

RESPUESTA FOTOSINTETICA DE LA YUCA (*Manihot esculenta Crantz*)
EN DOS AMBIENTES

Sara Mejía de Tafur *

Mabrouk El-Sharkawy **

Stella H. de Cantillo ***

COMPENDIO

El trabajo de campo se llevó a cabo en dos localidades de la costa Atlántica Colombiana, Riohacha en la Guajira, considerada como zona semi-árida y Santo Tomás Atlántico, como zona sub-húmeda. La respuesta a la humedad relativa se evaluó en diez cultivares, entre las 8 y las 13 horas empleando un equipo de fotosíntesis portátil de sistema abierto; en ensayos diseñados en bloques al azar con cuatro repeticiones; las lecturas se realizaron en la primera hoja expandida, sana y bien formada de parte superior de dos plantas de cada parcela. Se encontraron diferencias significativas entre clones para cada localidad en las variables de fotosíntesis, conductancia y transpiración. La prueba de T mostró diferencias altamente significativas entre las localidades para todas las variables. En la condición sub-húmeda se presentó la que mayor tasa de fotosíntesis, lo cual indica que la yuca produce mejor en condiciones de alta humedad relativa en el aire y que responde a esta en forma independiente a la humedad del suelo. Las hojas de yuca se saturan a intensidades de más o menos de $1000 \mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$ valor relativamente alto, si se tiene en cuenta el déficit de agua en el suelo al que estaban sometidas las plantas en el momento de las evaluaciones. Esto muestra el alto potencial que tienen las hojas de yuca a la fijación de CO_2 aun en condiciones de estrés hídrico.

ABSTRACT

Field work was carried out two locations of the Atlantic Coast of Colombia, namely Riohacha, in the Guajira Department, and Santo Tomás, in the Atlantic Department; The former is a semi-arid zone and the latter a sub-humid zone. Ten Cassava cultivars were evaluated for their photosynthetic response to relative humidity by means of an open system photosynthesis recorder. Evaluations were done from 8:00 a.m. through 1:00 p.m. in plots of randomized block trials with four replications. In each plot, two plants were selected for readings, which were performed on a healthy and well formed leaf among the first expanded leaves in the upper part of the plant. For each location, data were significant between cassava clones for the photosynthesis, conductance and transpiration variables. The T-test was highly significant between locations, and for all variables tested. Plants in the sub-humid zone showed the highest photosynthetic rate; this indicates that cassava production is higher in areas where air relative humidity is high, independent of the plant response to soil water content. Leaves saturate at light intensities of around $1000 \mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$. Considering the soil deficit that affected plants at the time of the evaluation, this relatively high value indicates that CO_2 fixation rate in cassava leaves is high even under water stress conditions.

INTRODUCCION

La yuca (*Manihot esculenta Crantz*) es un arbusto perenne originario de América tropical; sus raíces son producto básico en la alimentación de gran parte de la población de los trópicos; las hojas tienen alto contenido de proteínas y se consumen en algunos países asiáticos y africanos como verdura. El cultivo se extiende en las regiones comprendidas entre las latitudes 30° norte y 30° sur; en zonas donde se presentan veranos prolongados y la temperatura promedio sobrepasa los 20°C .

La productividad de la yuca se determina por la tasa de producción de biomasa seca y por su eficiencia en acumular fotosintatos en las raíces tuberosas, por lo tanto, la capacidad fotosintética de la planta es de gran importancia en la productividad de la misma (Ramanujan 1990).

Estudios realizados por El-Sharkawy et al, 1990, mostraron correlaciones positivas y significativas entre la producción de raíces, biomasa fresca y la tasa de fotosíntesis.

* Estudiante de postgrado Suelos y Aguas. Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira.

** Investigador. Centro Internacional de Agricultura Tropical - CIAT, Cali

*** Profesora Asociada. Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira. A.A. 237

La yuca es un cultivo altamente productivo en climas húmedos y calientes (Ramanujan, 1990, El-Sharkawy et al, 1990), sin embargo puede producir bien en condiciones climáticas y edáficas adversas (Eduards and Kang, 1978; Connor et al, 1981), este cultivo se puede describir como conservador de agua en comparación con otros; sin embargo hay variedades que se adaptan mejor que otras a la sequía (El-Sharkawy and Cock, 1987).

