo, el saguaro está permanentemente rodeado de una capa de aire inmóvil. Los estomas se hallan aún más protegidos de la sequía al estar ubicados en el fondo de los canales, como ocurre en las acículas de las coníferas. Además de todo esto, los cactus han desarrollado un tipo especial de proceso químico que les permite transpirar, cambiando el dióxido de carbono por oxígeno, de noche, cuando hace fresco, manteniendo así los estomas cerrados la mayor parte del día. Mediante todos estos mecanismos, el saguaro es capaz de reducir la pérdida de agua a un mínimo y conservar gran parte de la misma año tras año, utilizándola gradualmente para elaborar nuevos tejidos, hasta que haya otra tormenta y otra oportunidad para rellenar su tejido de almacenamiento (Figura 4).

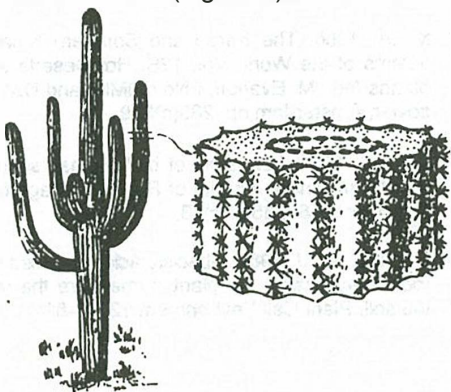


FIGURA 4. Las cactáceas como el "Saguaro" *Cylindropuntia gigantea*, tienen tallos suculentos por el gran desarrollo del parénquima, donde almacenan agua y sustancias de reserva; sus tallos globulosos y cilíndricos están delineados por costillas con espinas que les permiten amortiguar la contracción por deshidratación y el hinchamiento por rápida obtención de agua en tiempo de lluvia, además proporcionar sombreado que les ayuda a mantenerse frescas.

## LA FOTOSÍNTESIS Y LAS PLANTAS DEL DESIERTO

A diferencia de las anuales y de los arbustos perennes con los que compite radicularmente por el agua, las especies jugosas abren sus estomas durante la noche. Las pérdidas de agua por transpiración se reducen ya que se fija el  $\text{CO}_2$ , sólo de forma nocturna. El tejido carnoso es importante para dicha estrategia puesto que los productos inicialmente asimilados son guardados antes de ser transformados en fotosintatos durante el día. Esta inusual estrategia de fotosíntesis de dos etapas se conoce como el metabolismo ácido crassuláceo (MAC). En los organismos MAC, el  $\text{CO}_2$  para ser fijado adicionalmente durante el periodo nocturno. El consumo máximo de  $\text{CO}_2$  de la mayoría de las suculentas ocurre cuando las temperaturas nocturnas oscilan entre los 10-15 °C, lo cual incrementa la eficiencia en el uso del agua. Por otra parte, las temperaturas diurnas aumentan la tasa de uso del ácido málico y esto permite que ocurra una mayor fijación de  $\text{CO}_2$  durante la noche. El cierre estomático puede limitar la captación  $\text{CO}_2$  durante sequía pero en temporadas húmedas, las especies de este grupo actúan facultativamente como individuos de fotosíntesis  $\text{C}_3$ . Tal plasticidad ha sido observada más frecuentemente en organismos de áreas donde la lluvia ocurre en verano y de zonas de riberas costeras templadas, (Patten y Dinger, 1969, Brandon, 1976).

Las suculentas de desiertos son notorias por su economía del agua. Determinaciones sobre *Agave deserti* señalan que sólo transpira 25 g de agua por cada gramo de  $\text{CO}_2$  fijado por sus hojas, y *Ferocactus acanthodes* pierde 70 g de agua por gramo de bióxido carbónico, (Nobel, 1977, Smith y Nobel, 1986). Es decir, que la economía hídrica de las suculentas representa alrededor de un 5% con respecto al de las  $\text{C}_3$  y entre el 10-15% de las  $\text{C}_4$  (Figura 5).

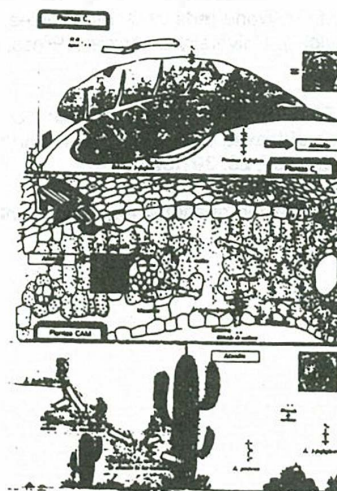


FIGURA 5. Tipos de fotosíntesis de las plantas de zona árida.

