

# CRECIMIENTO Y DESARROLLO EN PLANTAS JUVENILES DE APAMATE (*TABEBUIA ROSEA* (BERTOL.) A. DC.) SOMETIDAS A INUNDACIÓN

Growth and development of apamate (*Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC.) juveniles under flooding conditions.

Rubén Hernández Gil<sup>1</sup>, Fermín Rada<sup>2</sup> y Renzo Silva<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Laboratorio de Fisiología Vegetal. Departamento de Botánica y Ciencias Básicas. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Mérida, Venezuela. rubenhg@ula.ve.

<sup>2</sup> Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. frada@ula.ve

<sup>3</sup> Ministerio del Ambiente. Caracas, Venezuela. renzosilva@yahoo.es

## Resumen

Se describen las principales respuestas morfológicas y fisiológicas en plantas juveniles de apamate (*Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC.) sometidas a estrés hídrico por inundación, bajo condiciones de invernadero. Se utilizó un diseño aleatorizado con dos tratamientos. Cada dos semanas se cosecharon seis plantas por tratamiento para evaluar crecimiento en diámetro, altura y biomasa de raíces y vástagos, se determinaron contenidos de nitrógeno y clorofila foliar. Se realizaron cursos diarios de tasas de conductancia estomática (Ks), transpiración (E), asimilación de CO<sub>2</sub> (A) y potencial hídrico foliar (PHf), en condiciones de luz natural y saturante. Las plantas se adaptaron a las condiciones de inundación mostrando un 100 % de sobrevivencia. Los resultados en crecimiento, intercambio gaseoso, conductancia estomática y cambios morfológicos durante el anegamiento son posibles estrategias adaptativas desarrolladas para sobrevivir condiciones de anoxia. La disminución de la tasa fotosintética, no tuvo efecto significativo en el aumento de biomasa de las plantas inundadas. Aún cuando los valores de contenidos de clorofila y nitrógeno fueron mayores en las plantas sin inundar, no se reflejaron en las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub>. Se registró un ligero incremento del PHf de las plantas inundadas, con muy poca variación durante el período experimental, indicando falta de estrés hídrico significativo. Al final del período de post-inundación las plantas mostraron indicios de recuperación. Tasas de asimilación mayores en las plantas inundadas, señalan que al eliminar el estrés, se produce una recuperación de la fotosíntesis, reflejada en un aumento de la productividad a corto plazo. Se trata de una especie muy tolerante a condiciones de anegamiento del suelo.

**Palabras clave:** Inundación, crecimiento, conductancia estomática, *Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC.

## Abstract

This work describe the main morphological and physiological responses of apamate (*Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC.) juvenile plants to water stress by flooding. A two treatments randomized design was used. Six plants, per treatment were harvested every two weeks to evaluate root and shoot growth in diameter, length and biomass. Leaf nitrogen and chlorophyll content were determined. Daily courses of gas exchange, stomata conductance (Ks), transpiration rate (E), CO<sub>2</sub> assimilation (A), and leaf water potential (PHf), were carried out under natural and saturating light. Plants adapted to flood conditions

showing 100 % survival. Results on growth, gas exchange, stomata conductance, and morphological changes during flooding are probably adaptative strategies developed by *T. rosea* to withstand anoxic conditions. Photosynthetic rate decrease did not have significant effect on biomass increase in flooded seedlings. Even though chlorophyll and nitrogen content were higher in non-flooded plants, they did not show significant influence on CO<sub>2</sub> assimilation rates. A slight PHF increase in flooded seedlings was observed, with little variation during the experimental period, indicating no significant water stress. Plants showed recovery signs by the end of the post-flooding period. Flooded plants showed higher rates that indicate that the elimination of the stress condition may have a triggering effect on photosynthesis, which resulted in a short term higher productivity. *T. rosea* is very tolerant species to soil flooding conditions.

**Key words:** Flooding, growth, stomata conductance, *Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC.

### Introducción

La especie *Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC., se encuentra ampliamente distribuida desde México, hasta el norte de Sudamérica y Ecuador. En Venezuela se halla en bosques húmedos, húmedo montano bajos y tropófitos, incluyendo los bosques de galería y bosque secundarios hasta los 1500 msnm (IFLA 1990). El apamate tolera muy bien la inundación y presenta buena sobrevivencia, lo que la hace importante en el marco de los programas de recuperación de las Reservas Forestales del Occidente, aunque se desconoce cuál será el efecto del aguachinamiento del suelo en el crecimiento de esta especie. Es bien sabido que la pobre aireación de los suelos, la carencia de oxígeno asociado a la inundación, provoca cambios en el suelo y en el metabolismo de las plantas (Kozlowski 1997, Parolin *et al.* 2004, Colmer & Voesenek 2009), pudiendo afectar negativamente el crecimiento (Ponanamperuma 1972, Kozlowski 1997). Así mismo, cuando la inundación es prolongada, las plantas intolerantes con frecuencia mueren, y dado que la tolerancia