Las condiciones ambientales influyen en el desarrollo de las hojas: bajas temperaturas ocasionan desarrollo foliar lento (Irikura et al, 1979) y reducen la tasa de fotosíntesis (El-Sharkawy et al, 1990; El-Sharkawy and Cock, 1990; El-Sharkawy et al, 1992; El-Sharkawy et al, 1993).

La yuca es muy sensible a la humedad relativa del aire. Ensayos realizados en CIAT demostraron que los estomas se cierran cuando el aire está seco y que la absorción de CO₂ y la pérdida de agua disminuye cuando el potencial hídrico disminuye aun cuando el suelo tenga buen contenido de agua; lo cual conduce a una disminución progresiva de la conductancia estomática desde las horas de la mañana hasta el medio día, con la consecuente disminución de la tasa de fotosíntesis (El-Sharkawy and Cock, 1984; El-Sharkawy et al, 1984; Cock et al, 1985; El-Sharkawy, 1990). Plantas con este tipo de respuesta pueden crecer menos en lugares con baja humedad relativa en el aire (CIAT, 1987-1991).

Los estomas de la yuca son muy sensibles a los cambios de humedad relativa del aire (El-Sharkawy y Cock, 1984; Cock et al, 1985) aun en hojas turgentes.

El punto de saturación de luz en la yuca cuando crece en ambientes húmedos es mayor de 1800 μ mol m⁻²s⁻¹. (CIAT, 1992).

La temperatura de la hoja también es un factor importante en la respuesta fotosintética de las plantas; estudios realizados por El-Sharkawy et al en 1984, demostraron que el rango óptimo de temperatura en las hojas de yuca es de 25-35°C.

Este trabajo se realizó con el objetivo de evaluar la respuesta fotosintética de algunos clones de yuca a la humedad relativa y sequía prolongada en condiciones de campo.

PROCEDIMIENTO EXPERIMENTAL

El trabajo se realizó en de marzo de 1993 en dos localidades de la Costa Atlántica Colombiana:

Aremasain, en Riohacha Guajira, (70 m sobre el nivel del mar, un régimen pluvial unimodal, humedad relativa promedio menor del 70% y temperatura promedio de 28-30°C. Se considera una zona semi-desértica) y Santo Tomás cerca a Barranquilla en el departamento del Atlántico (75 m sobre el nivel del mar, régimen pluviométrico unimodal, humedad relativa promedio es mayor del 70% y su temperatura es de 28-30°C. Es una zona como sub-húmeda).

En las dos localidades se sembraron ensayos con un diseño en bloques al azar con cuatro repeticiones.

Para la localidad semi-árida se escogieron diez cultivares de yuca de la colección CIAT: MCol 2215, MCol 1505, CG 1141-1, CM 4013-1, MCol 1684, SG 536-1, CM 4063-6, MCol 3306-4, MCol 1468, MCol 22, MBra 12, MVen 77 y MCol 1734.

Los cultivares MCol 1505 y MCol 2215 son variedades locales, La CG 1141-1 es una variedad liberada para la Costa Atlántica con el nombre de Costeña, la CM 4013-1 es un cultivar seleccionado por el CIAT para esa región, los cultivares MCol 1684, MCol 22, MBra 12 y MVen 77 son materiales que no pertenecen a ese ambiente, los demás cultivares (MCol 1734, SG 536-1 CM 4063-6, y CM 3306-4) son materiales en estudio.

En la localidad sub-húmeda, se evaluaron 10 cultivares entre los que se encuentran los dos locales MCol 2215 y MCol 1505, CG 1141-1, CM 4013-1, MBra 12, SG 536-1 y los cultivares CM 3306-4, MBra 191, CM 3555-6 y CM 4063-6 son materiales en prueba.

