



# Respuestas fotosintéticas de especies pascícolas crecidas en monocultivo y en cultivo mixto a la interacción de la concentración de CO<sub>2</sub> y la sequía

Angela P. Salamanca R.

Recibido el 14 de julio de 2010. Aprobado el 2 de noviembre de 2010

## Resumen

El presente artículo recoge los resultados de una investigación relacionada con los efectos del cambio climático en especies pascícolas: leguminosas (*Trifolium repens* L. y *Trifolium pratense* L.) y gramíneas (*Agrostis capillaris* L. y *Festuca rubra* L.), bajo condiciones de estrés hídrico y a la concentración actual de CO<sub>2</sub> (370ppm) o a la que se prevé para el futuro (740ppm). Así mismo, los estudios se desarrollaron tanto en competencia mono específica como en competencia mixta. Para llevar a cabo el objetivo propuesto, se realizaron las siguientes determinaciones: se analizaron los parámetros fotosintéticos de asimilación (A), conductancia estomática (gs), concentración interna de CO<sub>2</sub> (Ci), transpiración instantánea (E) y eficiencia instantánea en el uso del agua (ITE) bajo las diferentes condiciones de crecimiento. Los resultados muestran que en condiciones de sequía y a CO<sub>2</sub> ambiental las especies pascícolas reducen la respuesta a los parámetros de intercambio gaseoso. De otro lado, se observa un descenso en la tasa de asimilación y del estado hídrico de la planta, lo que genera una reducción del crecimiento; además, las plantas reducen la tasa de transpiración por cierre estomático lo que conlleva un incremento de la ITE. Bajo condiciones de elevado CO<sub>2</sub>, la reducción del crecimiento provocado por la sequía es inferior, como resultado de tasas fotosintéticas más elevadas, ITE superior, menor transpiración y en consecuencia mayores producciones de PS por planta. Las especies más tolerantes a la sequía cuando están en competencia intra específica fueron las gramíneas (*A. capillaris* y *F. rubra*) y cuando la competencia es interespecífica la especie tolerante fue el *T. pratense*. Todo ello pone de manifiesto que bajo las condiciones de estudio, el elevado CO<sub>2</sub> tiene efectos beneficiosos sobre la fisiología de las especies pascícolas e incrementa la tolerancia a la sequía, pero que dicha respuesta depende, además, de las condiciones de competencia en que se desarrollen.

## Palabras clave

Respuestas fotosintéticas, Especies pascícolas, Monocultivo, Cultivo mixto, Concentración de CO<sub>2</sub>, Sequía.

### Abstract

The present article gathers the result of an investigation related to climate change impacts on grazing plant species: (*Trifolium repens* L. y *Trifolium pratense* L.) and grasses (*Agrostis capillaris* L. y *Festuca rubra* L.), under water stress conditions and the concentration of CO<sub>2</sub> (370ppm) or projected for the future (740ppm). Also, studies were conducted both in competition monospecific and in competition mixed. To accomplish this objective, the following determinations were made: we analysed the photosynthetic parameters of assimilation (A), stomatal conductance (gs), internal CO<sub>2</sub> concentration (Ci), instantaneous transpiration (E) and instantaneous efficiency in the use of water (ITE) under different growth conditions. The results show that under conditions of drought and environmental CO<sub>2</sub> grazing plant species reduce gas exchange parameters. On the other hand, we observed a decrease in the rate of assimilation and plant water status, leading to reduced growth. Also, plants reduce the rate of transpiration by stomatal closure leading to an increase in ITE. Under conditions of elevated CO<sub>2</sub> reduced growth caused by drought is lower as a result of higher photosynthetic rates, ITE upper, lower transpiration and consequently higher yields per plant dry weight. The most droughts tolerant when in intraspecific competition were the grasses (*A. capillaris* and *F. rubra*) and when competition was interspecific tolerant species is the *T. pratense*. This shows that under our study conditions the high CO<sub>2</sub> has beneficial effects on the physiology of grazing plant species and increases tolerance to drought, but that this response also depends on the conditions of competition in the development.

### Keywords

Photosynthetic responses, Pasture species, Monoculture, Mixed cropping, CO<sub>2</sub> concentration and Drought.

## I. Introducción

La investigación, cuyo resumen se presenta en el siguiente artículo, tuvo como objetivo estudiar la respuesta de las especies pratenses (leguminosas y gramíneas) ante el cambio climático global, analizando el efecto del aumento del CO<sub>2</sub> sobre el metabolismo y fisiología de las plantas, y su interacción con otros factores como la competencia interespecifica y la sequía.

El elevado CO<sub>2</sub> conlleva aspectos fisiológicos positivos, como mayores tasas fotosintéticas y mayor eficiencia en el uso del agua, lo que se traduce en un crecimiento y aumento de biomasa. Por ende, resulta importante conocer la respuesta fisiológica de las plantas pratenses leguminosas y gramíneas a las condiciones climáticas futuras en donde las plantas encontrarán suelos escasos de agua en atmósferas enriquecidas en CO<sub>2</sub>.

Diferentes trabajos realizados acerca del calentamiento global predicen cambios importantes en diversos aspectos que podrían afectar a procesos fisiológicos de las plantas. Uno de estos cambios hace referencia al incremento en la concentración atmosférica de CO<sub>2</sub>. Actualmente, la concentración de CO<sub>2</sub> en la atmósfera es de 350-380 ppm (350-380 μmol·mol<sup>-1</sup>), pero se prevé que la concentración pueda alcanzar las 750 ppm (750 μmol·mol<sup>-1</sup>) a finales del siglo XXI (Prentice *et al.*, 2001).

El elevado CO<sub>2</sub> en la atmósfera incide en el crecimiento y fisiología de las plantas afectándole tanto estructural como funcionalmente. Además, el cambio climático genera un incremento en la tempera-

tura atmosférica media global y altera la distribución regional de las precipitaciones y su grado de intensidad, pudiendo ser excesiva en determinadas áreas o reduciéndose considerablemente en otras. Esta escasez de precipitaciones puede provocar sequías que se extenderán en el tiempo antes y después del periodo estival, lo que limitará el crecimiento de las plantas. Por consiguiente, conllevará cambios en las condiciones hídricas del suelo, afectando a los diferentes cultivos.

El estrés hídrico del suelo es el principal factor limitante para el crecimiento de la planta tanto en las comunidades naturales como en los cultivos, y tanto bajo condiciones ambientales como bajo elevado CO<sub>2</sub>. (Bazzaz, 1990; Körner, 2000; Ramseir *et al.*, 2005).

### Metabolismo fotosintético

La fotosíntesis es la fuente de materia orgánica y energía para la planta, siendo un proceso necesario para el crecimiento y producción de biomasa. Los diferentes estreses ambientales afectan a la captura y utilización de la energía lumínica, a la actividad de enzimas que unen la energía fotoquímica con la fijación de CO<sub>2</sub> y/o a la concentración y disponibilidad del CO<sub>2</sub> en el lugar de fijación. Se están llevando a cabo muchos estudios con el objetivo de entender los mecanismos por los cuales la fotosíntesis responde a los diferentes factores ambientales. Sin embargo, existen aún debates sobre la importancia relativa de los factores metabólicos (Tezara *et al.*, 1999) y no metabólicos (Cornic, 2000) en el control de la fotosíntesis, incluso bajo condiciones de estrés moderado (Delfine *et al.*, 1998; Flexas & Medrano, 2002; Centritto *et al.*, 2003; Meloni *et al.*, 2003; Ashraf, 2004).