Sin embargo, las suculentas son menos eficientes que otras especies desérticas en términos de fotosíntesis. En plantas MAC, el consumo de  $\text{CO}_2$  no sólo es comparativamente inferior sino también requiere más energía lumínica, con respecto a individuos  $\text{C}_3$  y  $\text{C}_4$ . Las tasas de crecimiento son en consecuencia muy lentas. El crecimiento anual de *Ferocactus acanthoides* es menor a los 2 cm y *Trichocereus terscheckii*, un cacto que puede alcanzar tallas de 5 m. promedio 4 cm/año. Todo lo anterior sugiere, que las suculentas están menos adaptadas a las condiciones desérticas que otras formas de crecimiento, y que sólo resultan exitosas en desiertos húmedos, con lluvias más predecibles. Así, a pesar de su capacidad de almacenar agua, el desarrollo fenológico y de crecimiento de las suculentas, al igual que el resto de especies desérticas, depende de la disponibilidad de humedad.

#### LITERATURA CITADA

- BENTLEY, J.C. 1970. Perennation in *Astragalus lentiginosus* and *tridens pulchellus* in relation to rain fall. *Madrona* 20, 236-32.
- CLOWOSLEY & THOMPSON, J. L. 1977. *Man and the Biology of Arid Zones*, Edward Arnold London.
- EVANARI, M.; SHANAN, L.; TADMOR, N. 1982 *The Negev - the challenge of a Desert*, Zand edn, Harvard University Press, Cambridge.
- KEARNEY, T.H.; SHANTZ, H. L. 1912. The water economy of dry land crops, in yearbook of the United States Department of Agriculture-1911, Washington, pp. 351-62.
- MAC MAHON, J.A.; WAGNER, F.H. 1985. The Sonoran and Chihuahuan Deserts of North America, in *Ecosystems of the World Vol. 12 A. Hot Desert and Arid Shrublands*, A, (Eds Amsterdam, pp. 105-202).
- MC GINNIES, W.G. 1968. Vegetation of desert environments, in *Deserts of the World* (eds W.G. McGinnies, B. y Goldman and P. Paylore), University of Arizona Press, Tucson, pp. 381-566.
- MOONEY, H.A.; EHLERINGER, J.; By Arkman, O. 1977. The energy balance of leaves of the evergreen Shrub. *Atriplex hymenelytra* *Ecology*, 29, 301(c)10.
- NOBEL, P. S. 1977. Water relations and photosynthesis of a barrel Cactus, *Ferocactus acanthodes*, in the Colorado Desert *Oecologia*, 27, 117(c)33.
- NOBEL, P.S. 1980a. Interception of Photosynthetically active radiation by cacti of different morphology. *Oecologia*, 45, 160(c)66.
- PATIEN, D.T.; DINGER, B.E. 1969. Carbon dioxide exchange Patterns of Cacti from different environments. *Ecology*, 50(c)686(c)8.
- PHILLIPS, W.S. 1963 Depths of roots in soil *Ecology*, 44,424.
- SKRIVER, K.; MUNDY, J. 1990. Gene Expression in Response to abscisic acid and osmotic stress. *Plant Cell* 2: 503-512.
- SHIMIDA, A. 1985. Biogeography of the desert flora, in *Ecosystems of the world Vol 12A: Hot Deserts and Arid Shrublands*, (eds M. Evanari, I. Noy(c)Mier and D.W. Goodall), Elsevier, Amsterdam, pp.23(c)77.
- SMITH, S.D.; NOBEL, P. S. 1986. *Deserts in Photosynthesis in Contrasting Environments*, (eds. N.R. Baker and S.P. Long), Elsevier, Amsterdam, PP. 13(c)62.
- SCHAFFER, W.M.; GODGIL, M.O. 1975. Selection for optimal life histories in plants, in *Ecology and evolution of Communities*, (ed. M.L. Cody and J.M. Diamond), Harvard, Cambridge, pp. 142(c)57.
- TURNER F. B.; RANDALL, D. C. 1987. The phenology of desert shrubs in southern Nevada. *Nevada Journal of Arid Environments*, 17, 23-36.
- WEISSER, P.; WEISSER J.; SCHRIER K.; ROBRES, L. 1975. Discovery of a subterranean Species of *Neochilenia* (*Chilorebutia thelocephala*) in the Atacama Desert, Chile and notes about its habitat *Excelsa*, 5, 97(c)99(c)104.
- WENT, F.W. 1949. Ecology of desert plants. The effect of rain and temperature on germination and growth. *Ecology* 30, 1(c)13.
- WENT, F. W. 1969 A long term test of seed longevity. *Aliso*, 7, 1(c)12.
- WERGER, M.J.A. 1986. The Karoo and Southern Kalahari, in *Ecosystems of the World Vol. 128. Hot Deserts and Arid Shrublands*, (eds M. Evanari, I. Noy(c)Mier and D.W. Goodall), Elsevier, Amsterdam, pp. 283(c)359.
- WINKWORTH, R.E. 1971. Longevity of buffel grass seed sown in arid Australian range. *Journal of Range Management, of American Bulletin*, 83, 3509(c)13.
- ZHANG, J.; DAVIES, W. J. 1989. Abscisic acid produced in dehydrating roots may enable the plant to measure the water status of the soil. *Plant Cell Environment* 12, 73-81.