Los ensayos se establecieron en suelos arenosos, con baja capacidad de retención de humedad y se sembraron al inicio de la época lluviosa, lo cual permitió que las plantas recibieran suficiente agua para su establecimiento y buen desarrollo durante los dos primeros meses, pero luego sufrieron un prolongado verano.

El estudio se llevó a cabo cinco meses después de la siembra en época de sequía en ambas regiones, cuando las plantas habían sufrido un estrés hídrico de 2.5 meses, y tuvo una duración de tres semanas.

Para hacer las lecturas de fotosíntesis se escogieron dos plantas por parcela de las cuales se seleccionó la primera hoja expandida y bien formada. Las lecturas se hicieron desde las 8:00 A.M hasta la 1:00 P.M.

Para hacer las lecturas de intercambio gaseoso se empleó el analizador de gases portátil de sistema abierto ADC (Analytical Development Co., Hoddesdon UK).

Con los datos calculados para cada lectura se hizo un análisis de varianza para cada localidad y las localidades se compararon entre sí con una prueba de T.

También se evaluó la respuesta de las hojas a la intensidad de luz; para esto se emplearon mallas verdes las cuales se colocaron una a una sobre la cámara de la hoja con el fin de interceptar la luz que llegaría a la hoja y así disminuir su intensidad.

Estas evaluaciones se hicieron en las dos localidades y se escogieron los cultivares MCol 1505, SG536-1 (variedades locales), CM4013-1 (línea seleccionada por el CIAT para la Costa Atlántica) y los cultivares CM 3555-6 de gran potencial en la zona de Sto. Tomás (sub-húmeda) la CM 1468 perteneciente a otro ambiente.

RESULTADOS Y DISCUSION

En la localidad semi-árida, los datos se tomaron cuando la temperatura varió entre 24 (mañana) y 35°C (medio día), en esta condición la tem-

peratura de las hojas varió entre 26° y 36° con un promedio de 30.46°C, valores que se ajustan al rango óptimo para yuca (El-Shakawy et al, 1984). La humedad relativa del aire presentó valores de 64 (mañana) y 40% (medio día) con un promedio de 49%.

El análisis de varianza presentó cuatro grupos de clones con igual tasa de fotosíntesis, el primer grupo está formado por los cultivares con mayor eficiencia fotosintética CM 4013-1 o Costeña ($20.34 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y MCol 2215 ($20.25 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), variedad local. El segundo grupo está formado por seis cultivares, entre ellos la MCol 1505 (local) y la CG 1141-1 material promisorio en la zona de Sto. Tomás.

El tercer grupo lo conforman cuatro cultivares dos de los cuales no pertenecen a esa zona y los otros dos son materiales en prueba. Este grupo, es el de menor eficiencia fotosintética y lo conforman cuatro cultivares tres de los cuales no pertenecen a la zona (Cuadro 1).

En esta localidad, la tasa de fotosíntesis promedio entre clones fue de $12.22 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ con una mínima diferencia significativa (LSD) entre variedades de 3.76 al 5%.

Las lecturas de conductancia estomática (Cuadro 1) alcanzaron valores entre 0.591 y 0.372 mol de $\text{H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ con un promedio entre clones de $0.464 \text{ mol de H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ con una mínima diferencia significativa (LSD) de 0.096 al 5%, sin que los valores más altos correspondan a los mayores valores de fotosíntesis, lo que sugiere que la diferencia de fotosíntesis no se debe al efecto de cierre de estomas.

La tasa de transpiración (Cuadro 1) alcanzó valores entre 10.62 y 9.53 mol de $\text{H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ con un promedio entre clones de 10.21 y una mínima diferencia significativa de 0.39 al 5%.