## Efecto del Elevado CO<sub>2</sub> en el intercambio gaseoso

La concentración atmosférica de CO<sub>2</sub> actualmente limita la capacidad de las especies C<sub>3</sub> para fijar el carbono, de forma que el aumento del CO<sub>2</sub> tiende a incrementar la tasa de asimilación. Esto está generalmente asociado a un aumento del crecimiento vegetal.

El elevado CO<sub>2</sub> influye directamente en las plantas mediante el aumento de la tasa fotosintética y la disminución de la tasa de transpiración en la hoja a través de cambios en la conductancia estomática. A su vez, un descenso en la conductancia estomática reducirá la tasa de pérdida de vapor de agua a través de la transpiración. La mayor tasa de fotosíntesis y la menor tasa de transpiración producirán un incremento en la eficiencia en el uso del agua (WUE) (Bowes, 1993). El elevado CO<sub>2</sub> también influye en la respiración, la morfología y la anatomía de la hoja, la tasa de senescencia, patrones de ramificación, elongación del tallo y el momento de la floración (Murray, 1995; Reekie, 1996; Ward & Strain, 1999). Sin embargo, los efectos de las emisiones de CO<sub>2</sub> son muy variables, dependiendo de las condiciones ambientales (por ejemplo, nutrientes, luz, humedad y temperatura), etapa de desarrollo y de las especies analizadas (Bazzaz, 1990; Ward & Strain, 1999; Jablonski *et al.*, 2002; Poorter & Navas, 2003).

## Efecto de la sequía

Bajo condiciones de disponibilidad hídrica reducida, como la generada bajo condiciones de sequía, la planta utiliza diferentes mecanismos para continuar la toma y reducir la pérdida de agua. (Sánchez-Díaz & Aguirreolea, 2000). A largo plazo, el déficit hídrico ocasiona un descenso en el desarrollo, un descenso en la tasa de división y de la expansión celular debido a la pérdida de turgencia y el aumento de la síntesis de ácido abscísico (Lawlor & Cornic, 2002). También, disminuye la conductancia estomática (gs), reduciendo así la transpiración y limitando la tasa de asimilación fotosintética. Con las actuales concentraciones atmosféricas de CO<sub>2</sub> y en situación de déficit hídrico moderado la concentración interna (ci) disminuye reduciendo la tasa fotosintética. Con un déficit hídrico más severo la fotosíntesis disminuye no sólo como consecuencia de limitación estomática sino debido, también, a factores no estomáticos (Tezara *et al.*, 1999). Sin embargo, todavía no se tiene conocimiento de la incidencia del déficit hídrico en el mecanismo responsable del descenso de la fotosíntesis (Lawlor & Cornic, 2002; Lawlor, 2002).

Así pues, el descenso en la fotosíntesis puede ocurrir por limitación del flujo de CO<sub>2</sub> o por limitación me-

tabólica. Se sabe que en hojas con déficit hídrico la restricción de la pérdida de agua y de la absorción de CO<sub>2</sub> está controlada por los estomas. La elevada concentración atmosférica de CO<sub>2</sub> alivia el déficit de agua y aumenta o mantiene la tasa de asimilación fotosintética. El mantenimiento de las tasas de asimilación a elevado CO<sub>2</sub> ayudará a mantener el uso de la energía luminosa capturada para la síntesis de NADPH y la síntesis de ATP, proporcionando una mayor capacidad de asimilación de la energía y por tanto disminuyendo o evitando la acumulación de la energía de excitación en los pigmentos fotosintéticos, lo que ocasiona un daño foto-oxidativo (Scarascia-Mugnozza *et al.*, 1996), como el que se observa a la concentración de CO<sub>2</sub> ambiental y en situaciones de déficit hídrico (Robredo *et al.*, 2007 y Pérez-López *et al.*, 2009a).

## Competencia entre especies

La interacción entre especies herbáceas se atribuye a la competencia interespecífica por los recursos tanto del suelo como de la atmósfera (Wilson, 1998 y Cahill, 2002). Así, las plantas compiten por la luz, el agua y los nutrientes minerales (Tilman, 1990). La importancia de la competencia depende de las especies involucradas, el suministro de recursos del suelo y la duración de la interacción (Dillenburg *et al.*, 1993).

Dunnett & Grime (1999) proponen que el efecto de la competencia es más fuerte en los sistemas pas-cícolas. Cuando los pastos crecen en monocultivo responden positivamente a un aumento del calentamiento. Sin embargo, cuando crecen junto a otras especies los beneficios del calentamiento sólo se observan en un subconjunto de las especies. Esto indica que la competencia interespecífica ha regulado la respuesta de las plantas a las fluctuaciones climáticas. Por esta razón, las respuestas de plantas creciendo a elevada concentración atmosférica de CO<sub>2</sub> en competencia son, a menudo, muy diferentes de las cultivadas en monocultivo (Thomas & Bazzaz, 1993; Wayne & Bazzaz, 1995; Poorter & Navas, 2003).

Además, las concentraciones elevadas de CO<sub>2</sub> también pueden tener impactos directos en la capacidad competitiva entre especies. Cuando hay un abastecimiento adecuado de otros recursos, el aumento de las concentraciones de CO<sub>2</sub> pueden mejorar la fotosíntesis en plantas C<sub>3</sub> y aumentar la eficiencia en el uso del agua, estimulando así el crecimiento de las plantas (Bazzaz, 1990).

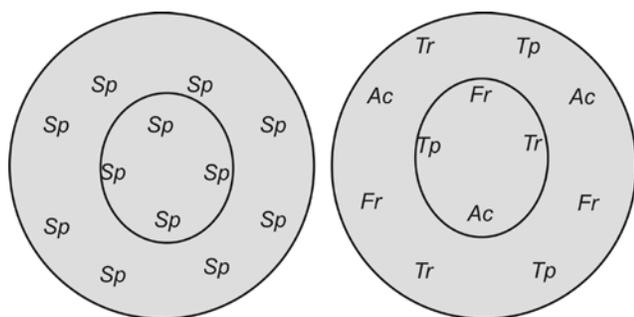
## II. Materiales y métodos

### Diseño experimental

El estudio se realizó en el Laboratorio de Fisiología Vegetal del Departamento de Biología Vegetal y Eco-

logía, de la Universidad del País Vasco (EHU). Para el presente estudio se emplearon cuatro especies de plantas pratenses, dos especies de gramíneas (*Festuca rubra* L. y *Agrostis capillaris* L.) y dos especies de leguminosas (*Trifolium pratense* L. y *Trifolium repens* L.).

Las semillas se sembraron en macetas de 3,8 L: 17,1 cm de diámetro y 16,4 cm de altura. Como sustrato se utilizó una mezcla de turba y vermiculita (1:1 en volumen). El sustrato se lavó con agua desionizada para la eliminación de impurezas y homogeneización del material. Las semillas se sembraron a 3 cm de profundidad. Cada maceta contenía 12 plantas, bien de una única especie (monocultivo) o bien una mezcla de las cuatro especies (3 de cada una, cultivo mixto) (Gráfica 1). Se sembraron 35 macetas de las cuales 5 (4 x especie + 1 mixta) se utilizaron para la determinación de los parámetros antes del inicio del tratamiento de sequía.



