

RESPUESTA FISIOLÓGICA DEL TOMATE VARIEDAD ALBA (*Solanum lycopersicum* L.) CULTIVADO EN AMBIENTE ENRIQUECIDO CON CO₂ SEGÚN ESCENARIO DE EMISIÓN B2*

Physiological response of tomato variety Alba (*Solanum lycopersicum* L.) grown in an environment enriched with CO₂ according to emission scenario B2

Mercedes Pérez Macías¹, Miguel André Alfonzo Navas², Maribel Del Carmen Valdez Ortiz¹, Enio Soto¹, Rommel Igor León Pacheco³ y Gustavo Adolfo Rodríguez Yzquierdo³

RESUMEN

En el año 2014 los niveles de CO₂ atmosférico alcanzaron 400 ppm y se espera que esta cifra se convierta en el promedio anual en los próximos dos años, lo cual traerá una serie de consecuencias sobre los cultivos. A pesar de ello, no hay información suficiente en el país sobre el efecto de este gas en el cultivo del tomate, siendo esta hortaliza la segunda de mayor importancia en Venezuela. Para ello, se condujo un experimento como un diseño completamente al azar en la variedad Alba, con tres tratamientos: condiciones de campo abierto, condición de casa malla y en casa malla con una atmósfera enriquecida con dióxido de carbono (426 ppm de CO₂). Las variables evaluadas fueron: fenología, tasa de fotosíntesis (Pn), conductancia estomática (Gs), transpiración (E) y eficiencia del uso de agua (EUA). Entre los resultados más importantes resaltan: 1) En las plantas tratadas con altas concentraciones de CO₂ se inició la cosecha siete semanas después que el tratamiento sin inyección de CO₂. 2) La tasa fotosintética y el uso eficiente del agua aumentaron en fase reproductiva como efecto de la alta concentración de CO₂. 3) La conductancia estomática mostró un incremento significativo en los tratamientos dentro del umbráculo, donde se registró también las mayores temperaturas. 4) Las altas temperaturas y las altas concentraciones de CO₂ ocasionaron un retraso en el ciclo fenológico del cultivo y por tanto en las variables asociadas al intercambio gaseoso.

Palabras clave: ecofisiología, tomate, dióxido de carbono, temperatura, cambio climático.

ABSTRACT

The levels of CO₂ reached in 2014 to 400 ppm and it is expected that to become the annual average in the next two years. This increase in atmospheric CO₂ will bring a series of consequences on agricultural crops. However, there is not enough information in the country about the effect of this gas on tomato cultivation, this being the second most important vegetable in Venezuela. For this, under a completely randomized design, three treatments were evaluated in tomato variety Alba: open field conditions and in mesh house and in mesh house with an atmosphere enriched with carbon dioxide (426 ppm of CO₂). The variables evaluated were: phenology, photosynthetic rate (Pn), stomatal conductance (Gs), transpiration (E) and water use efficiency (EUA). The most important results were: 1) Plants treated with high concentrations of CO₂ began harvesting seven weeks after treatment without CO₂ injection. 2) The photosynthetic rate and the efficient use of water increased in the phase reproductive as a result of the high CO₂ concentration. 3) The stomatal conductance showed a significant increase in treatments within the mesh house, where the higher temperatures were also recorded. 4) Finally, high temperatures and high concentrations of CO₂ caused a delay in the phenological cycle of the crop and therefore in the variables associated with gas exchange.

Key words: ecophysiological, tomato, carbon dioxide, temperature, climate change.

(*)Recibido: 19-12-2019

Aceptado: 25-03-2020

¹Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas,

²Universidad Central de Venezuela y

³Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria. E-mail: leon@agrosavia.co

INTRODUCCIÓN

Las emisiones de gases de efecto invernadero se definen como el gas atmosférico que absorbe y emite radiación dentro del rango infrarrojo y sus altas concentraciones ha generado profundos cambios en los elementos del clima, especialmente en la frecuencia, ocurrencia e impacto de la temperatura y precipitación, afectando la circulación atmosférica y en consecuencia la variabilidad climática. Adicionalmente, existe un marcado interés en determinar las estrategias que algunas especies vegetales utilizan para mitigar los efectos adversos del cambio climático, especialmente en su productividad (Lau *et al.* 2011).

De acuerdo con el reporte de Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC (2007), la temperatura media global podrá incrementarse 0,3 °C por década, llegando a alcanzar aproximadamente 1 a 3 °C por encima del valor para el 2025; lo que de acuerdo con Jarvis *et al.* (2008) conducirá a la extinción de algunas especies como las del género *Vigna* e importantes reducciones en los géneros *Arachis* y *Solanum*.

El estrés por calor normalmente disminuye la duración de las fases de desarrollo en los cultivos, lo cual conduce a la formación de órganos más pequeños, la interceptación de la luz reducida y los procesos de asimilación de carbono, incluida la transpiración, fotosíntesis y respiración (Chaves-Barrantes y Gutiérrez-Soto 2017). No obstante, se considera que la fotosíntesis es el proceso fisiológico más sensible a altas temperaturas, y que el aumento del contenido de CO₂ en la atmósfera aumentará la temperatura en muchos ambientes. Este aumento inducido por la alta concentración de CO₂ en la tolerancia a altas temperaturas de las plantas, puede tener un impacto sustancial en la productividad y la distribución de muchas especies de cultivos en el futuro (Florido y Álvarez 2015).

En Venezuela, el tomate tiene un consumo per cápita de 7,1 kilogramos anuales y una disponibilidad bruta para el consumo humano de 210.000 a 490.000 t. anuales, la mayor parte está destinada al consumo fresco y una mínima proporción al uso industrial y procesamiento de

pasta de tomate (Agropatria, 2016). A pesar de su importancia, esta es una de las especies más vulnerables al efecto de las altas concentraciones de CO₂ y temperaturas en el futuro (Jarvis *et al.* 2008).