En la localidad sub-húmeda se tomaron los datos cuando la temperatura del aire varió entre 29 (8:00 AM) y 37°C (medio día) y la humedad relativa entre 85 (mañana) y 56% (medio día). La temperatura de la hoja varió entre 26.4 y 34.8°C, valores que están dentro del rango ópti-

CUADRO 1. Tasa de fotosíntesis y conductancia estomatoma en varios clones de yuca en Riohacha Guajira

Clon	Fotosíntesis $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$	Clon	Conduc.estom $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	Clon	Transp. $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$
CM 4013-1	20.34	MBRA 12	0.59	MBRA 12	10.62
MCOL 2215	20.24	MCOL 22	0.495	MCOL 1505	10.26
MCOL 1505	15.37	MCOL 1505	0.488	MCOL 2215	10.25
MCOL 1734	15.32	MCOL 1468	0.469	MCOL 22	10.25
CG 1141-1	12.87	MCOL 1684	0.466	MCOL 1684	10.24
MCOL 1684	12.51	MCOL 2215	0.465	CM 4013-1	10.21
SG 536-1	12.17	CM 4013-1	0.464	MCOL 1468	10.14
CM 4063-6	11.76	CM 4063-6	0.452	SG 536-1	10.11
MCOL 1468	9.07	SG 536-1	0.441	CM 4063-6	10.09
MCOL 22	7.81	CG 1141-1	0.436	MCOL 1734	10.00
MBRA 12	7.39	MCOL 1734	0.433	CG 1141-1	9.99
CM 3306-4	7.33	CM 3306-4	0.418	CM 3306-4	9.89
MVEN 77	6.70	MVEN 77	0.372	MVEN 77	9.53
LSD	3.76		0.096		0.3938

mo (El-Sharkawy et al 1984).

El análisis de varianza presentó cuatro grupos de cultivares: al de mayor tasa fotosintética pertenecieron los cultivares CG 1141-1 o Costeña ($30.56 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) SG 536-1, MCol 1505, y CM 3306-4. El segundo grupo está formado por SG 531-1, MCol 1505, y CM 3306-4 y la MBra 191; el tercer grupo lo formaron MCol 1505, CM 3306-4, MBra 191, CM 4013-1, MBra 12 y CM 3555-6. El grupo, de más baja tasa de fotosíntesis estuvo conformado por los cultivares CM 3306-4, MBra 191, CM 4013-1, MBra 12, CM 3555-6, CM 4063-6 y MCol 2215 ($25.15 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

El promedio entre clones fue de $26.97 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ con una mínima diferencia significativa de 3.53 al 5% (Cuadro 2).

Los datos de conductancia estomática oscilaron entre $0.442 \text{ molH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $0.360 \text{ molH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ con un promedio de 0.388 y una mínima diferencia significativa de 0.064 al 5% (Cuadro 2). Los cuales sugieren que no hay efecto de cierre de estomas en las tasas de fotosíntesis y que estas se deben probablemente a efectos bioquímicos dentro del mesofilo.

Se encontraron diferencias altamente significativas entre localidades (con una probabilidad menor del 0.0001) para las variables de fotosíntesis, conductancia estomática y transpiración.

Los valores más altos de fotosíntesis se encontraron en la localidad sub-húmeda (Cuadros 3 y 4).

La conductancia estomática, mostró valores más altos en la localidad semi-árida, lo que indica que en esta condición las plantas transpiran más debido probablemente a que la diferencia entre potenciales hídricos entre las hojas y el ambiente es mayor en esta localidad.

Lo anterior permite afirmar que las diferencias en las tasas de fotosíntesis encontradas entre variedades y entre localidades no se deben a efectos estomáticos sino a efectos bioquímicos que determinan una mayor o menor eficiencia en

la absorción del CO_2 .

Con los resultados obtenidos, se puede decir que la yuca responde a los cambios de humedad relativa del aire, independientemente de la humedad del suelo, lo cual concuerda con los resultados reportados por el CIAT 1984. Esto se puede confirmar al hacer lecturas de fotosíntesis a diferentes horas del día; en la Figura 1 se observa la variación de la tasa de fotosíntesis y de la conductancia estomática cuando la humedad relativa del aire cambia a medida que transcurre el día.