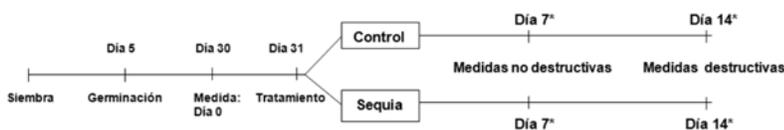
**A: Monocultivo**

**B: Cultivo Mixto**

**Gráfica 1.** Distribución de las especies en monocultivo (A) y en cultivo mixto (B) (Ac.: *Agrostis capillaris*; Fr.: *Festuca rubra*; Tr.: *Trifolium repens*; Tp.: *Trifolium pratense*). Fuente. Autor, 2009

De las treinta macetas restantes, 15 (2 x monocultivo + 7 cultivo mixto) fueron sometidas a tratamiento de sequía mientras que las otras 15 eran controles (bien regadas). Adicionalmente, se utilizaron dos macetas sin plantas para determinar la evaporación.

Las plantas crecieron en una cámara Conviron E15 (Conviron, Manitota, Canadá) con humedad (70-80%), temperatura (20-24°C) y fotoperiodo (14 y 10 horas) día/noche, respectivamente. La intensidad lumínica fue de  $400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  aportada por lámparas fluorescentes (Sylvania. F48T125HO/VHO) y bombillas incandescentes.



**Gráfica 2.** Tratamientos aplicados. Fuente. Autor, 2009

### Tratamiento de sequía

Desde la siembra hasta el inicio de la sequía, las plantas se regaban con solución Hoagland (Arnon & Hoagland, 1940) los días 1, 3 y 5 de cada semana. La aplicación del tratamiento de sequía se inició a los 31 días de la siembra. Las plantas control se regaban al 100% de las pérdidas por evapotranspiración. En el tratamiento de sequía las plantas se regaron aplicando el 20% de las pérdidas por evapotranspiración. Este tratamiento se prolongó durante 14 días, analizándose los parámetros estudiados antes del tratamiento (día 0), a los siete días y a los catorce días del tratamiento.

### Tratamiento de CO<sub>2</sub>

Para aplicar las dos concentraciones de CO<sub>2</sub>, ambiental (370 ppm) y elevada (740 ppm) se utilizó un mezclador de gases (Gas Monitor ADC 2000 Series, ELE Internacional) acoplado a la cámara de crecimiento Conviron. Dichas concentraciones en el interior de la cámara permanecieron constantes desde la siembra hasta la cosecha.

### Recolección del material vegetal

Los días 0, 7 y 14 del tratamiento de sequía, se realizaron las medidas fisiológicas in vivo.

### Parámetros Analizados

#### Medidas instantáneas de intercambio gaseoso

Las medidas de los parámetros de intercambio gaseoso se realizaron mediante el equipo Licor-6400 (Li-COR Inc., NE, USA). Los parámetros de asimilación ( $A = \mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), conductancia estomática ( $gs = \text{molH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), transpiración instantánea ( $E = \text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) y concentración interna de CO<sub>2</sub> ( $C_i = \text{ppmCO}_2$ ) fueron calculados con base en las diferencias medidas entre el CO<sub>2</sub> y el H<sub>2</sub>O por el software Li-COR de acuerdo a Von Caemmerer y Farquhar (1981). Estos parámetros fueron calculados en las mismas condiciones en las que las plantas habían crecido en la cámara de crecimiento. Concretamente, a  $400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  de PAR, 60% de humedad en cubeta y a concentración de CO<sub>2</sub> de crecimiento, esto es a 370 ó 740 ppm.

## III. Resultados

### Intercambio gaseoso

#### 1. *Trifolium repens*

En la gráfica 3 se representa el efecto de las condiciones de crecimiento (sequía, competencia y concentración de CO<sub>2</sub>) en los parámetros de intercambio gaseoso en la especie *Trifo-*

*lium repens*. La tasa de asimilación fotosintética (A) de las plantas control crecidas a 370 ppm presentó una caída progresiva con la edad (Gráfica 3A). Tras catorce días de estudio, las tasas de asimilación descendieron en un 25% tanto en monocultivo como en cultivo mixto. Cuando se aplicó la sequía en monocultivo la fotosíntesis descendió progresivamente con el tratamiento presentando un descenso del 72% el día catorce respecto a su control. Cuando las plantas crecieron en cultivo mixto el efecto de la sequía fue superior que en condiciones de monocultivo mostrando un descenso del 83%.

A elevado CO<sub>2</sub> (Gráfica 3B), la tasa de asimilación de los controles descendió progresivamente con la edad pero mostrando valores superiores respecto a la concentración ambiental a lo largo de todo el estudio. Tras catorce días, las tasas de asimilación descendieron en un 9% para el monocultivo y un 23% para el cultivo mixto. Cuando se aplicó la sequía se observó un descenso en la A a partir de los siete días del experimento. Al final del tratamiento la tasa de asimilación de las plantas crecidas en monocultivo descendió un 35% y un 47% la del cultivo mixto, respecto a su control.

La gráfica 3C representa la conductancia estomática (gs) para la especie *Trifolium repens* a 370 ppm. Se observó que dichas plantas presentaron una caída progresiva de la conductancia estomática con la edad. A lo largo del estudio, la gs descendió en un 24% monocultivo y un 48% en cultivo mixto. Cuando se aplicó la sequía, la conductancia estomática disminuyó progresivamente en un 92% tanto en monocultivo como en cultivo mixto.

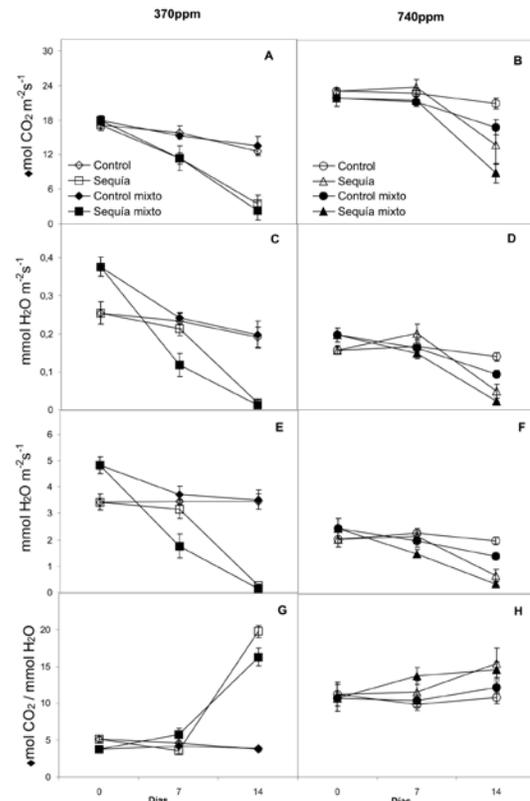
Al realizar el mismo estudio a elevado CO<sub>2</sub> (Gráfica 3D), se observó un descenso progresivo en la conductancia estomática con la edad. La gs disminuyó en un 13% para el monocultivo y un 53% para el cultivo mixto. Cabe destacar a su vez que a elevado CO<sub>2</sub> la gs fue inferior que a CO<sub>2</sub> ambiental durante todo el periodo de estudio. Tras los días de sequía se observó un cierre estomático y la gs descendió en un 64% para el monocultivo y un 78% para el cultivo mixto.