Sobre este aspecto, en tomate se ha observado una importante variación en la respuesta fenológica y productiva, debido a la interacción entre el incremento de la concentración de CO₂ ambiental y las intensas variaciones de altas y bajas temperaturas, respectivamente. Igualmente, al ser cultivado a temperaturas superiores a 35°C, se ha observado disminución del rendimiento asociado a una inhibición reversible de la enzima RuBisco (Feller *et al.* 1998) y a una reducción en las ganancias netas de carbono por incremento en la fotorrespiración (Wayne 2002).

De igual modo, Florido y Álvarez (2015) señalan que, aunque las plantas de tomate pueden crecer en una amplia gama de condiciones climáticas, su crecimiento vegetativo y reproductivo se afectan seriamente en condiciones de altas temperaturas. En este sentido, como principales respuestas, se ve afectado el cuajado de los frutos y la disminución del rendimiento, lo cual representa uno de los factores más importantes en sistemas de producción de este cultivo en zonas tropicales.

Por su parte, Brunele *et al.* (2009), cultivaron tomate en condiciones controladas con enriquecimiento intermitentes de CO₂ entre 600 y 750 ppm y observaron una ligera alteración en la distribución de masa seca entre tallo y raíz, sin variación en la materia seca total.

A pesar de lo señalado anteriormente, no hay mucha información en el país sobre el efecto del CO₂ en variables asociadas a la fisiología del cultivo. Es por ello, que este trabajo tuvo como objetivo evaluar la respuesta fisiológica del cultivo de tomate variedad Alba (*Solanum lycopersicum* L.) en ambiente enriquecido con CO₂ según escenario de emisión B2 establecido por IPCC (2007), como una forma de analizar los efectos de la variabilidad climática sobre la fisiología del cultivo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El ensayo se realizó en el Instituto Nacional de Investigación Agrícola-Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias-INIA-CENIAP, Maracay, estado Aragua, con coordenadas geográficas 10°17'14" LN y 67°36' 02" LO y altura de 480 msnm.

El experimento se realizó en casa malla de nueve metros de largo por tres de ancho, el cual, estuvo cubierto por plástico transparente, con aberturas laterales que permitieron el intercambio gaseoso con el exterior.

Material vegetal y manejo de la plantación

Se utilizó la variedad comercial de tomate 'Alba'. La siembra se realizó en bandejas de germinación de 72 celdas con sustrato a base de turba (sunshine N° 5). Las plántulas se trasplantaron a los 30 días en bolsas plásticas de 7 kg, colocadas a una separación entre bolsas de 0,25 m y 0,6 m entre hilera.

El control de malezas se realizó de manera manual y el control de insectos plaga se realizó permanentemente en todo el experimento.

Las plantas fueron irrigadas, según cálculo a partir de la evapotranspiración de referencia encontrada en el área experimental durante el tiempo de evaluación y los valores de Kc para tomate estimados por Rodríguez y Pire (2008).

Diseño experimental

Se utilizó un diseño completamente al azar con tres tratamientos, ocho repeticiones y cinco (5) plantas por unidad experimental, para un total de 120 plantas.

Los tratamientos utilizados fueron los siguientes:

TEXT: testigo exterior. Representado por plantas que crecieron en el exterior del umbráculo en condiciones atmosféricas de CO₂ ambiental.

TINT: testigo interior. Representado por plantas que crecieron en condiciones de umbráculo con CO₂ ambiental.

TCO₂: testigo interior con inyección de CO₂. Representado por plantas que crecieron en el umbráculo enriquecido con CO₂ a 426 ppm, correspondiente a la concentración ambiental estimada para el año 2030, proyectada por el modelo Magic del escenario de emisión B2, según IPCC (2007).

Análisis y control del CO₂ dentro del umbráculo

La concentración de CO₂ dentro del umbráculo se determinó mediante el analizador de gases infrarrojo WMA (PPSystems, Hitchin, R.U.), con el que se mantuvo un monitoreo durante todo el ciclo, y se pre-estableció una concentración promedio de CO₂ 426 ppm.

Variables evaluadas

Fases fenológicas

Para definir los estados fenológicos del cultivo (Tabla 1) se consideró la metodología de Pérez *et al.* (2001). Semanalmente se realizaron las observaciones y se consideró el inicio de cada fase cuando al menos el 50 % de las plantas evaluadas se encontraba en cada etapa fenológica.

Variables ecofisiológicas

Se midieron semanalmente entre 9:00 y 11:00 am las variables: fotosíntesis (Pn) ($\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), conductancia estomática (Gs) ($\text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), transpiración (E) ($\text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), eficiencia de uso de agua (EUA)= Pn/E, con el equipo IRGA (analizador de gases infrarrojo CISystem348) en la quinta hoja totalmente expandida en sentido ápice-base. Estas variables fueron medidas semanalmente desde la tercera hasta la octava semana después de la siembra.

Variables climáticas

Con sensores de temperatura marca Hobo y pluviómetro artesanal se realizaron las mediciones de temperatura (°C) y precipitación (mm).

Análisis de los resultados

Para las variables asociadas al clima y a la fenología del cultivo, se realizó análisis descriptivo de los datos y para las variables ecofisiológicas se realizó un ANAVAR previo al cumplimiento de los

supuestos del análisis de la varianza, los tratamientos que mostraron diferencias significativas se sometieron a una prueba de media de Tukey ($\alpha=0.05$) con el paquete estadístico InfoStat.

Tabla 1. Criterios para definir los cinco estados o fases fenológicas del cultivo de tomate.

Etapa	Criterio
Inicial (1 a 21 días)	Plántula
Crecimiento vegetativo (22 a 49 días aproximadamente)	A partir de los 21 días después de la germinación hasta la aparición de las estructuras florales.
Inicio de floración	Primeras estructuras florales.
Floración (51 a 80 días)	Aparición de flores abiertas
Fructificación y cosecha (81 a 110 días)	Aparición de frutos aptos a cosecha, se considera cuando los frutos tienen la madurez fisiológica, la cual, se observa cuando tienen una coloración tendiente a roja.