Al determinar la respuesta fotosintética de la yuca en cada localidad a la intensidad de luz (Figura 2) se puede observar que en las dos localidades, la yuca se satura intensidades de luz de más o menos $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, valor relativamente alto si se tiene en cuenta las condiciones de estrés de agua en el suelo a las que estaban sometidas las plantas durante la medición; esto indica que las hojas de yuca tienen alto potencial fotosintético aun durante períodos prolongados de sequía.

BIBLIOGRAFIA

- CIAT, 1992 Cassava Program 1987-1991. Working Document No 116 43-64.
- COCK, J.H.; PORTO, M. and EL-SHARKAWY, M.A. Water use efficiency of cassava III. Influence of air humidity and water stress on gas exchange of field grown cassava. *Crop Science*. 25:256-272. 1985.
- CONNOR, D.J.; COCK, J.H. and PARRA, G. Response of cassava to water shortage : I growth and yield. *Field Crops Res*. 4: 181-200. 1981.
- EDWARDS, D.J. and KANG, B.T. Tolerance of cassava (*Manihot esculenta Crantz*) to high soil acidity. *Field Crops Res* 1: 337-346. 1978.
- EL-SHARKAWY, M.A. and COCK, J.H. Water use efficiency of cassava. I effects of air humidity and water stress on stomatal conductance and gas exchange. *Crop Sci*. 24: 497-502. 1984.
- EL-SHARKAWY, M.A.; COCK, J.H. and HELD, A.A. Photosynthetic responses of cassava cultivars (*Manihot esculenta Crantz*) from different habitats to temperature. *Photosynthesis Research* 5: 243-250. 1984.

CUADRO 2. Tasa de Fotosíntesis y Conductancia estomática en varios clones de yuca en Santo Tomás, Atlántico .

Clon	Fotosíntesis $\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$	Clon	Conduc. estom $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	Clon	Transp. $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$
CG 1141-1	30.56	MCOL 2215	0.442	MCOL 2215	10.98
SG 536-1	29.22	MCOL1505	0.425	SG 536-1	10.92
MCOL 1505	28.80	SG 536-1	0.396	MCOL 1505	10.69
CM 3306-4	27.50	MBRA 191	0.384	MBRA 191	10.67
MBRA 191	26.53	MCOL 3306-4	0.381	CG 1141-1	10.66
CM 4013-1	25.92	CM 4013-1	0.378	CM 4013-1	10.60
MBRA 12	25.42	CG 1141-1	0.377	CM 355-6	10.60
CM 3555-6	25.41	CM 4063-6	0.369	CM 4063-6	10.57
CM 4063-6	25.22	CM 3555-6	0.367	MBRA 12	10.41
MCOL 2215	25.15	MBRA 12	0.360	MCOL 3306-4	10.37
LSD	3.53		0.064		0.47

CUADRO 3. Promedio de los datos totales obtenidos en Aremasain Riohacha Guajira.

	Mínimo	Máximo	Promedio	Desviación estandar
Fotosíntesis μmolCO_2 $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$	0.47	24.99	12.45	6.09
Conductancia estomatal $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	0.20	0.87	0.46	0.16
Transpiración $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$	8.2	11.4	10.11	0.82

CUADRO 4. Promedio de la totalidad de los datos obtenidos en Santo Tomás Atlántico.

	Mínimo	Máximo	Promedio	sd
Fotosíntesis $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$	12.33	45.93	27.07	6.85
Conductancia $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$	0.236	1.436	0.39	0.15
Transpiración $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$		9.00	17.4	10.6607