La gráfica 3E representa la transpiración instantánea (E). Los resultados mostraron que las plantas crecidas a 370 ppm en cultivo mixto presentaron una caída progresiva de la transpiración. También, la E descendió en un 27% para el cultivo mixto. Cuando se aplicó la sequía, la transpiración instantánea disminuyó un 92% para las plantas crecidas en monocultivo y un 96% para el cultivo mixto respecto a su control.

Bajo condiciones de elevado CO<sub>2</sub> (Gráfica 3F), la transpiración fue inferior respecto a los valores de CO<sub>2</sub> ambiental. Además, se evidenció un descenso progresivo de la transpiración para el cultivo mixto. Durante los días de estudio, la E disminuyó en un 43%. Cuando se aplicó la sequía, se observó un descenso de la transpiración, reduciéndose un 66% para el monocultivo y un 76% para el cultivo mixto.

La gráfica 3G representa la eficiencia instantánea en el uso del agua. En las plantas control crecidas a 370ppm no se observó variación durante el periodo de experimento. Cuando se aplicó la sequía, la ITE se incrementó 4 veces más para las plantas crecidas en monocultivo y 3 veces para el cultivo mixto.

Cuando el mismo estudio se realizó a elevado CO<sub>2</sub> (Gráfica 3H), se evidenció un incremento de la ITE para los controles en monocultivo y en cultivo mixto respecto a los valores de CO<sub>2</sub> ambiental a lo largo de todo el estudio. Durante los catorce días del experimento no se observó variación en la ITE para las plantas control. Cuando se aplicó la sequía, se observó un incremento en la eficiencia instantánea en el uso del agua de un 43% para el monocultivo y un 20% para el cultivo mixto.



**Gráfica 3.** Respuesta temporal de la tasa de asimilación (A-B), la conductancia estomática (C-D), la transpiración (E-F) y la eficiencia instantánea en el uso del agua (G-H) en plantas de *Trifolium repens* crecidas a 370ppm (A-G) ó 740ppm (B-H). Cada valor es la media ± SE de dos experimentos independientes. Con tres repeticiones por experimento. Fuente: Autor, 2009

## 2. *Trifolium pratense*

En la gráfica 4 se representa el efecto de las condiciones de crecimiento (sequía, competencia y concentración de  $\text{CO}_2$ ) en los parámetros de intercambio gaseoso en la especie *Trifolium pratense*. En plantas control crecidas a 370 ppm se observó que la tasa de asimilación apenas se modificó con la edad, tanto en monocultivo como en cultivo mixto cuando estaban bien regadas (Gráfica 4A). Cuando se aplicó la sequía, las plantas presentaron un descenso de la fotosíntesis en un 98% tanto en monocultivo como en cultivo mixto respecto a su control.

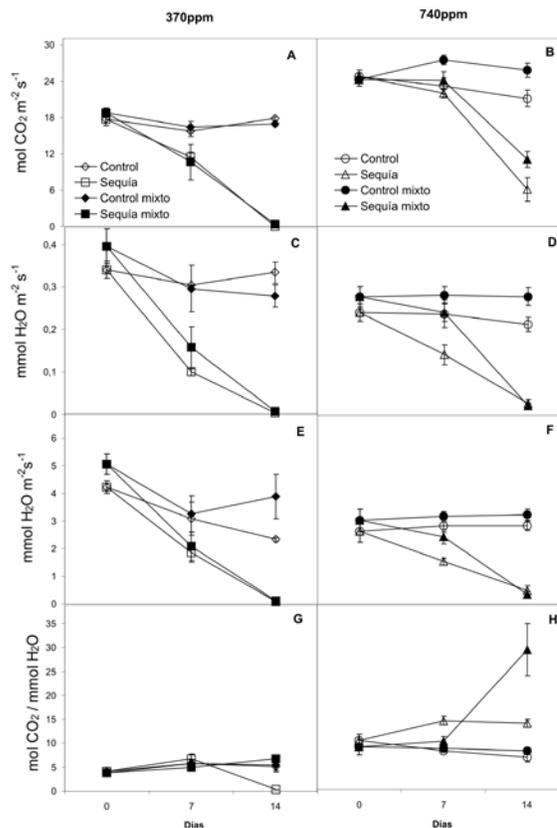
Bajo condiciones de elevado  $\text{CO}_2$  (Gráfica 4B), se observó un incremento de la tasa de asimilación respecto a los valores a  $\text{CO}_2$  ambiental. Además, la tasa de asimilación descendió en un 14% para el monocultivo y se incrementó en un 6% para el cultivo mixto. Cuando se aplicó la sequía, se observó un descenso en la  $A$  a partir de los siete días del experimento. Al final del tratamiento las plantas crecidas en monocultivo descendieron en un 71% y un 57% para el cultivo mixto respecto a su control. Sin embargo, dichos descensos fueron inferiores a los registrados a  $\text{CO}_2$  ambiental.

La gráfica 4C representa la conductancia estomática ( $g_s$ ) para la especie *Trifolium pratense* a 370 ppm. Los resultados mostraron que dichas plantas crecidas en monocultivo, presentaron un descenso en la conductancia estomática a los siete días del tratamiento con un posterior incremento a los 14 días del mismo. Cuando se encuentra en cultivo mixto la  $g_s$  descendió un 28%. Al finalizar el tratamiento de sequía, la conductancia estomática disminuyó progresivamente en un 98% tanto en monocultivo como en cultivo mixto respecto a su control.

Al realizar el mismo experimento a elevado  $\text{CO}_2$  (Gráfica 4D), se observó un descenso en la conductancia estomática, respecto a los valores a  $\text{CO}_2$  ambiental. A lo largo del experimento, las plantas crecidas en monocultivo y en cultivo mixto presentaron un comportamiento homogéneo. Sin embargo, se evidenció que las plantas en cultivo mixto tenían los estomas más abiertos. Cuando se aplicó la sequía, se observó un cierre estomático, lo que conllevó a un descenso de la  $g_s$ . La  $g_s$  de las plantas crecidas en monocultivo descendió un 86% y un 93% en el cultivo mixto.

En la gráfica 4E se muestra la transpiración instantánea ( $E$ ) para el *Trifolium pratense*. Las plantas crecidas a 370 ppm en monocultivo presentaron una caída progresiva de la transpiración de un 45% a lo largo del estudio. Además, en el cultivo mixto se observó un descenso de la  $E$  a los siete días de la

sequía y luego se incrementó al finalizar el experimento. Cuando se aplicó la sequía la transpiración instantánea disminuyó un 97% tanto en monocultivo como en cultivo mixto.



**Gráfica 4.** Respuesta temporal de la tasa de asimilación (A-B), la conductancia estomática (C-D), la transpiración (E-F) y la eficiencia instantánea en el uso del agua (G-H) en plantas de *Trifolium pratense* crecidas a 370ppm (A-G) ó 740ppm (B-H). Cada valor es la media  $\pm$  SE de dos experimentos independientes. Con tres repeticiones por experimento. Fuente: Autor, 2009

A elevado  $\text{CO}_2$  (Gráfica 4F), se observó un descenso en la transpiración comparado con los valores a  $\text{CO}_2$  ambiental. Los controles presentaron un comportamiento homogéneo. Sin embargo, la  $E$  se incrementó en el cultivo mixto respecto al monocultivo. Cuando se aplicó la sequía, se observó un descenso en la transpiración del 83% para el monocultivo y un 89% para el cultivo mixto, respecto a su control.