VARIABLES ECOFISIOLÓGICAS

Se midieron semanalmente entre 9:00 y 11:00 am las variables: fotosíntesis (P_n) ($\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), conductancia estomática (G_s) ($\text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), transpiración (E) ($\text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), eficiencia de uso de agua ($\text{EUA}) = P_n/E$, con el equipo IRGA (analizador de gases infrarrojo CI System 348) en la quinta hoja totalmente expandida en sentido ápice-base. Estas variables fueron medidas semanalmente desde la tercera hasta la octava semana después de la siembra.

VARIABLES CLIMÁTICAS

Con sensores de temperatura marca Hobo y pluviómetro artesanal se realizaron las mediciones de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) y precipitación (mm).

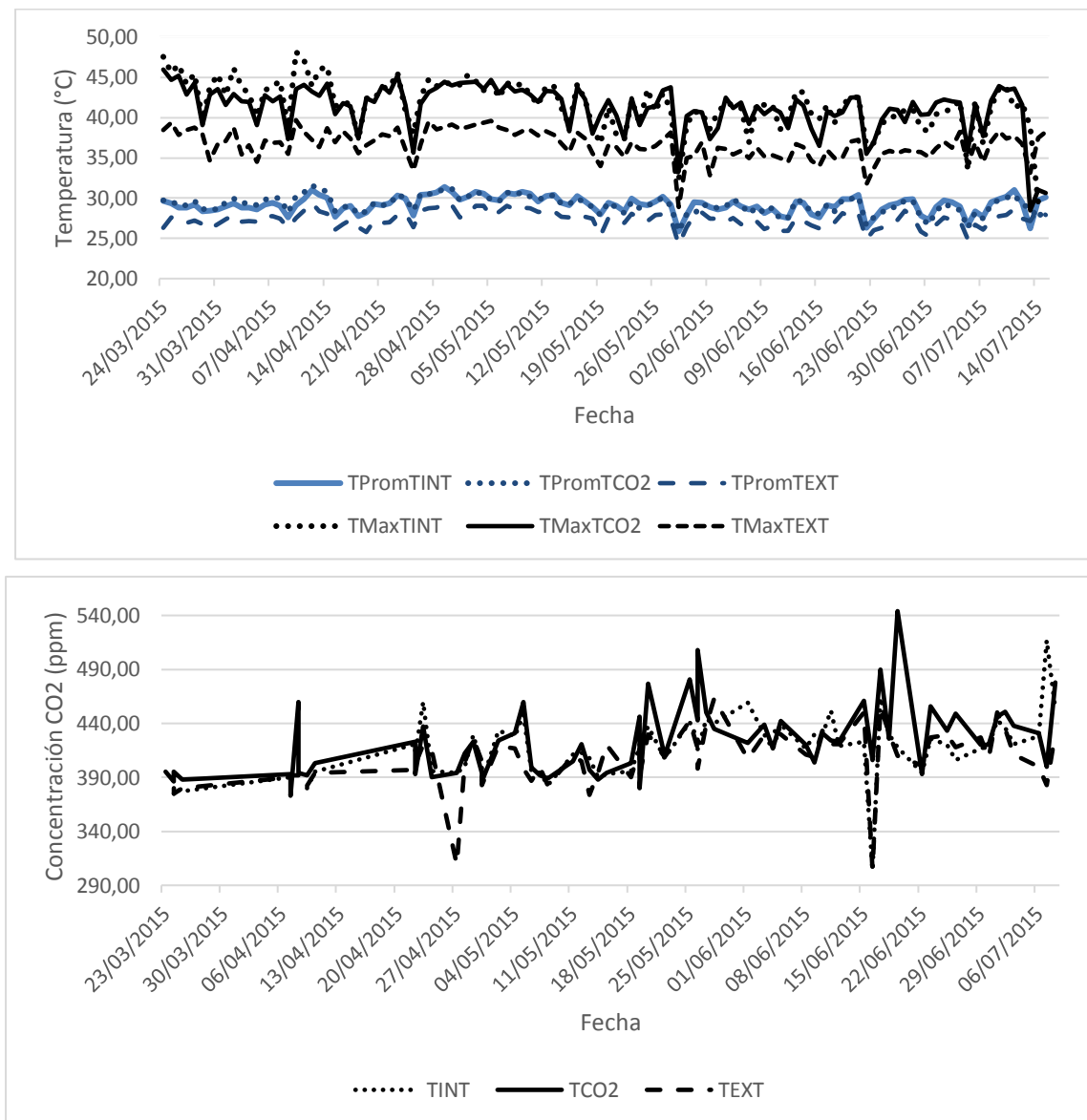
Análisis de los resultados

Para las variables asociadas al clima y a la fenología del cultivo, se realizó análisis descriptivo de los datos y para las variables ecofisiológicas se realizó un ANAVAR previo al cumplimiento de los supuestos del análisis de la varianza, los tratamientos que mostraron diferencias significativas se sometieron a una prueba de media de Tukey ($\alpha=0.05$) con el paquete estadístico InfoStat.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Variación del clima durante el ciclo del cultivo

En la Figura 1a, se puede observar que las temperaturas dentro del casa malla con o sin inyección de CO_2 fue similar para ambos tratamientos con valores promedios entre $25\text{-}30\text{ }^{\circ}\text{C}$ y máximos de $35\text{ }^{\circ}\text{C}$, condición diferencial para el testigo en campo abierto, el cual, mostró temperaturas menos limitantes con valores menores a los de los tratamientos en condición protegida. Por su parte, la concentración de CO_2 fue mayor en el tratamiento de inyección de CO_2 con valores tendiendo a estar por encima de 426 ppm (Figura 1b).



TProm: temperatura promedio (°C), TMAX: temperatura máxima, TINT: tratamiento interior de la casa malla, TEXT: tratamiento exterior de la casa malla, TCO2: tratamiento con inyección de CO2 dentro de la casa malla.

Figura 1. Valores de las temperaturas promedio y máxima (°C) (a) y concentración de CO₂ (ppm) (b) bajo condiciones de casa malla y campo abierto en el cultivo de tomate variedad `Alba`.