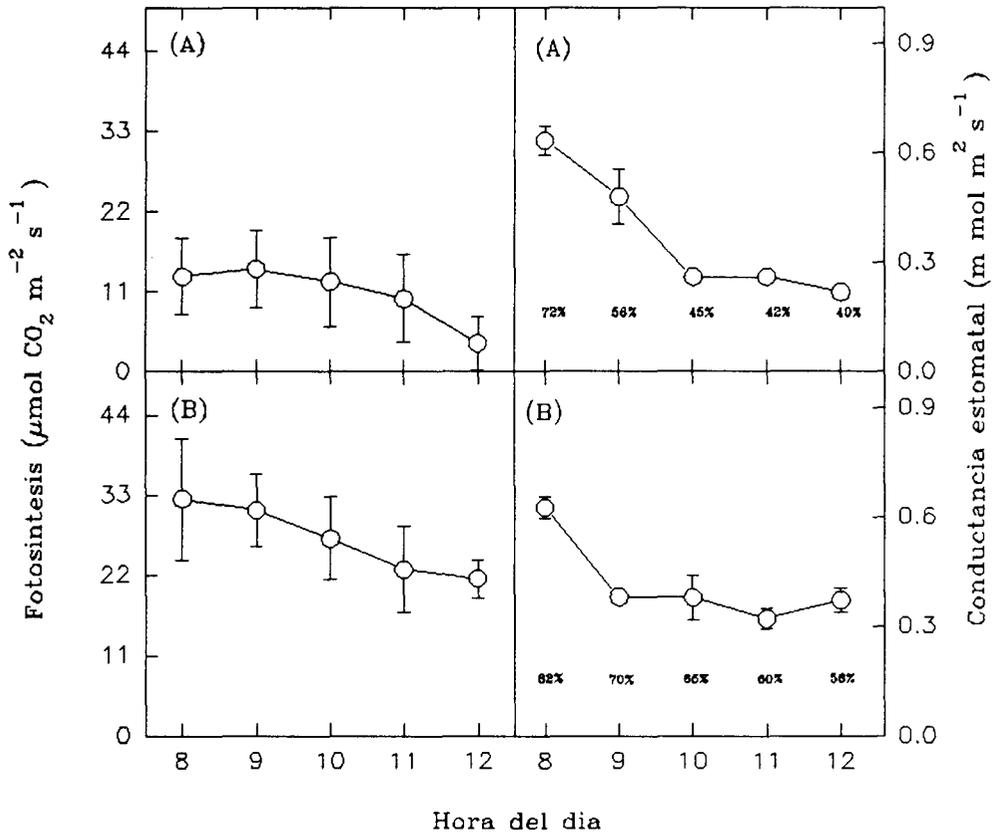


FIGURA 1. Tasa de fotosíntesis y conductancia estomática según la hora del día. Las gráficas con la letra A corresponden a la localidad de Riohacha y las de la letra B a Santo Tomás. Los números en los puntos de las gráficas de conductancia corresponden a la humedad relativa a esa hora del día.