La gráfica 4G presenta la eficiencia instantánea en el uso del agua ( $ITE$ ). En las plantas control crecidas a 370 ppm no se observó variación durante el período de experimento. Cuando se aplicó la sequía, la  $ITE$  disminuyó un 94% para las plantas crecidas en monocultivo. Además, se incrementó la  $ITE$  en un 126% para el cultivo mixto.

En condiciones de elevado  $\text{CO}_2$  (Gráfica 4H), se observó un incremento de la  $ITE$  para los controles en monocultivo y en cultivo mixto respecto a los valores

a  $\text{CO}_2$  ambiental a lo largo de todo el estudio. Durante los días del experimento no se observó variación en la *ITE* para las plantas control. Cuando se aplicó la sequía, se observó un incremento en la eficiencia instantánea en el uso del agua de un 103% para el monocultivo y un 262% para el cultivo mixto respecto a su control.

### 3. *Agrostis capillaris*

En la gráfica 5 se aprecia el efecto de las condiciones de crecimiento (sequía, competencia y concentración de  $\text{CO}_2$ ) en los parámetros de intercambio gaseoso en la especie *Agrostis capillaris*. Las plantas control crecidas a 370 ppm en monocultivo y cultivo mixto, presentaron un incremento en la tasa de asimilación fotosintética (*A*) a los siete días del tratamiento, con un posterior descenso al finalizar el experimento (Gráfica 5A).

A lo largo del experimento la tasa de asimilación descendió un 16% para el monocultivo y un 33% en cultivo mixto. Cuando se aplicó la sequía, en monocultivo, la fotosíntesis descendió progresivamente con el tratamiento presentando un descenso del 51% el día catorce respecto a su control. Cuando las plantas crecieron en cultivo mixto el efecto de la sequía fue superior que en condiciones de monocultivo mostrando un descenso del 100%.

A elevado  $\text{CO}_2$  (Gráfica 5B), se observó un incremento de la tasa de asimilación en los controles respecto a los valores a  $\text{CO}_2$  ambiental. Tras catorce días de estudio, la tasa de asimilación descendió un 39% en el monocultivo y un 53% en el cultivo mixto. Cuando se aplicó la sequía, al final del tratamiento se presentó un descenso de la *A* del 25% en las plantas crecidas en cultivo mixto y un 10% en plantas en monocultivo.

La gráfica 5C considera la conductancia estomática (*gs*) para la especie *Agrostis capillaris* a 370ppm. Se observó un incremento de la *gs* del 8% en las plantas control crecidas en monocultivo y un descenso del 34% para el cultivo mixto tras catorce días de estudio.

Cuando se aplicó la sequía, la conductancia estomática disminuyó progresivamente en un 95% para el cultivo mixto. Las plantas en monocultivo presentaron un incremento de la *gs* a los siete días de la sequía. A lo largo del estudio la *gs* disminuyó un 77% respecto a su control.

En condiciones de elevado  $\text{CO}_2$  (Gráfica 5D), se evidenció un descenso de la conductancia estomática respecto a los valores a  $\text{CO}_2$  ambiental. La *gs*

disminuyó en un 52% en el monocultivo y un 18% en el cultivo mixto. Al aplicar la sequía, al final del experimento se observó un cierre estomático y la *gs* descendió un 43% en el monocultivo y un 67% en el cultivo mixto respecto a su control.

En condiciones de elevado  $\text{CO}_2$  (Gráfica 5D), se evidenció un descenso de la conductancia estomática respecto a los valores a  $\text{CO}_2$  ambiental. La *gs* disminuyó en un 52% en el monocultivo y un 18% en el cultivo mixto. Al aplicar la sequía, al final del experimento se observó un cierre estomático y la *gs* descendió un 43% en el monocultivo y un 67% en el cultivo mixto respecto a su control.

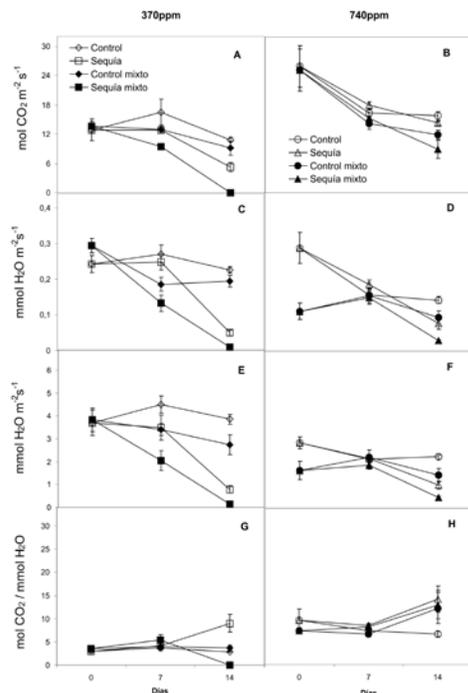
La gráfica 5E representa la transpiración instantánea (*E*). Los resultados mostraron que en plantas crecidas a 370 ppm en monocultivo la *E* se incrementó tras siete días del estudio. Cuando las plantas crecieron en cultivo mixto presentaron una caída progresiva de la transpiración. Tras catorce días de estudio, la *E* descendió en un 28%. Cuando se aplicó la sequía, la transpiración instantánea disminuyó en un 79% en las plantas crecidas en monocultivo y un 95% en el cultivo mixto respecto a su control.

Al realizar el mismo estudio en condiciones de elevado  $\text{CO}_2$  (Gráfica 5F), la transpiración fue inferior respecto a los valores de  $\text{CO}_2$  ambiental. Al finalizar el estudio, la *E* disminuyó en un 22% para el monocultivo y un 13% para el cultivo mixto.

Cuando se aplicó la sequía, se observó un descenso de la transpiración, con un descenso del 55% para el monocultivo y del 67% para el cultivo mixto, respecto a su control.

La gráfica 5G muestra la eficiencia instantánea en el uso del agua (*ITE*). En las plantas control crecidas a 370ppm no se observó variación durante el periodo de experimento. Cuando se aplicó la sequía, la *ITE* se incrementó dos veces para las plantas crecidas en monocultivo. También, se observó un descenso de la *ITE* del 100% para el cultivo mixto respecto a su control, debido a la supresión de la tasa de asimilación (Gráfica 5A).

Bajo condiciones de elevado  $\text{CO}_2$  (Gráfica 5H), se observó un incremento de la *ITE* respecto a los valores a  $\text{CO}_2$  ambiental. Durante los catorce días del experimento la *ITE* disminuyó un 31% para el monocultivo. Además, en cultivo mixto se observó un incremento del 66%. Cuando se aplicó la sequía, la *ITE* se incrementó 2 veces más (214%) en el monocultivo y un 6% para el cultivo mixto respecto a su control.