Fases fenológicas

En la Figura 2 se observa que luego del trasplante, el periodo vegetativo y el inicio de la floración para el tratamiento testigo a campo abierto (TEXT) fue de una semana cada uno, mientras que, para los dos tratamientos sometidos a condiciones de casa malla (TINT y TCO2) el periodo vegetativo abarcó las dos primeras semanas y el inicio de la floración las dos semanas siguientes; esta etapa ocurrió entre la semana tres y cuatro en TEXT,

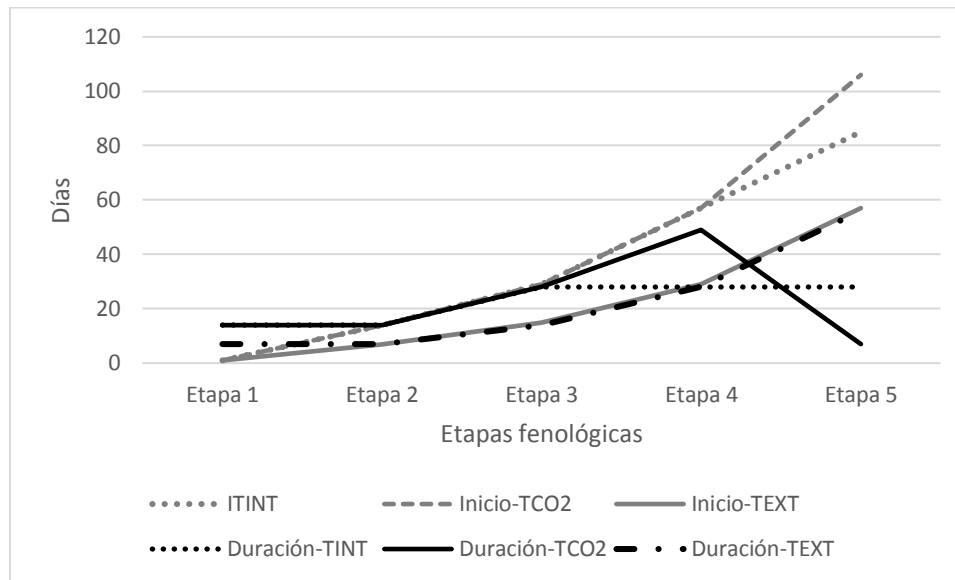
mientras que, para TINT y TCO2, se ubicó entre la semana cinco y la semana ocho, respectivamente.

Es importante destacar, que para estas primeras tres fases del cultivo el comportamiento de las plantas sometidas a condiciones de casa malla (TINT y TCO2) fue similar, sin embargo, cada fase duró el doble de tiempo al ser comparada con el testigo en condiciones ambientales normales (TEXT). Este comportamiento difiere a lo reportado por Pérez *et al.* (2001), quienes señalan

que el ciclo vegetativo del tomate es de cuatro semanas, pero, coincide para la floración, el cual reporta aproximadamente dos semanas.

Contrario a este comportamiento, lo reportan Córdoba *et al.* (2018) quienes indican que la aparición del órgano floral para tres variedades de tomate ocurrió en un periodo aproximado de 22 días después del trasplante (ddt), mientras que, la

floración se evidenció a los 44 ddt y la formación del fruto fue una vez transcurridos 74 ddt. Según Restrepo *et al.* (2008) el efecto varietal es uno de los factores que más incide en el tiempo a inicio de floración en plantas de tomate, por lo cual, posiblemente las diferencias entre los autores no solamente se deben al efecto de las condiciones climáticas, sino también a los genotipos evaluados.



Las etapas 1, 2, 3, 4 y 5, corresponde a la inicial, crecimiento vegetativo, inicio a floración, floración y fructificación, respectivamente.

Figura 2. Días transcurridos para las fases fenológicas de la variedad de tomate ‘Alba’ con tres condiciones de concentración de CO₂.

En lo que respecta a la fructificación, el testigo exterior (TEXT) presentó una duración de cuatro semanas, ubicándose entre la quinta y la octava semana, con un comportamiento similar de la duración de esta fase en el testigo interior (TINT), sin embargo, su inicio ocurrió en la semana nueve, al igual que las plantas de casa malla con alta concentración de CO₂ (TCO₂), aunque en este último tratamiento se extendió hasta la semana 15, con una duración de siete semanas, siendo el tratamiento con mayor duración para esta fase. En este sentido, se ha reportado que la etapa 4 de fructificación, tiene una duración de 14 días (Córdoba *et al.* 2018).

A pesar de lo expuesto anteriormente, los tratamientos TEXT y TINT mostraron una duración de 28 días, mientras que TCO₂ duró 49 días.

Sharkey y Schrader (2006) propusieron que en condiciones de elevadas concentraciones de CO₂, el contenido de azúcar nocturna sería determinante, ya que las plantas pueden percibir y modificar la relación almidón/sacarosa, lo que puede afectar la razón fuente/vertedero y, por consiguiente, su crecimiento. Los mecanismos que regulan la relación entre hoja y crecimiento todavía no son suficientemente comprendidos, tal vez porque los estudios son hechos a diferentes escalas de tiempo, y pocos son los estudios de variaciones de respuesta a corto plazo. Se sabe que los procesos metabólicos están gobernados por ciclos diarios o ritmos circadianos (Walter *et al.* 2005), con lo cual se concibe que es posible, que el efecto de las altas concentraciones de CO₂ se refleje en la amplitud y en las fases del ciclo de crecimiento diario.

En TEXT el cultivo alcanzó el inicio de la cosecha a partir de los 57 ddt, en concordancia con lo reportado por Pérez *et al.* (2001), mientras que, TINT la fase de cosecha comenzó a 85 ddt, cuatro semanas de diferencia con respecto a TEXT, y para el tratamiento TCO₂ la cosecha comenzó a los 106 ddt, con una diferencia con respecto a TEXT de 21 ddt. Estos dos últimos tratamientos mostraron un retraso significativo en la fenología del cultivo con respecto a lo reportado por Pérez *et al.* (2001), la duración de la fase de cosecha mostró una reducción considerable en los tratamientos TINT con apenas 28 días y TCO₂ expuesto a altas concentraciones de CO₂ de solo 7 días.