varía entre especies en condiciones naturales, la inundación puede ser un factor determinante en la composición florística y en la modelación del paisaje (Kozlowski 1984). Las plantas sometidas a estrés por anegamiento del suelo constituyen uno de las restricciones abióticas que limitan su crecimiento, distribución y productividad agrícola (Jackson & Colmer 2005). La poca diversidad de especies de los bosques tropicales inundados se ha atribuido a la ineficiencia de las especies con adaptaciones a tolerar estas condiciones (López & Kursar 2003). Sin embargo, se conocen pocos trabajos realizados en *Tabebuia rosea*, aunque existen estudios sobre modificaciones morfológicas, anatómicas y ecofisiológicas en el crecimiento y desarrollo de otras especies como *Tabebuia avellanadae* causadas por el anegamiento (Davanso *et al.* 2002). Otros autores han discutido sobre las diferentes respuestas ecofisiológicas de árboles de bosques tropicales sometidos a inundaciones estacionales (Fernández *et al.* 1999, Herrera *et al.* 2008, Herrera *et al.* 2010).

El propósito del presente trabajo fue estudiar el efecto de una lámina de agua permanente sobre el crecimiento, desarrollo, intercambio gaseoso y el balance hídrico en plantas juveniles de *Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC. bajo condiciones de invernadero, con el objetivo de conocer las estrategias adaptativas que desarrolla esta especie para tolerar las inundaciones en el bosque natural.

### **Materiales y métodos**

El presente estudio se efectuó en un invernadero del Instituto de Desarrollo Forestal (INDEFOR), de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad de los Andes a 8° 35' 56" N y 71° 10' 00" W, con una altitud de 1720 msnm. Los frutos de apamate se colectaron en la estación experimental Cachicamo de la Reserva Forestal Caparo (Barinas, Venezuela) y se secaron al aire. Las semillas se extrajeron manualmente y se almacenaron en frascos de vidrio a temperatura ambiente hasta el momento de la germinación.

La germinación se realizó dispersando las semillas, sobre bandejas de plástico (30 x 25 x 15 cm) que contenían un sustrato de arena cernida y suelo en una proporción de 3:1. El sustrato se humedeció con agua hasta el inicio de la germinación, que ocurrió entre la segunda y cuarta semana. Cuando las plantas juveniles tenían 4-5 semanas se trasplantaron a bolsas de polietileno de color negro de 2 Kg, que contenían un suelo franco arenoso, procedente de la zona de inundación de la Reserva Forestal Caparo (Cuadro 1).

Los tratamientos se aplicaron a plantas

juveniles que tenían 24 semanas de edad y que poseían de 5 a 6 hojas, estas fueron seleccionadas por uniformidad. Así mismo, las plantas se fertilizaron con NITROFOSKA foliar (composición química: N 10%, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 4%, K<sub>2</sub>O 7%, MgO 0,2 % y S 0,8 %, y los micronutrientes Fe, B, Cu, Mn, Zn, Co, y Mo).

El estrés por inundación causado por exceso de agua sobre las plantas fue evaluado durante 8 semanas y luego por 4 semanas más durante la recuperación, al eliminar la condición de anegamiento causante del estrés hídrico. Así mismo, se compararon estos tratamientos con un control que fue sometido a riego diario. Se utilizó un diseño completamente aleatorizado con dos tratamientos, con anegamiento y con riego normal. Cada tratamiento consistió en 100 plantas juveniles divididos en dos grupos. Un grupo de 30 plantas juveniles para determinar la sobrevivencia y otro de 70 plantas juveniles para la toma de muestras. El ensayo estuvo formado por un total de 200 plantas juveniles.

En el tratamiento de anegamiento se colocaron las plantas juveniles en sus bolsas, perforadas en el fondo, en grupos de siete dentro de bañeras plásticas de 36 cm de diámetro y 20 cm de altura, llenas con agua corriente hasta 2 cm por encima del cuello de la raíz. El agua evapotranspirada se reponía diariamente. El grupo control fue regado diariamente a capacidad de campo. A intervalos de 14-15 días se realizaron cursos diarios de humedad relativa, temperatura, radiación fotosintéticamente activa, potencial hídrico foliar, conductancia estomática, transpiración y asimilación de CO<sub>2</sub>, a las

**CUADRO 1. Características físico-químicas del suelo proveniente de la Reserva Forestal Caparo.**

Arena (%)	46
Arcilla (%)	6
Limo (%)	48
Clase textural	Franco arenoso
pH H <sub>2</sub> O (1:2)	5,08
Carbono orgánico (%)	1,23
Materia orgánica (%)	2,12
Nitrógeno total (%)	0,14
Relación carbono/nitrógeno	8,78
Fósforo (ppm)	6,00
Calcio (meq/100 g suelo)	1,50
Magnesio (meq/100 g suelo)	0,61
Sodio (meq/100 g suelo)	0,10
Potasio (meq/100 g suelo)	0,09