**Gráfica 5.** Respuesta temporal de la tasa de asimilación (A-B), la conductancia estomática (C-D), la transpiración (E-F) y la eficiencia instantánea en el uso del agua (G-H) en plantas de *Agrostis capillaris* crecidas a 370ppm (A-G) o 740ppm (B-H). Cada valor es la media  $\pm$  SE de dos experimentos independientes. Con tres repeticiones por experimento. Fuente: Autor, 2009

#### 4. *Festuca rubra*

En la gráfica 6A se hace evidente el efecto de las condiciones de crecimiento (sequía, competencia y concentración de  $\text{CO}_2$ ) en los parámetros de intercambio gaseoso en la especie *Festuca rubra*. Las plantas control crecidas a 370ppm presentaron un descenso en la tasa de asimilación fotosintética (A) de un 14% para el monocultivo y un 18% en cultivo mixto tras catorce días de estudio (Gráfica 6A). Cuando se aplicó la sequía, la tasa de asimilación disminuyó un 10% en monocultivo y un 54% en cultivo mixto respecto a su control.

En condiciones de elevado  $\text{CO}_2$  (Gráfica 6B), se evidenció un incremento de la tasa de asimilación respecto a los valores a  $\text{CO}_2$  ambiental. Tras catorce días de estudio, las tasas de asimilación descendieron en un 34% para el monocultivo y un 6% para el cultivo mixto. Cuando se aplicó la sequía, se observó un descenso del 1% en la tasa de asimilación para las plantas en monocultivo y un 45% para las plantas en cultivo mixto.

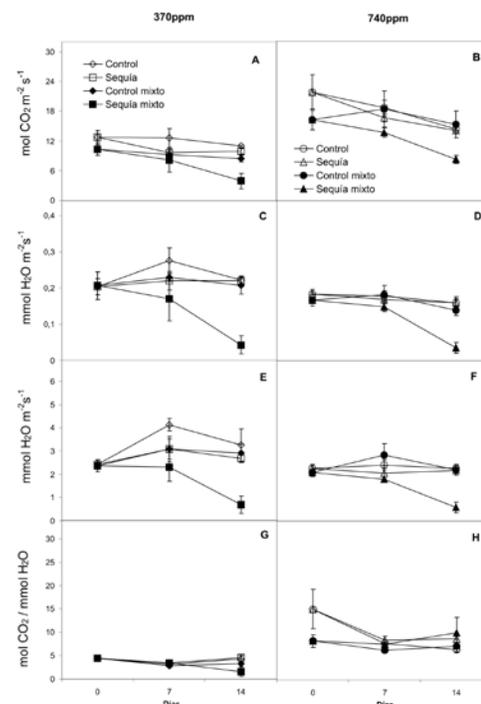
La gráfica 6C representa la conductancia estomática ( $g_s$ ) para la especie *Festuca rubra* a 370ppm. Las plantas control crecidas en monocultivo y cultivo mixto no presentaron cambios a lo largo del estudio. Cuando se aplicó la sequía, la conductancia estomática disminuyó progresivamente en un 80% para el cultivo mixto y las plantas en monocultivo

presentaron un descenso de la  $g_s$  del 1% respecto a su control.

Al realizar el mismo experimento bajo condiciones de elevado  $\text{CO}_2$  (Gráfica 6D), la conductancia estomática descendió respecto a los valores a  $\text{CO}_2$  ambiental. A lo largo del estudio, la  $g_s$  disminuyó en un 11% tanto en monocultivo como en cultivo mixto. Al aplicar la sequía, se observó un cierre estomático y la  $g_s$  descendió en un 78% para el cultivo mixto. Las plantas en monocultivo no se vieron afectadas por la sequía durante el estudio.

La gráfica 6E representa la transpiración instantánea (E). A lo largo del estudio en plantas crecidas a 370ppm, la E aumentó en un 34% en monocultivo y un 24% en cultivo mixto. Cuando se aplicó la sequía, la transpiración instantánea disminuyó en un 18% para las plantas crecidas en monocultivo y un 77% para el cultivo mixto respecto a su control.

A elevado  $\text{CO}_2$  (Gráfica 6F), se observó que la transpiración fue inferior respecto a los valores de  $\text{CO}_2$  ambiental. Durante el estudio, tanto las plantas crecidas en monocultivo como en cultivo mixto no presentaron cambios en la E a lo largo del experimento. Cuando se aplicó la sequía, se observó un descenso de la transpiración, la E descendió un 4% en monocultivo y un 74% en cultivo mixto respecto a su control.



**Gráfica 6.** Respuesta temporal de la tasa de asimilación (A-B), la conductancia estomática (C-D), la transpiración (E-F) y la eficiencia instantánea en el uso del agua (G-H) en plantas de *Festuca rubra* crecidas a 370ppm (A-G) o 740ppm (B-H). Cada valor es la media  $\pm$  SE de dos experimentos independientes. Con tres repeticiones por experimento. Fuente: Autor, 2009

La gráfica 6G representa la eficiencia instantánea en el uso del agua (*ITE*). En las plantas control crecidas a 370ppm, la *ITE* descendió en un 2% en monocultivo y un 27% en cultivo mixto. Al aplicar el tratamiento de sequía, la *ITE* se incrementó un 6% para las plantas crecidas en monocultivo. También, se observó un descenso de la *ITE* del 50% para el cultivo mixto respecto a su control.

En condiciones de elevado  $\text{CO}_2$  (Gráfica 6H), la *ITE* se incrementó respecto a los valores a  $\text{CO}_2$  ambiental. Durante los catorce días del experimento la *ITE* disminuyó un 57% para el monocultivo y un 12% en cultivo mixto. Cuando se aplicó la sequía, se observó un incremento en la eficiencia instantánea en el uso del agua del 35% en monocultivo y un 38% en cultivo mixto respecto a su control.

#### IV. Discusión

Las tasas de intercambio gaseoso en plantas crecidas a C370 y C740 descendieron con la edad de la hoja (Figs. 3-6). Resultados similares fueron observados por Sicher & Bunce (1997) y por Sicher (1998). Como se ha descrito en los resultados, bajo condiciones de sequía y  $\text{CO}_2$  ambiental, la fotosíntesis disminuyó tanto en las leguminosas (*T. repens* y *T. pratense*) como en las gramíneas (*F. rubra* y *A. capillaris*) a medida que se prolongaba el tratamiento. El descenso de la *A* bajo condiciones de estrés hídrico puede atribuirse a una limitación estomática, bioquímico y/o fotoquímico. Estos es, la reducción de la *A* puede deberse: 1) a cierre estomático y/o a cambios en la conductancia del mesófilo, con la consiguiente limitación de difusión del  $\text{CO}_2$  al cloroplasto, 2) a inhibición directa de las enzimas del aparato fotosintético y/o 3) a cambios en la eficiencia del aparato fotoquímico. Aún hoy existen discrepancias sobre hasta qué punto la disminución en la *A* es debida a una limitación estomática y/o a una limitación por factores no estomáticos (Delfine *et al.*, 1998; Meloni *et al.*, 2003; Ashraf, 2004). Simultáneamente a la caída de la *A* registramos un descenso en la *gs* y la *E*.