La variedad Alba de tomate mostró comportamiento diferencial al ser cultivado en ambiente enriquecido con CO₂ y con un retraso en las fases fenológicas comparadas con la duración en ambiente normal, como un mecanismo de adaptación no solo a las altas concentraciones de CO₂, sino también a altas temperaturas (Figuras 1a y 2). De todo lo anterior, lo que se pudo observar es que a pesar que la concentración de CO₂ se controló en la casa malla, la temperatura no pudo mantenerse igual entre los tratamientos, lo que conllevó a diferencias en el crecimiento del cultivo entre las plantas sembradas en campo abierto con las sembradas en casa malla.

Sobre aspectos relacionados a la temperatura en la fenología del cultivo, muchas son las investigaciones realizadas, entre ellas, la principal consecuencia de la exposición de las plantas a las altas temperaturas es el descenso del balance de carbono, como resultado de la inactivación de la RuBisCO, la reducción de la fotosíntesis y del desbalance entre la fotosíntesis y la respiración. Este último ocurre a temperaturas cercanas a 50 °C, aquí la respiración oscura y la foto-respiración aumentan conforme la fotosíntesis cae considerablemente. Esta situación se ve atenuada en ambientes ricos en CO₂ (Wahid *et al.* 2007).

En muchas especies cultivadas, la maduración temprana está estrechamente relacionada con menores pérdidas de rendimiento a altas temperaturas, lo que puede atribuirse a la

participación de un mecanismo de escape (Queitsch *et al.* 2000).

En este mismo sentido, en el cultivo de tomate, aunque las plantas son sensibles a las altas temperaturas, la floración y la fructificación son las etapas más susceptibles, denominadas fases críticas. Por ejemplo, la producción de fruta se ve afectada de alguna manera a temperaturas del día / noche por encima de 26/20 °C y está severamente afectado por encima de 35/26 °C (Berry y Rafique-Uddin 1988). Por lo tanto, la división de la tolerancia en sus componentes de desarrollo y fisiológicos/genéticos puede proporcionar una mejor comprensión de la respuesta de la planta al estrés por calor y facilitar el desarrollo de plantas con tolerancia al estrés a lo largo del ciclo de vida.

Por otra parte, en las condiciones del testigo (TEXT) el cultivo alcanzó su madurez a cosecha a los 65 días después del trasplante (a partir de la novena semana) esto concuerda con lo reportado por Pérez *et al.* (2001), quienes afirman que ocurre a los 60 días después del trasplante; en las condiciones de casa malla (TINT) el ciclo del cultivo se alargó a 88 ddt (113 días después de la germinación), y para el caso de la cámara con CO₂ la cosecha se ubicó a los 110 ddt (135 días después de la germinación). Estos dos últimos tratamientos mostraron un retraso considerable con respecto a lo reportado por Pérez *et al.* (2001).

La etapa inicial tuvo una duración similar para todos los tratamientos (28 días), mientras que, la etapa vegetativa en el tratamiento TEXT tuvo una duración de 7 días, TINT y TCO₂ con 14 días. Por su parte, la etapa de floración tuvo una duración para TEXT de 21 días; mientras que, los tratamientos sometidos a condiciones de casa malla, la duración fue de 42 días. En la etapa de fructificación, diferentes autores reportan una duración de 14 días (Pérez *et al.* 2001; Restrepo *et al.* 2008; Córdoba *et al.* 2018), en contraste TEXT y TINT duraron 28 días, mientras que TCO₂ duró 49 días.

Lo anterior deja en evidencia que las altas temperaturas registradas en los tratamientos de umbráculo, ocasionaron un retraso en el ciclo del cultivo, este retraso se agudizó en la fase de

fructificación en el caso de TCO₂, esto porque para el proceso de llenado del fruto y maduración, la temperatura máxima es de 26 °C, por encima de la cual la planta entra en un estrés térmico y se produce un desajuste en el metabolismo de azúcares, además que la planta metaboliza simultáneamente compuestos que ayudan a tolerar el estrés, tales como, la prolina y la Glicin-betaína (Gb) (Rodríguez 2013), esto reduce la eficiencia en la síntesis y translocación de otros solutos (azúcares) hacia los frutos. Este comportamiento también coincide con lo reportado por Jarra *et al.* (2012), quienes señalan que el aumento en las temperaturas modifica la fenología de las plantas de tomate y se acentúa más en plantas sometidas a altas concentraciones de CO₂.

Variables ecofisiológicas

En lo que respecta a todas las variables asociadas al intercambio gaseoso no se observaron diferencias ($p \geq 0,05$) para todas las semanas de evaluación, excepto la conductancia estomática, la cual varió significativamente durante todo el ciclo de evaluación. A pesar de ello, para la variable fotosíntesis el tratamiento TCO₂ durante las fases de crecimiento vegetativo estuvo por debajo de los tratamientos sin inyección de CO₂, a partir de allí (semana 6), el TCO₂ incrementó sus tasas de fotosíntesis en comparación con el resto de los tratamientos (Figura 3A y 3B). Esto posiblemente ocurrió porque esas semanas corresponden al inicio de la fase de floración, mientras que, TEXT y TINT tuvieron la misma tendencia a lo largo de todo el ciclo del cultivo, posiblemente porque ambos tratamientos tenían valores de CO₂ proveniente del ambiente.

Estos resultados concuerdan con los reportados por Sánchez *et al.* (2000), quienes para frijol encontraron una mayor tasa fotosintética en ambientes con alta concentración de CO₂, porque hay en la atmósfera mayor disponibilidad de fuente de carbono para sintetizar azúcar. Entre tanto, las plantas de tomate al igual que las de frijol tienen metabolismo C₃, cuya enzima encargada de la captación de carbono es la RuBisCO, siendo esta capaz de aceptar CO₂ y O₂ para continuar con la ruta metabólica de la fotosíntesis; por ello, estas especies son muy sensibles a cambios en las

concentraciones atmosféricas de dióxido de carbono. Por su parte, Juanjuan *et al.* (2019) en un experimento con plantas de tomate cultivadas bajo CO₂ ambiental y tratamientos inducidos de luz, promovieron apreciablemente el crecimiento y la acumulación de peso seco. Mientras tanto, el enriquecimiento de CO₂ sin inducción de luz mejoró apreciablemente el contenido de pigmento fotosintético y las tasas netas de fotosíntesis (Pn).