plantas sometidas a inundación (n = 5) y recuperación (n = 2) y las plantas control. La humedad relativa fue medida con un psicrómetro Assman de bulbo seco y húmedo, la temperatura del aire y foliar se midieron con termopares de cobre-constantan y la radiación fotosintéticamente activa (RFA) mediante una fotocélula de selenio incorporada a la cámara foliar Parkinson del equipo de intercambio de gases LCA-2 (Analytical Development Co, Ltd., Hoddesdon, England). El intercambio gaseoso se midió en el sistema portátil mencionado arriba, que consistía además de una unidad de suministro de aire y un analizador de gases infrarrojo, operado en modo abierto. Para cada tratamiento se tomaron seis plantas, a las que se les midió con una lámpara de luz constante conectada al instrumento ( $800 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), en el foliolo central de hojas nuevas

completamente expandidas. Las tasas de intercambio gaseoso y la conductancia estomática se calcularon a partir del flujo de aire, superficie de área foliar dentro de la cámara y diferencia de concentración de CO<sub>2</sub> y de vapor de agua entre el aire de análisis y de referencia (Caemmerer & Farquhar 1981). El potencial hídrico (PHf) se midió con una bomba de presión de Scholander, en tres hojas por tratamiento, a intervalos de 2-4 horas (entre las 08:00 y 18:00 horas).

Se seleccionaron al azar seis plantas por tratamiento a las que se les midió el diámetro a nivel del cuello de la raíz con un vernier y la altura en centímetros. Las mediciones se realizaron al comienzo, con una frecuencia de dos semanas y al final del experimento. Así mismo, se registró el número de hojas y el área foliar usando un medidor de área foliar LI-Cor-3000.

Al final del período de inundación y recuperación, se determinó el peso fresco y seco de tallos, hojas, raíces y vástagos. Las muestras frescas se pesaron en una balanza Sartorius con apreciación de 1/100 y luego se secaron en una estufa a 70° C por 72 horas y se pesaron nuevamente. La materia orgánica seca se transformó en carbono, multiplicando por el factor 0,45 (Vaccaro *et al.* 2003), de esta manera se estimó el contenido de carbono total en cada uno de los compartimientos estudiados y en la biomasa total.

Para el cálculo de área foliar específica (SLA) y razón del área foliar (LAR), se determinó el peso seco de las hojas (LW), el área foliar (LA) y el peso de la biomasa (W). La razón del área foliar (LAR) es igual al producto del área foliar específica (SLA) por la razón del peso foliar (LWR):

$$\frac{LA}{W} = \frac{LA}{LW} \times \frac{LW}{W}$$

o Razón de área foliar (LAR) = Área foliar específica (SLA) x Razón del peso foliar (LWR) (Hunt 1978).

La determinación del nitrógeno total se hizo en muestras foliares molidas, de tres plantas por tratamiento secadas a 70° C por 72 horas, utilizando el método de Micro Kjeldahl (Müller 1961). La clorofila se determinó, en cinco discos foliares de tres plantas por tratamiento, usando el método de Arnon (1949).

## Resultados

Al transcurrir la primera semana del período de inundación, se observó un engrosamiento a nivel del cuello de la raíz, así como de lenticelas hipertrofiadas y aerénquima blanquecino. Después de dos semanas

de anegamiento, las plantas mostraron la formación de raíces adventicias a partir de las lenticelas. En la cuarta semana todas las plantas sometidas a inundación desarrollaron una densa ramificación de raíces en la parte sumergida del tallo cerca de la interfase agua-aire. El desarrollo de raíces adventicias continuó hasta el final del tratamiento de inundación. El sistema radicular inicial de las plantas fue poco ramificado y mostró una coloración oscura en la medida que envejecía. Al final de la fase de recuperación se pudo observar la formación de raíces secundarias sobre las raíces iniciales. Se pudo apreciar también que el anegamiento produjo una clorosis foliar, seguida de una coloración violeta-rojiza en las hojas más viejas de las plantas sometidas a tratamiento, mientras que en una fase más avanzada se produjo la abscisión.

En el cuadro 2, se observa que las plantas de apamate, al finalizar las ocho semanas del período de inundación fueron afectadas muy poco en los valores de peso seco de los diferentes órganos; así como en la biomasa total, observándose que no hubo diferencias significativas a una probabilidad de 5 %. Después del período de recuperación de 4 semanas, la biomasa total no presentó diferencias con los controles. El contenido de carbono es ligeramente menor en los tratamientos (3,19 g) que en los controles (3,56 g), después de 8 semanas; mientras que después de la recuperación de 4 semanas el tratamiento (3,93 g) y el control (4,00 g) no mostraron mayores variaciones. Los valores de peso seco de las hojas fueron mayores en las plantas inundadas (3,43 g) que en las plantas controles (3,29

g), sin embargo los pesos secos de tallo, raíz y vástago fueron más altos en los controles que en las plantas sometidas a anegamiento, pero no hubo diferencias significativas ( $P < 0,05$ ).

Al final del período de anegamiento el área foliar total, específica y la razón área foliar para las plantas inundadas eran menores que los controles. Al terminar el período de recuperación, las plantas que estuvieron bajo el régimen de anegamiento presentaron mayor peso seco (3,43 g) que el control (3,29 g) y mayor área foliar total (577,3 cm<sup>2</sup>) que el control (539,7 cm<sup>2</sup>). Se puede apreciar que los valores de las otras variables foliares de las plantas sometidas a inundación fueron ligeramente superiores a los controles, pero sin mostrar diferencias significativas ( $P < 0,05$ ).