Los valores de *A* registrados bajo sequía fueron superiores a elevado  $\text{CO}_2$  que a  $\text{CO}_2$  ambiental, a pesar de mostrar una *gs* inferior. Similares resultados fueron registrados por Sionit & Patterson (1985), Tolley & Strain (1985) y Robredo *et al.*, (2007) bajo condiciones de sequía y  $\text{CO}_2$  elevado. Las mayores tasas de asimilación se observaron en las gramíneas (*A. capillaris* y *F. rubra*) crecidas en monocultivo. También, se observó que la especie *T. pratense* en cultivo mixto mostró una mayor tasa de asimilación respecto a las otras especies.

Además, bajo condiciones de estrés hídrico, para un determinado porcentaje de cierre estomático la disminución de la *A* fue menor a elevado  $\text{CO}_2$ , Sionit & Patterson (1985) y Tolley & Strain (1985) sugirieron que bajo condiciones de elevado  $\text{CO}_2$  las menores tasas de transpiración observadas como consecuencia de mantener los estomas más cerrados conllevaría una menor pérdida de agua, permitiendo todo ello un adecuado funcionamiento del aparato fotosintético. Estos autores también sugirieron que, debido al mayor gradiente de concentración de  $\text{CO}_2$  entre el exterior y el interior de la hoja, se facilita la difusión del  $\text{CO}_2$  aumentando su disponibilidad. Además, Ghanoum *et al.*, (2003) sugirieron que la mayor concentración de  $\text{CO}_2$  inhibiría competitivamente la función oxigenante de la Rubisco, reduciendo la fotorrespiración y permitiendo, así, mayores tasas fotosintéticas.

El descenso de la *gs*, además de provocar una caída de la *A*, también indujo tasas de transpiración instantánea reducidas (*E*) a elevado  $\text{CO}_2$ , posibilitando, por tanto, una menor pérdida de agua. Similar comportamiento fue registrado por Robredo *et al.* (2007). También, se observó un cierre estomático entre el 27 y 40% en plantas herbáceas crecidas a elevado  $\text{CO}_2$  (Field *et al.*, 1995).

Bajo condiciones de  $\text{CO}_2$  ambiental, el hecho de que la *E* se redujera en mayor proporción que la *A* debido a la sequía dio como resultado que, la eficiencia instantánea en el uso del agua (*ITE*) aumentara. Bajo condiciones de sequía en el cultivar Iranis también se registró un incremento de la *ITE* (Robredo *et al.*, 2007). A su vez, a elevado  $\text{CO}_2$  y sequía, también se constató un incremento de la *ITE* en mayor porcentaje que a  $\text{CO}_2$  ambiental. En línea con los hallazgos, muchos artículos han reportado un incremento en la eficiencia instantánea en el uso del agua del 25 al 230% como consecuencia a la reducción de la conductancia estomática y al incremento de la tasa de asimilación (Emaus, 1991; Drake *et al.*, 1997; Saxe *et al.*, 1998).

#### V. Conclusiones

- Bajo condiciones de riego, el elevado  $\text{CO}_2$  incrementa las tasas de asimilación para las especies pascícolas, mostrando mayores tasas fotosintéticas en *Trifolium pratense* (cultivo mixto) y *Agrostis capillaris* (monocultivo).
- En condiciones de sequía la *A*, *gs* y la *E* disminuyeron tanto a  $\text{CO}_2$  ambiental como a elevado. En valores absolutos la *A* y la *ITE* fue superior a elevado  $\text{CO}_2$ , mientras que la *gs* y la *E* fueron inferiores respecto a los valores a  $\text{CO}_2$  ambiental.

•El cierre estomático provocado por el  $\text{CO}_2$  conlleva un descenso de la transpiración. A su vez, a pesar de una  $g_s$  reducida, como la  $A$  se incrementa debido a una mayor disponibilidad de  $\text{CO}_2$  ocurre un incremento de la  $ITE$ .

•La especie más afectada en monocultivo y a  $\text{CO}_2$  ambiental es el *Trifolium pratense*, probablemente como consecuencia a la competencia por el agua. El elevado  $\text{CO}_2$  conlleva un cierre estomático, un descenso de la transpiración, mayor eficiencia instantánea en el uso del agua e incrementa la tasa de asimilación para el *T. pratense* en cultivo mixto.

•A elevado  $\text{CO}_2$  y sequía el *A. capillaris* y la *F. rubra* presentan mayores tasas de asimilación cuando están en monocultivo, esto ocurre porque estas especies pueden vivir en ambientes escasos de agua. Sin embargo, cuando están en cultivo mixto hay un descenso de la  $A$ , posiblemente a la competencia entre especies y a la especie dominante que es el *T. pratense* quien toma la poca agua del suelo y de esa manera incrementa su tasa de asimilación.

•Bajo condiciones de sequía, todas las especies incrementan la  $ITE$ . Este hecho podría considerarse una respuesta adaptativa al estrés hídrico optimizando las pérdidas de agua sin reducir en tanta medida la  $A$ . Bajo sequía y elevado  $\text{CO}_2$  la  $ITE$  es superior que a  $\text{CO}_2$  ambiental, debido sobre todo a mayores tasas fotosintéticas a elevado  $\text{CO}_2$ .

## Agradecimientos

El autor agradece a la Corporación Universitaria Minuto de Dios y a la Universidad del País Vasco, puesto que a la luz del convenio entre estas universidades se desarrolló el presente trabajo.

## VI. Referencias

[1] Arnon, D. y Hoagland, D. (1940), "Crop production in artificial solutions and in soils with special reference to factors influencing yields and absorption of inorganic nutrients", en *Soil Science*, núm. 50, pp. 462-485.

[2] Ashraf, M. (2004), "Some important physiological selection criteria for salt tolerance in plants", en *Flora*, núm. 199, pp. 361-376.

[3] Bazzaz, F. A. (1990), "The response of natural ecosystems to the rising global  $\text{CO}_2$  levels", en *Annual Review of Ecology and Systematics*, núm. 21, pp. 167-196.

[4] Bowes, G. (1993), "Facing the inevitable: plants and increasing atmospheric  $\text{CO}_2$ ", en *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, núm.

44, pp. 309-332.

[5] Cahill, J. F. (2002), "Interactions between root and shoot competition vary among species", en *Oikos*, núm. 99, pp. 101-112.

[6] Centritto, M.; Loreto, F. y Chantzoulakis, K. (2003), "The use of low  $[\text{CO}_2]$  to estimate diffusional and non-diffusional limitations of photosynthetic capacity of salt-stressed olive saplings", en *Plant, Cell and Environment*, núm. 26, pp. 585-594.

[7] Cornic, G. (2000), "Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture-not by affecting ATP synthesis", en *Trends in Plant Science*, núm. 5, pp. 187-188.

[8] Delfine, S.; Alvino, A.; Zacchini, M. y Loreto, F. (1998), "Consequence of salt stress on conductance to  $\text{CO}_2$  diffusion, Rubisco characteristics and anatomy of spinach leaves", en *Australian Journal of Plant Physiology*, núm. 25, pp. 395-402.

[9] Dillenburg, L. et al. (1993), "Effects of vine competition on availability of light, water and nitrogen to a tree host (*Liquidambar styraciflua*)", en *American Journal of Botany*, núm. 80, pp. 244-252.

[10] Drake, B.; González-Meler, M. y Long, S. (1997), "More efficient plants: a consequence of rising atmospheric  $\text{CO}_2$ ?", en *Annual Review Plant Physiology Plan Molecular Biology*, núm. 48, pp. 609-639.