Resultados contrarios fueron obtenidos por Herrera *et al.* (2001), quienes reportaron que la tasa fotosintética fue mayor en plantas C₃ tratadas con alto CO₂ y más alto aún en las primeras semanas del cultivo. Esto puede ser explicado por un fenómeno fisiológico que ocurre en plantas sometidas a altas concentraciones de CO₂ por periodos prolongados, denominado aclimatación fotosintética (Azcón *et al.* 2008), que se produce por un aumento en las concentraciones de la relación C/N que puede afectar la síntesis de enzimas clave para la fotosíntesis, como la RuBisCO.

En cuanto a la transpiración, se debe destacar que los tres tratamientos alcanzaron valores muy similares, pero, con la tendencia a disminuir las tasas transpiratorias con el tiempo, debido a que el crecimiento vegetativo disminuye para iniciar las siguientes fases fenológicas (Figura 3C). Estos resultados discrepan con los obtenidos por Sánchez *et al.* (2000) quienes reportaron una menor transpiración en el ambiente enriquecido con CO₂, a pesar de ello, lo que se debió encontrar fueron valores mayores para la transpiración en TINT y TCO₂, ya que, estos dos tratamientos difieren con TEXT por las condiciones de altas temperaturas generadas por el plástico de casa malla (Figura 1); siendo la transpiración el mecanismo de las plantas para disipar calor y controlar su temperatura (Leskovar 2001). Esto se puede explicar porque los cultivos en condiciones de estrés generan algunos ajustes estomáticos, cerrando los estomas parcialmente para disipar el calor sin provocar disminuciones importantes en las tasas de fotosíntesis.

En concordancia con estos resultados, la conductancia estomática presentó mayores valores en los tratamientos TINT y TCO₂. Según Sánchez *et al.* (2000) el efecto de las altas concentraciones

atmosféricas de CO₂, provocó una inhibición en la conductancia estomática, lo que es igual a una reducción en la capacidad de intercambio gaseoso con la atmosfera.

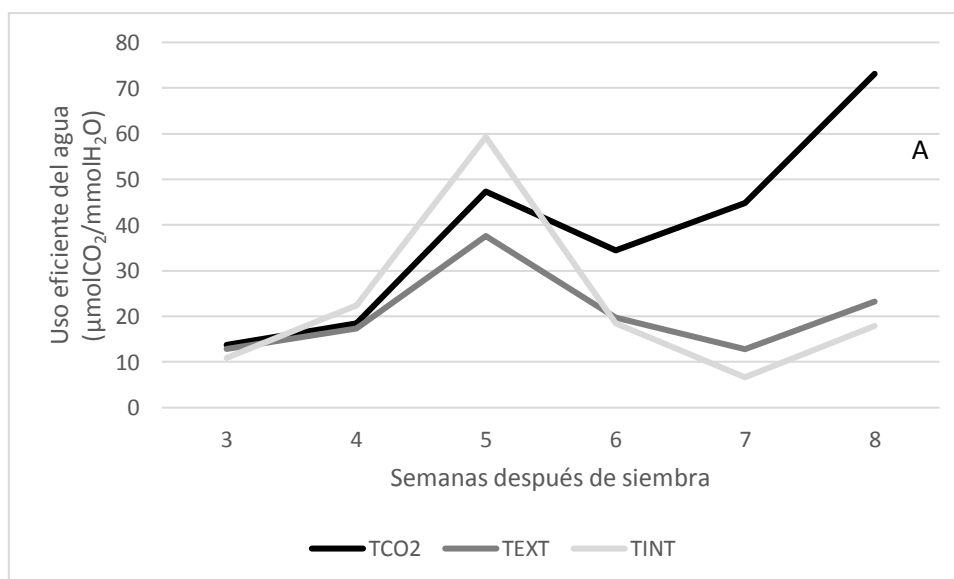
La eficiencia de uso de agua resultó mayor para TCO₂ en las semanas 6, 7 y 8, con valores de 34,41; 44,79 y 73,11 μmolCO₂/mmolH₂O, respectivamente, lo que provocó incremento en la tasa fotosintética (Figura 3C), debido a que las plantas tuvieron que utilizar mayor cantidad de agua para disipar el calor en los tratamientos dentro de la casa malla con inyección de CO₂. Estos resultados fueron similares a los señalados por Sánchez *et al.* (2000), quienes observaron EUA mayor en las plantas sometidas a atmosferas con alta concentración de CO₂, con menores valores de transpiración y mayor tasa neta de fotosíntesis (Pn). Estos fenómenos están relacionados con la regulación coordinada de la tasa fotosintética y el consumo acumulativo de agua de las plántulas de tomate (Zhouy y Zeng, 2007).