En el cuadro 3, se puede apreciar que el contenido de clorofila foliar en las plantas inundadas fue 1,6 veces menor que en los controles; mientras que al final del período de recuperación se incrementó a 103,42  $\mu\text{g} / \text{cm}^2$ ; sin embargo continuó siendo mayor en los controles. Si se comparan estos valores al final del período de inundación (82,14  $\mu\text{g} / \text{cm}^2$ ) con los valores al final del período de recuperación (103,42  $\mu\text{g} / \text{cm}^2$ ), hubo un incremento de 1,26 veces. El contenido de nitrógeno foliar en las plantas anegadas fue 1,5 veces menor que en el control; mientras que al final del período de recuperación las plantas inundadas recuperaron el contenido de nitrógeno, siendo 1,14 veces superior a los controles, si el contenido de nitrógeno se expresa como contenido de proteínas, indica que la síntesis de proteínas disminuye durante el período de inundación; sin embargo al final

del período de recuperación el contenido de proteínas en las plantas inundadas se incrementa. El incremento de nitrógeno total se puede asociar con un aumento de la síntesis de proteínas.

Los resultados de los diferentes cursos diarios, se muestran en las figuras 1 y 2. En las horas del mediodía se tienen las mayores diferencias en E y A, mientras que después de las 3 p.m. se tienen las máximas diferencias en Ks y PHf. La conductancia estomática en las plantas inundadas alcanza valores máximos de 230  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  y 120  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  durante el curso completo, mientras que en los controles alcanzan valores máximos de 170  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  y mínimos de 100  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  cuando PHf había disminuido hasta -1 MPa. El cierre parcial de los estomas en los controles se atribuye a la disminución de PHf. El PHf mínimo fue de -0,7 MPa en las plantas inundadas y -1 MPa en los controles. El cierre parcial de los estomas no afectó significativamente la tasa de asimilación (A) que fue de 2  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , aunque la tasa máxima fue de 3,2  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Aproximadamente a las 5:45 p.m. se observa la mayor diferencia en A, entre los dos tratamientos (2,8  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  y 2  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), lo que coincide con la reapertura de los estomas y el aumento de PHf. La variación en la asimilación (A) con luz natural estuvo entre 0,7  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  y 1,4  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , mientras que en las mediciones con luz artificial saturante estuvo entre 2  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  y 3,5  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .

En la figura 2 se muestran los cursos diarios al final del período de recuperación, con luz natural y luz artificial saturante, que presentan un comportamiento similar a

**CUADRO 2. Peso seco, carbono orgánico y área foliar en plantas juveniles de apamate (*Tabebuia roseae*) al final del periodo de inundación y después del periodo de recuperación.**

Compartimiento	Final periodo de inundación		Final periodo de recuperación			
	Inundadas	Control	SIGN	Inundadas	Control	SIGN
Tallos	Peso seco(g)	1,98	1,87	NS	1,78	1,95
	Carbono(g)	0,89	0,84		0,80	0,88
Hojas	Peso seco(g)	2,75	3,06	NS	3,43	3,29
	Carbono(g)	1,24	1,38		1,54	1,48
Área foliar Total (cm <sup>2</sup> )	Área foliar	394,6	485,6	NS	577,3	539,7
	Área foliar específica (cm <sup>2</sup> . mg <sup>-1</sup> )	0,143	0,159	NS	0,168	0,164
Razón área foliar (cm <sup>2</sup> . mg <sup>-1</sup> )	Razón área foliar	0,056	0,061	NS	0,066	0,061
Raíces	Peso seco(g)	2,36	2,99	NS	3,53	3,64
	Carbono(g)	1,06	1,35		1,59	1,64
Vástagos	Peso seco(g)	4,73	4,93	NS	5,21	5,24
	Carbono(g)	2,13	2,22		2,34	2,36
Raíz/Vástago	Peso seco(g)	0,51	0,60	NS	0,65	0,69
	Carbono(g)	0,50	0,61		0,68	0,69
Biomasa total	Peso seco(g)	7,09	7,92	NS	8,73	8,88
	Carbono(g)	3,19	3,56		3,93	4,00

NS= no significativo (P&lt;0,05)

**CUADRO 3. Contenido de clorofila y nitrógeno total en hojas de plantas de apamate (*Tabebuia rosea*) al final del período de inundación y después del período de recuperación.**

Hojas	Final período de inundación		Final período de recuperación	
	Inundadas	Control	Inundadas	Control
Clorofila total $\mu\text{g} / \text{cm}^2$	82,14	134,17	103,42	147,51
Nitrógeno %	1,60	2,38	2,16	1,89
Proteína % (%N x 6,25)	10,0	14,9	13,5	11,8

los anteriores, con las mayores diferencias en los valores de RFA, E, Ks y A, entre plantas controles y en recuperación en las horas del mediodía y cerca de las 3:00 p.m. en PHf. Ks, en las plantas inundadas, alcanza máximos superiores a  $600 \text{ mmol.m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y  $350 \text{ mmol.m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en el curso completo. El PHf mínimo fue de  $-1,1 \text{ MPa}$  en las plantas inundadas y de  $-1,3 \text{ MPa}$  en los controles. El cierre estomático en los controles después de las 3:00 p.m. se puede deber a la disminución de PHf. La rápida disminución de RFA a partir de las 12:00 p.m. y el cierre estomático que se detecta en las plantas puede explicar en gran parte la disminución que también se observa en A (tasa máxima de  $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y  $4,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en plantas inundadas y controles y tasa mínima de  $4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y  $2,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , respectivamente).