[11] Dunnett, N. y Grime, J. (1999), "Competition as an amplifier of short-term vegetation responses to climate: an experimental test", en *Functional Ecology*, núm. 13, pp. 388-395.

[12] Eamus, D. (1991), "The interaction of rising  $\text{CO}_2$  and temperatures with water use efficiency", en *Plant, Cell Environment*, núm. 14, pp. 843-852.

[13] Field, C.; Jackson, R. y Mooney, H. (1995), "Stomatal responses to increased  $\text{CO}_2$ -implications from the plant to the global scale", en *Plant, Cell Environment*, núm. 18, pp. 1214-1225.

[14] Flexas, J. y Mendrano, H. (2002), "Drought-inhibition of photosynthesis in  $\text{C}_3$  plants: stomatal and non-stomatal limitations revised", en *Annals of Botany*, núm. 89, pp. 183-189.

[15] Ghannoum, O. et al. (2003), "Non-stomatal limitations are responsible for drought-induced photosynthetic inhibition in four  $\text{C}_4$  grasses", en *New Phytologist*, núm. 159, pp. 599-608.

[16] Jablonski, L.; Wang, X. y Curtis, P. (2002), "Plant reproduction under elevated  $\text{CO}_2$  conditions: a meta-analysis of reports on 79 crop and wild species", en *New Phytologist*, núm. 156, pp. 9-26.

[17] Körner, C. (2000), "Biosphere responses to  $\text{CO}_2$  enrichment", en *Ecological Applications*, núm. 10, pp. 1590-1619.

[18] Lawlor, D. (2002), "Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata versus metabolism and the role of ATP", en *Annals of Botany*, núm. 89, pp. 871-885.

- [19] Lawlor, D. y Cornic, G. (2002), Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants, en *Plant, Cell and Environment*, núm. 25, pp. 275-294.
- [20] Meloni, D.; Oliva, M.; Martínez, C. y Cambraia, J. (2003), "Photosynthesis and activity superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress", en *Environmental and Experimental Botany*, núm. 49, pp. 1227-1234.
- [21] Murray, D. (1995), "Plant responses to carbon dioxide", en *American Journal of Botany*, 82, pp. 690-697.
- [22] Pérez-López, U. et al. (2009a), "The oxidative stress caused by salinity in two barley cultivars is mitigated by elevated CO<sub>2</sub>", En *Physiologia Plantarum*, núm. 135, pp. 29-42.
- [23] Poorter, H. y Navas, M. (2003), "Plant growth and competition at elevated CO<sub>2</sub>: winners, losers and functional groups", en *New Phytologist*, núm. 157, pp. 175-198.
- [24] Prentice, I. et al. (2001), The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. In: Houghton JT, Ding Y, Griggs DJ, Moguer M, van der Linden PJ, Dai X, Maskell K, Jonson CA (edits.), *Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contributions of working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge, UK, Cambridge Univ. Press.
- [25] Ramseir, D.; Connolly, J. y Bazzaz, F. (2005), "Carbon dioxide regime, species identity and influence of species initial abundance as determinants of change in stand biomass composition in five-species communities: an investigation using a simple design and RGRD analysis", en *Journal of Ecology*, núm. 93, pp. 502-511.
- [26] Reekie, E. (1996), The effect of elevated CO<sub>2</sub> on developmental processes and its implications for plant-plant interactions. En: Körner Ch, Bazzaz FA (edits.), *Carbon Dioxide Populations, and Communities*, San Diego, USA, Academic Press, Inc, pp. 333-346.
- [27] Robredo, A. et al. (2007), "Elevated CO<sub>2</sub> alleviates the impact of the drought on barley improving water status by lowering stomatal conductance and delaying its effects on photosynthesis", en *Environmental and Experimental Botany*, 59: pp. 252-263.
- [28] Sánchez-Díaz, M. y Aguirreolea, J (2000), El agua en la planta, En Azcón-Bieto J, Talón M (edits.), *Fundamentos de fisiología vegetal*, McGraw-Hill Interamericana.
- [29] Saxe, H.; Ellsworth, D. y Heath, J. (1998), "Transley review: tree and forest functioning in an enriched CO<sub>2</sub> atmosphere", en *New Phytologist*, núm. 139, pp. 395-436.
- [30] Scarascia-Mugnozza, G. et al. (1996), "Long-term exposure to elevated CO<sub>2</sub> in a natural Quercus ilex L. community: net photosynthesis and photochemical efficiency of PSII at different levels of water stress", en *Plant, Cell and Environment*, núm. 19, pp. 643-654.
- [31] Sicher, R. (1998), "Yellowing and photosynthetic decline of barley primary leaves in response to CO<sub>2</sub> enrichment", en *Physiologia Plantarum*, núm. 103, pp. 193-200.
- [32] Sicher, R. y Bunce, J. (1997), "Relationship of photosynthetic acclimation to change of Rubisco activity in field-grown winter wheat and barley during growth in elevated carbon dioxide", en *Photosynthetic Research*, núm. 52, pp. 27-38.
- [33] Sionit, N. y Patterson, D. (1985) "Responses of C<sub>4</sub> grasses to atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment. 2. Effect of water stress", en *Crop Science*, núm. 25, pp. 533-537.
- [34] Tezara, W. et al. (1999), "Water stress inhibits plants photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP", en *Nature*, núm. 401, pp. 914-917.
- [35] Thomas, S. y Bazzaz, F. (1993), "The genetic component in plant size Ohierarchies: norms of reaction to density in a polygonum species", en *Ecological Monographs*, núm. 63, pp. 231-249.
- [36] Tilman, D. (1990), "Constraints and tradeoffs: towards a predictive theory of competition and succession", en *Oikos*, núm. 58, pp. 3-15.
- [37] Tolley, L. y Strain, B. (1985), "Effects of CO<sub>2</sub> enrichment and water stress on gas exchange of Liquidambar styraciflua and Pinus taeda seedlings grown under different irradiance levels". En *Oecologia*, núm. 65, pp. 166-172.
- [38] Von Caemmerer, S. y Farquhar, G. (1981), "Some relationships between biochemistry of photosynthesis and gas exchange of leaves", en *Planta*, núm. 153, pp. 376-387.
- [39] Ward, J. y Strain, B. (1999), "Elevated CO<sub>2</sub> studies: past, present and future", en *Tree Physiology*, núm. 19, pp. 211-220.
- [40] Wayne, P. y Bazzaz, F. (1995), "Seedling density modifies the growth responses of yellow birch maternal families to elevated carbon dioxide", En *Global Change Biology*, núm. 1, pp. 315-324.
- [41] Wilson, J. (1998), "Shoot competition and root competition", en *Journal of Applied Ecology*, núm. 25, pp. 279-296.

**Angela Patricia Salamanca Rivera** Licenciada en Química y Biología de la Universidad Libre de Colombia. Diplomado en Docencia Universitaria de la Universidad Minuto de Dios, Máster oficial Universitario en Agrobiología Ambiental Universidad del País Vasco. Docente de tiempo completo del Programa de Ingeniería Agroecológica en la Corporación Universitaria Minuto de Dios (UNIMINUTO), sede principal, Bogotá D.C. [asalamanca@uniminuto.edu](mailto:asalamanca@uniminuto.edu) - [salamancaangela24@hotmail.com](mailto:salamancaangela24@hotmail.com)