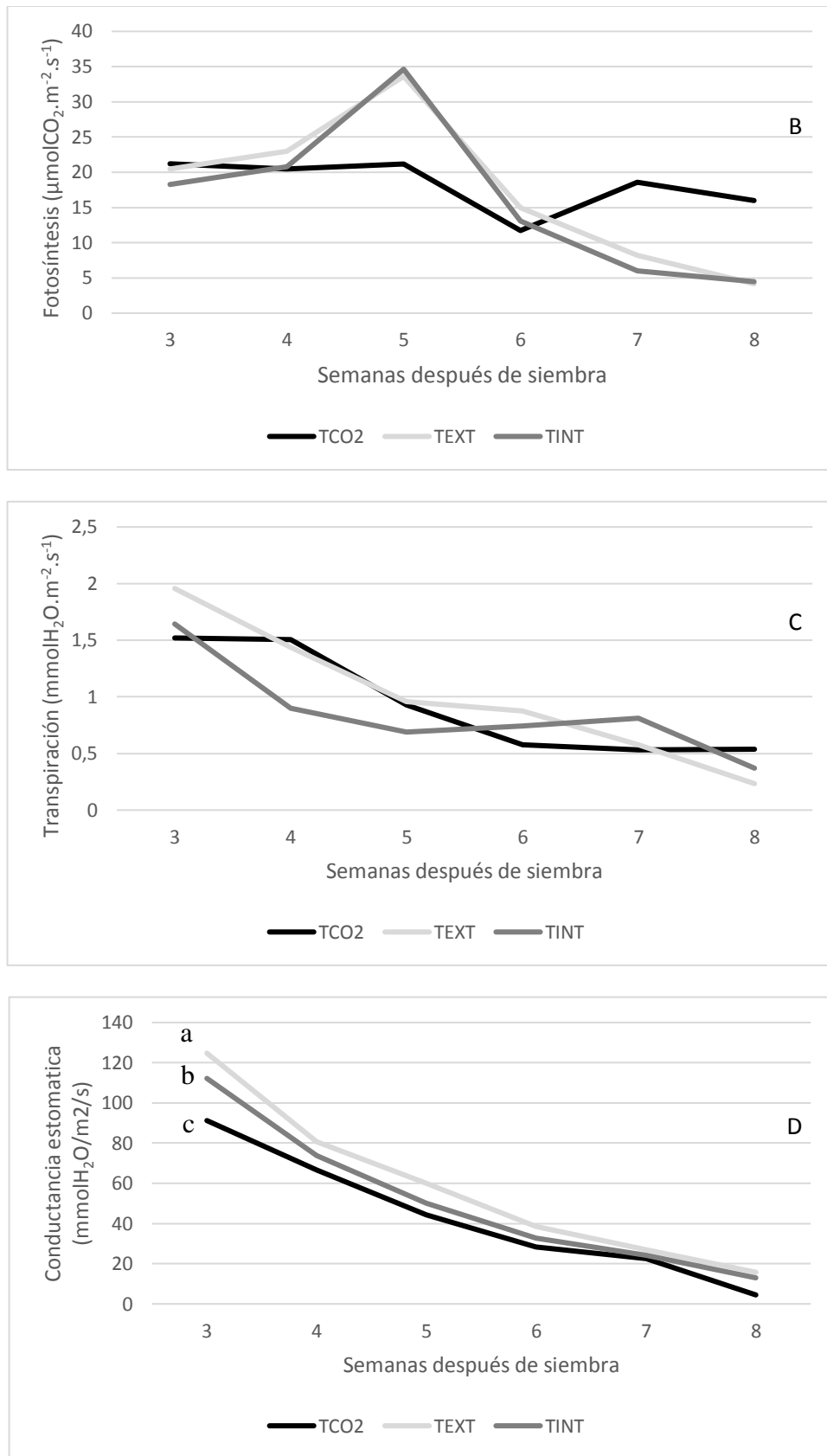
Después de la semana 6 los tratamientos TEXT y TINT tuvieron EUA muy similares, con valores promedios de 18,57 y 14,35 μmolCO₂/mmolH₂O, respectivamente, mientras que TCO₂ presentó una media de 50,77; esto quiere decir, que por cada 50,77 unidades de fotosíntesis se consume una unidad de agua, lo que permite inferir que las plantas tratadas con CO₂ son mucho más eficientes en el uso del agua en fases reproductivas. El incremento obtenido fue de 2,70

y 3,57 veces la eficiencia de los testigos sin CO₂, superior a los obtenidos por Sánchez *et al.* (2000), quienes reportaron incremento del 100 %.

La alta concentración de CO₂ en las plantas de tomate propició mayores tasas de asimilación de CO₂ y por ende mejor comportamiento para variables asociadas al crecimiento, biomasa y rendimiento (Monje *et al.* 2018). No obstante, debido a que la luz y la temperatura no fueron controladas, siendo mucho más altas para los tratamientos en casa malla, estas condiciones ofrecen indicios que otros factores climáticos juegan un rol importante en el efecto que tiene el CO₂ sobre el cultivo de tomate. Sobre este aspecto, Orozco *et al.* (2012) señalan que la fotosíntesis neta se incrementa progresivamente con el aumento del CO₂, en particular, en especies C₃, pero a altas temperaturas, se reduce por efecto del aumento en la fotorrespiración.

La transpiración de los cultivos no responde tanto al incremento del CO₂, como se ha predicho en mediciones foliares. El cierre estomático parcial reduce la tasa de transpiración y el flujo de calor latente, con aumento en la temperatura de la hoja; el resultado es un incremento en el gradiente que controla la pérdida de agua, lo cual, tiende a contrarrestar los efectos de cierre estomático sobre la transpiración. Las altas temperaturas en el dosel y las reducciones en la transpiración son otra forma de retroalimentación del control de la transpiración (Orozco *et al.* 2012).





Letras distintas indican diferencias ($P<0,05$).

Figura 3. Valores promedio para las variables uso eficiente del agua (A), fotosíntesis (B), transpiración (C) y conductancia estomática (D) de la variedad de tomate ‘Alba’ en tres condiciones de concentración de CO_2 .

CONCLUSIONES

Las altas temperaturas provocaron un crecimiento fenológico diferencial en el cultivo de tomate variedad Alba en ambientes enriquecidos con CO₂.

Las altas concentraciones de CO₂ y las altas temperaturas provocaron en las plantas de tomate variaciones en el intercambio gaseoso, induciendo una mayor tasa de fotosíntesis, conductancia estomática y uso eficiente del agua en fase reproductiva.