En el cuadro 4 se puede observar los patrones mostrados por plantas inundadas y control a lo largo del experimento. Cuando se hace la comparación entre plantas inundadas y los controles, se observa que durante los primeros quince días no hay diferencias importantes en ninguno de los valores de

intercambio de gases o potencial hídrico. Sin embargo, al mes las plantas inundadas disminuyen la conductancia estomática con sus respectivos efectos sobre las tasas transpiratoria y asimilatoria. A los 44 días hay un aumento de todos estos valores de plantas inundadas hasta el punto de superar a las plantas control. Finalmente, durante el período de recuperación, es decir luego de eliminado el efecto de la inundación, las plantas que habían sido sometidas a inundación aumentaron significativamente sus tasas de intercambio de gases y de potencial hídrico foliar.

Las tasas de asimilación de  $\text{CO}_2$  máximas, así como la diferencia mayor se observan a las horas del mediodía; mientras que al final de la tarde se llegan a obtener valores por debajo de cero, lo que coincide con una reducción de RFA, que produce también una reducción de Ks y de E.

### Discusión y conclusiones

Los resultados del crecimiento, intercambio gaseoso, conductancia estomática y cambios morfológicos durante el período de anegamiento, son posibles estrategias

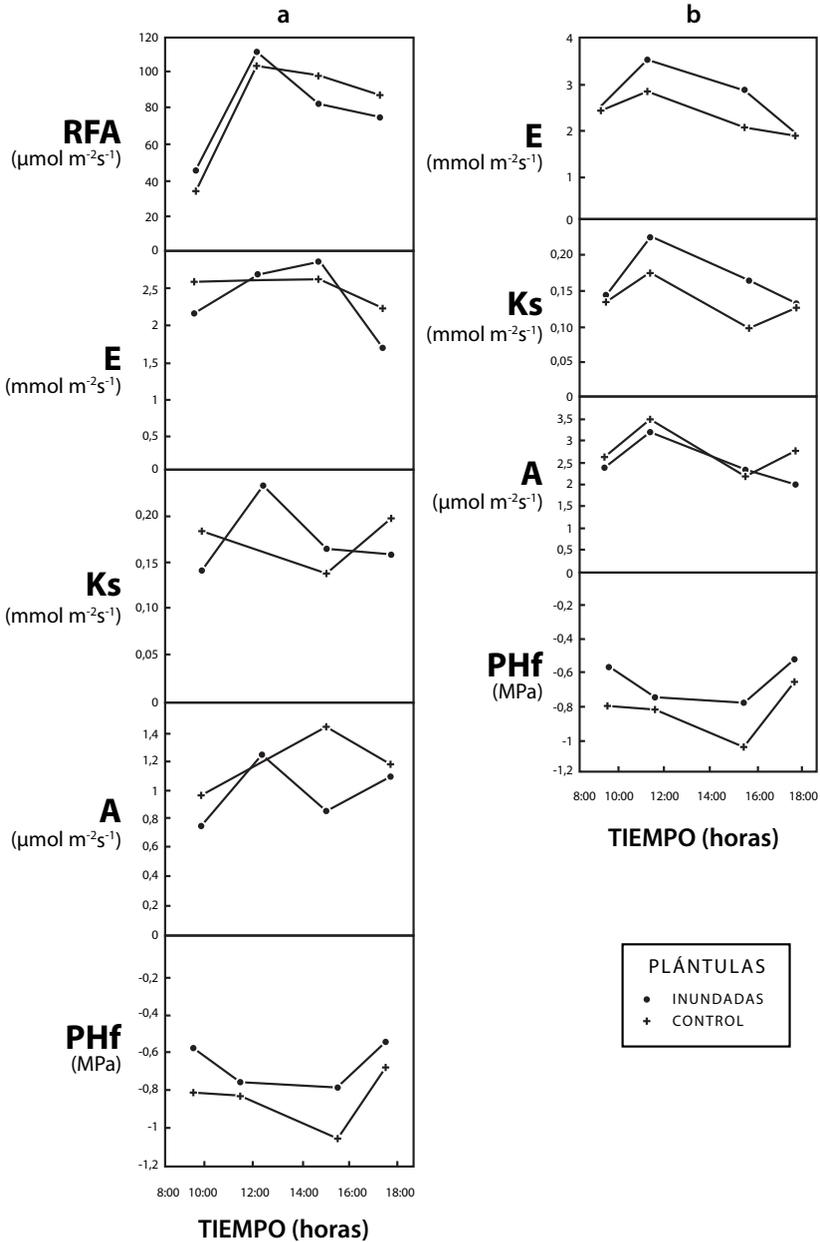


FIGURA 1. Curso diario de mediciones de radiación fotosintéticamente activa (RFA), tasa transpiratoria (E), conductancia estomática (Ks), asimilación de  $\text{CO}_2$  y potencial hídrico foliar (PHf) para *T. rosea* luego de finalizar 8 semanas del periodo de inundación. (a) Con luz natural y (b) luz artificial saturante.