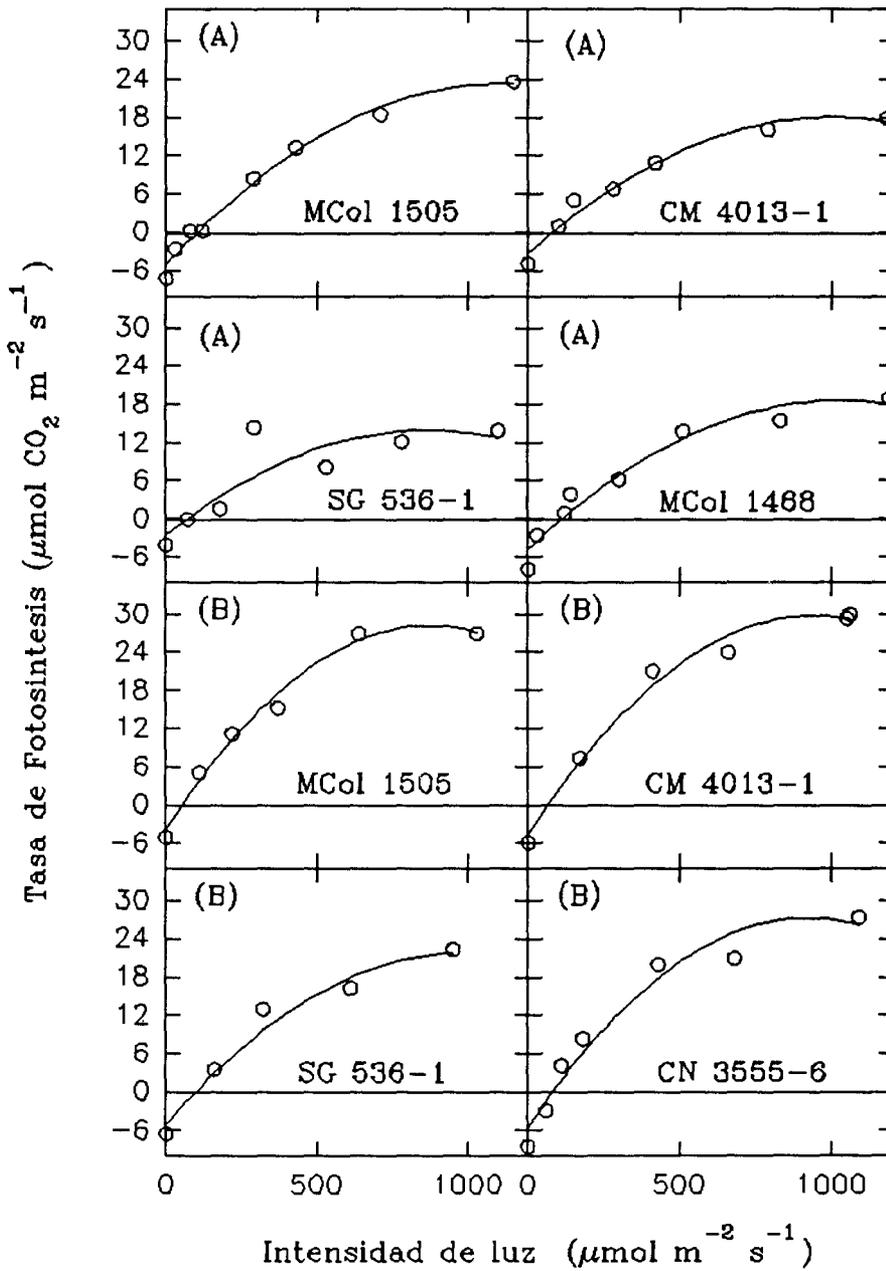


FIGURA 2.

Respuesta fotosintética de la yuca bajo estrés hídrico a la intensidad de luz. (A, localidad semi-árida y B, localidad sub-húmeda)

- EL-SHARKAWY, M.A.; COCK, J.H. and HERNÁNDEZ, A. Stomatal response to air humidity and its relation to stomatal density in a wide range of warm climate species. *Photosynthesis Research* 7: 137-149. 1985.
- EL-SHARKAWY, M.A. and COCK, J.H. Response of cassava to water stress. *Plant and Soil*. 100: 345-360. 1987.
- EL-SHARKAWY, M.A. Effect of humidity and wind on leaf conductance of field grown cassava. *Rev. Bras. Fisiol. Vegetal* 2(2): 17-22. 1990.
- EL-SHARKAWY, M.A. and COCK, J.H. Photosynthesis of cassava (*Manihot esculenta*). *Exp. Agric.* 26: 325-340. 1990.
- EL-SHARKAWY, M.A.; COCK, J.H.; LYNAM, J.K.; HERNANDEZ, A. and CADAVID, L.F. Relationships between biomass root-yield and single leaf photosynthesis in field-grown cassava. *Field Crops Research*. 25: 183-201. 1990.
- EL-SHARKAWY, M.A.; TAFUR, S.M. DE and CADAVID, L.F. Potential photosynthesis of cassava as affected by growth conditions. *Crop Sci.* 32: 1336-1342. 1992.
- EL-SHARKAWY, M.A.; TAFUR, S.M. DE and CADAVID, L.F. Photosynthesis of cassava and its relation to crop productivity. *Photosynthetica*. 28(3): 431-438. 1993.
- IRIKURA, Y.; COCK, J.H. and KAWANO, K. The physiological basis of genotype temperature interaction in cassava. *Field Crops Res.* 2: 227-239. 1979.
- RAMANUJAM, T. Effect of moisture stress on photosynthesis and productivity of cassava. *Photosynthetica* 24: 217-224. 1990.