REFERENCIAS

- Agropatria. 2016. El tomate, cultivo emblemático para el país. (Documento en línea). En: <http://www.agropatria.com.ve/node/el-tomate-cultivo-emblematico-para-el-pais>. (Diciembre del 2018).
- Azcón, J., Fleck, I., Aranda, X. y Gómez, N. 2008. Fotosíntesis, factores ambientales y cambio climático. En: Azcón, J. y M. Talón Eds. Fundamentos de Fisiología Vegetal; Segunda edición. Mc Graw Hill Interamericana. Madrid, España. pp17.
- Berry, S.Z. y Rafique-Uddin M. 1988. Effect of high temperature on fruit set in tomato cultivars and selected germplasm. Horticultural Science. 23:606–608.
- Brunele, F., Da Silva, D., Pedrosa, T., y Pugal, A. 2009. Enriquecimiento intermitente de CO₂ e análise do acúmulo de massa seca e da partição de fotoasimilados em tomateiro. Acta Agrícola. 58(3):133-139
- Chaves-Barrantes, N y Gutiérrez-Soto M. 2017. Respuestas al estrés por calor en los cultivos. i. aspectos moleculares, bioquímicos y fisiológicos. Agronomía Mesoamericana. 28(1):237-253. Doi:10.15517/am.v28i1.21903 1
- Córdoba, H., Gómez, S. y Ñustez, C. 2018. Evaluación del rendimiento y fenología de tres genotipos de tomate cherry (*Solanum lycopersicum* L.) bajo condiciones de invernadero. Revista Colombiana de ciencias hortícolas. 12(1):113-125.
- Feller, U., Crafts-Brandner, S., y Salvucci M. 1998. Moderately high temperatures inhibit ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (rubisco) activase-mediated activation of Rubisco. Plant Physiology. 116(2):539-546.
- Florido, M. y Álvarez M. 2015. Aspectos relacionados con el estrés de calor en tomate (*Solanum lycopersicum* L.). Cultivos Tropicales. 36:77-95.
- Herrera, A., Fernández, D., Rengifo E. y Tezara W. 2001. Efecto de la concentración elevada de CO₂ sobre la fotosíntesis en especies tropicales. Interciencia. 26(10):469-471.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). 2007. Cambio climático del 2007. En: Informe de evaluación del grupo intergubernamental de expertos sobre el Cambio Climático. Pachauri, R.K. y A. Reisinger (Eds). Ginebra. Suiza. pp104.
- Jarma, A., Ayala, C. y Araméndiz H. 2012. Efecto del cambio climático sobre la fisiología de las plantas cultivadas: una revisión. Rev. U.D.C.A Act. & Div. Cient. 15(1):63–76.
- Jarvis, A., Laney, A. y Hijmans, R. 2008. The effect of climate change on crop wild relatives. Ecosystem Environment. 126(1):13-23.
- Juanjuan, T., Qin, D., Linjie, Y., Jianming, J. and Zou, J. 2019. Interaction of Supplementary Light and CO₂ Enrichment Improves Growth, Photosynthesis, Yield, and Quality of Tomato in Autumn through Spring Greenhouse Production Hortscience. 54(2):246-252. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI13709-18>.

- Lau, CH., Jarvisy, A., Ramirez, J. 2011. Agricultura Colombiana: Adaptación al Cambio Climático. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT).4p.
- Leskovar, D. 2001. Producción y Ecofisiología del trasplante hortícola. Texas, USA. P 1-18.
- Monje E., Gutiérrez, J.M. y López, I. 2018. Diseño de un control óptimo para regular la concentración de CO₂ al interior de un invernadero. Pistas educativas. 40(4): 1353-1363.
- Orozco, J., Ayala C. y Araméndiz, H. 2012. Efecto del cambio climático sobre la fisiología de las plantas cultivadas: una revisión. Rev. U.D.C.A Act. & Div. Cient. 15(1):63-76.
- Pérez, J., Hurtado, G., Aparicio, V., Argueta, Q. y Larín M. 2001. Guía técnica: Cultivo de Tomate. El Salvador, Centro Nacional de Tecnología Agropecuaria y Forestal (CENTA). 48 p.
- Queitsch, C., Hong, S.W., Vierlingy, E. and Lindquist, S. 2000. Heat shock protein 101 plays a crucial role in thermotolerance in Arabidopsis. Plant Cell. 12:479-492.
- Restrepo, E., Vallejo, F. y Lobo, M. 2008. Fenología de la floración en tomate cultivado y especies silvestres relacionadas. Acta Agronómica. 57(2):89-94.
- Rodríguez, R. y Piere, R. 2008. Evapotranspiración diaria del tomate determinada mediante un lisímetro de Pesada. Agronomía Tropical. 58(1):73-76.
- Rodríguez, W. 2013. Evaluación Agronómica y Fisiológica del Cultivo de Tomate (*Solanumlycopersicum*): Influencia del sistema del cultivo en condiciones salinas y de manejo de riego con altas temperaturas medioambientales. Trabajo de Grado Doctoral. Orihuela, España. Universidad Miguel Hernández de Elche. 222p.
- Sánchez, P., Larque, A., Nava, T. y Trejo, C. 2000. Respuesta de plantas de maíz y frijol al enriquecimiento de dióxido de carbono. Agrociencia. 34(1):311-320.
- Sharkey, T.D. and Schrader, S.M. 2006. High temperature stress. En: Rao K.V.M., A.S. Raghavendra & K.J. Reddy (eds). Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants. Springer, Netherlands. pp 101-129
- Wahid, A., Gelani, S., Ahsraf, M. and Fooland, M.R. 2007. Heat tolerance in plants: an overview. Environ. Exp. Bot. 61:199-223.
- Walter, A., Christ, M., Barron-Gafford, G., Grieve, A., Murthy, R. and Rascher, U. 2005. The effect of elevated CO₂ on diel leaf growth cycle, leaf carbohydrate content and canopy growth performance of *Populusdeltoides*. Global Change Biology. 11: 1207-1219.
- Wayne, H. 2002. Implications of atmospheric and climatic change for crop yield and water use efficiency. Crop Science. 42(1):131-140.
- Zhou, J. and Zeng, D. 2007. Efectos de la concentración elevada de CO₂ en el crecimiento y el uso de agua de las plántulas de tomate en diferentes proporciones de amonio / nitrato. ELSEVIER Revistas de Ciencias Ambientales. 19(9):1100-1107. Doi: [https://doi.org/10.1016/S1001-0742\(07\)60179-X](https://doi.org/10.1016/S1001-0742(07)60179-X)