**CUADRO 4. Valores máximos de tasas transpiratoria (E, mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), conductancia estomática (Ks, mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), asimilación de CO<sub>2</sub> (A, μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) y potencial hídrico foliar (PHf, MPa) para plantas de apamate (*Tabebuia rosea*) sometidas a inundación y plantas control, a lo largo del período de experimentación.**

Período de inundación					Recuperación		
Días	0	15	30	44	59	14	29
Plantas inundadas							
E	3,23	2,48	2,45	3,17	2,73	4,30	5,57
Ks	0,146	0,126	0,139	0,130	0,164	0,267	0,551
A	2,77	2,27	1,76	1,89	2,46	3,06	4,24
PHf	-1.26	-1.06	-0.64	-	-0.66	-0.99	-0.86
Plantas control							
E	3,23	2,35	3,19	1,89	2,29	2,42	4,14
Ks	0,146	0,128	0,194	0,085	0,132	0,145	0,383
A	2,77	2,36	3,33	1,97	2,77	2,24	3,38
PHf	-1.26	-0.96	-0.73	-	-0,84	-1,39	-1,12

adaptativas desarrolladas por *Tabebuia rosea* para sobrevivir condiciones de anoxia.

Las condiciones de inundación y su posterior recuperación estimularon, en las plantas juveniles sometidas a estrés hídrico, la hipertrofia de lenticelas y la formación de raíces adventicias, cerca de la interfase agua aire, probablemente como una respuesta a la carencia de oxígeno en el agua (Jackson & Drew 1984, Sena Gomes & Kozlowski 1988, Kozlowski 1997, Colmer & Voisenek 2009). Así mismo se observó un engrosamiento en el cuello de la raíz debido a un gran crecimiento y engrosamiento del tejido xilemático (Yamamoto *et al.* 1995, Kozlowski 1997). Las plantas mostraron una mayor succulencia, disminución en los contenidos de nitrógeno y clorofila foliar, cierre estomático e incremento en el potencial hídrico durante la inundación; sin embargo

los valores en las tasas de asimilación no tuvieron efectos significativos en el crecimiento, confirmando la condición de especie tolerante. En este trabajo los estomas permanecieron mucho más tiempo cerrados en las plantas controles que en las plantas inundadas luego de varias semanas de sometimiento a la inundación, lo que se evidenció por los menores valores de Ks; asimismo, al final del período de recuperación la apertura de los estomas aumentó en las plantas sometidas a estrés (Sena Gomes & Kozlowski 1980).

El cierre estomático no tuvo un efecto importante sobre la fotosíntesis ni en el crecimiento, ya que no se observó un efecto significativo en las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> ni en la biomasa de las plantas bajo estrés hídrico. En *Tabebuia avellanadae* se observó que la tasa de fotosíntesis y de crecimiento disminuyó a medida que aumentó el período de anegamiento,

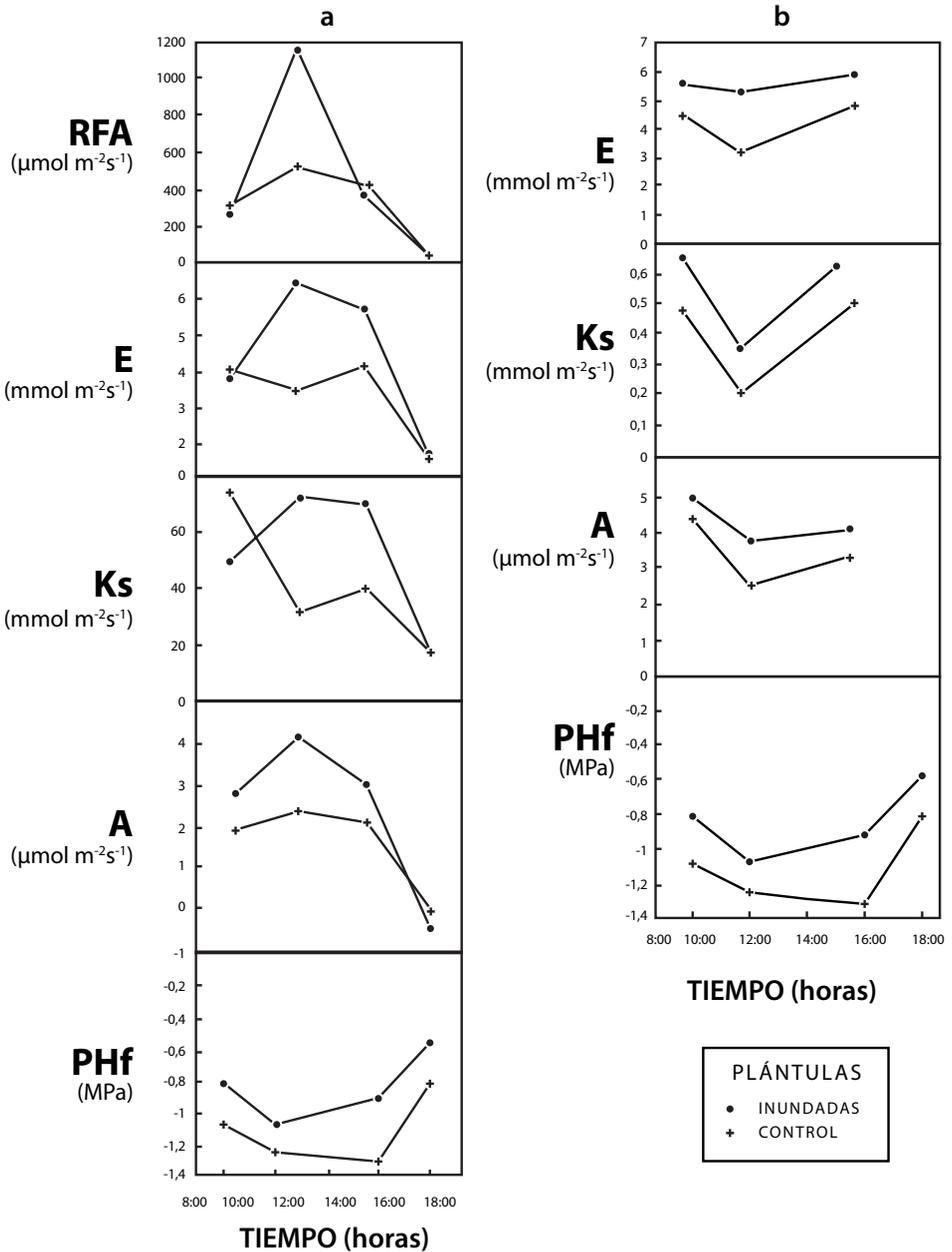


FIGURA 2. Curso diario de mediciones de radiación fotosintéticamente activa (RFA), tasa transpiratoria (E), conductancia estomática (Ks), asimilación de  $\text{CO}_2$  y potencial hídrico foliar (PHf) para *T. rosea* luego de finalizar 4 semanas del período de post-inundación (recuperación). (a) Con luz natural y (b) luz artificial saturante.

resultados diferentes a los encontrados en *Tabebuia rosea* (Davanzo *et al.* 2002).

A pesar de que los contenidos de clorofila y de nitrógeno fueron mayores en las plantas no sometidas a inundación, no se reflejaron de manera significativa en las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> (Hernández 1972). Herrera *et al.* (2010) coinciden con los resultados obtenidos en el presente trabajo en cuanto a que la anoxia genera una disminución en la disponibilidad de nitrógeno, sin embargo estos autores agregan que esta disminución en nitrógeno, junto a una disminución en la absorción de agua, lleva a cierres estomáticos que afectan la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub>. Diferentes autores indican que la inundación reduce la conductancia estomática y la asimilación de CO<sub>2</sub> en plantas de ambos hábitats inundados y no inundados (Pezeshki 1993, Gravatt & Kirby 1998). Sin embargo, López & Kursar (1999) reportan la ausencia de fuertes reducciones en la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> y de la conductancia estomática en especies arbóreas de hábitats inundados y libres de inundación, lo que muestra que hay especies que no son sensibles a estas condiciones. Adicionalmente, Baraloto *et al.* (2007) muestran que las evidencias son inconsistentes en cuanto al conjunto de características (ej. tasas fotosintéticas máximas, áreas foliares específicas) asociadas con la distribución de especies en bosques de tierra firme en comparación con aquellos estacionalmente inundados.

El potencial hídrico en *T. rosea* aumenta ligeramente en las plantas inundadas, con poca variación durante la fase experimental, lo que indica que no ocurre ningún estrés hídrico, al ser esta especie

muy tolerante a la saturación hídrica del suelo, contrario a lo que ocurre en especies susceptibles a la inundación como *Platanus occidentalis*, que muestra cierre estomático temprano e inhibición del crecimiento (Tang & Kozlowski 1982). Herrera *et al.* (2010) no encontraron diferencias en el potencial hídrico foliar de árboles sometidos a inundación, sin embargo describen cambios en el potencial osmótico sugiriendo importantes ajustes osmóticos. Al final del período de post-inundación las plantas mostraron indicios de recuperación al observarse una inversión en las tasas de asimilación, las que se hacen ligeramente mayores en las plantas inundadas, por lo que podemos concluir que la eliminación del estrés produce una recuperación de la fotosíntesis, que se puede traducir en un aumento de la productividad a corto plazo. Los resultados obtenidos permiten recomendar el apamate (*T. rosea*), para programas de reforestación y recuperación de suelos inundados, ya que esta especie tolera condiciones de anegamiento y anoxia que se presentan en los suelos de los Llanos Occidentales. En este sentido, Guevara (1997) estudió la factibilidad económica y silvicultural de establecimiento de plantaciones de esta especie, en la Reserva Forestal Caparo, encontrando que con una tasa interna de retorno del 6 % para el bloque de mayor rendimiento, la plantación es rentable en un horizonte de 30 años.

### Referencias bibliográficas

ARNON, D.I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol.* 24: 1-5.

- BARALOTO, C., D. MORNEAU, L. BLANC & B. FERRY. 2007. Seasonal water stress tolerance and habitat associations within four neotropical tree genera. *Ecology* 88: 478-489.
- CAEMMERER, S. von & G. FARQUHAR. 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*. 153: 376-387.
- COLMER, T.D. & L. VOESENEK. 2009. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Functional Plant Biology* 36: 665-681.
- DAVANSO, M., L. DE SOUZA, M. MEDRI, J. PIMENTA & E. BIANCHINI. 2002. Photosynthesis, growth and Development of *Tabebuia avellanedae* Lor. Ex Griseb. (Bignoniaceae) in flooded soil. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 45: 375-384.
- FERNANDEZ, M., A. PIETERS, C. DONOSO, C. HERRERA, W. TEZARA, E. RENGIFO & A. HERRERA. 1999. Seasonal changes in photosynthesis of trees in the flooded forest of the Mapiro River. *Tree Physiology* 19: 79-85.
- GRAVATT, D. & C. KIRBY. 1998. Patterns of photosynthesis and starch allocation in seedlings of four bottomland hardwood tree species subjected to flooding. *Tree Physiology* 18: 411-417.
- GUEVARA, A. 1997. *Factibilidad de las plantaciones de apamate (Tabebuia rosea Bertol DC) bajo el método Caparo como opción silvicultural para los Llanos Occidentales de Venezuela*. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Centro de Estudios Forestales y Ambientales de Postgrado. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. 94 p. (Tesis de grado).
- HERNÁNDEZ G., R. 1972. *Relationship between structure and function in senescing Populus deltoides Bartr. Chloroplasts*. State University of New York College of Forestry at Syracuse University. 82 p. (Ph. D. Thesis).
- HERRERA, A., W. TEZARA, O. MARIN & E. RENGIFO. 2008. Stomatal and non-stomata limitations of photosynthesis in trees of a tropical seasonally flooded forest. *Physiologia Plantarum* 134: 41-48.
- HERRERA, A., E. RENGIFO, W. TEZARA. 2010. Respuestas ecofisiológicas a la inundación en árboles tropicales tolerantes de un igapó. *Ecosistemas* 19: 37-51.
- HUNT, R. 1978. Plant growth analysis. The Institute of Biology's Studies in Biology No 96. Edward Arnold, London, 67p.
- IFLA. 1990. *Apamate (Tabebuia rosea)*. Instituto Forestal Latinoamericano. Serie Maderas Comerciales de Venezuela. Ficha Técnica No 17, Mérida, Venezuela. 26 p.
- JACKSON, M. & M. DREW. 1984. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. En *Flooding and plant growth*. (T. Kozłowski. Ed.), pp. 47-127. Academic Press, New York.
- JACKSON, M. & T. COLMER. 2005. Response and adaptation by plants to flooding stress. *Annals of Botany* 96: 501-505.
- KOZŁOWSKI, T. 1984. Extent causes and impacts of flooding. En *Flooding and plant growth*. (T. Kozłowski. Ed.), pp. 1-7. Academic Press, New York.

- KOZLOWSKI, T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monograph* 1: 1-29.
- LÓPEZ, O. & T. KURSAR. 1999 Flood tolerance of four tropical tree species. *Tree Physiology* 19: 925-932.
- LÓPEZ, O. & T. KURSAR. 2003. Does flood tolerance explain tree species distribution in tropical seasonally flooded habitats? *Oecologia* 136: 193-204.
- MULLER, L. 1961. Un aparato de microkejdahl simple para análisis rutinarios rápidos de materiales vegetales. *Turrialba* 11: 17-25.
- PAROLIN, P., O. DE SIMONE, K. HAASE, D. WALDHOFF, S. ROTTENBERGER, U. KUHN, J. KESSELMEIER, B. KLEISS, W. SCHMIDT, M. PIEDADE. & W. JUNK, W2004. Central Amazonian floodplain forests: Tree adaptations in a pulsing system. *Botanical Review* 70: 357-380.
- PEZESHKI, S. 1993. Differences in patterns of photosynthetic response to hypoxia in flood-tolerant and flood-sensitive tree species. *Photosynthetica* 28: 423-430.
- PONNAMPERUMA, F. 1972. The chemistry of submerged soil. *Adv. Agron.* 24: 29-95.
- SENA GOMES, A. & T. KOZLOWSKI. 1980. Growth responses and adaptations of *Fraxinus pennsylvanica* seedlings to flooding. *Plant Physiol.* 66: 267-271.
- SENA GOMES, A. & T. KOZLOWSKI. 1988. Physiological and growth responses to flooding of seedlings of *Hevea brasiliensis*. *Biotropica* 20:286-293.
- TANG, Z. & T. KOZLOWSKI. 1982. Physiological morphological and growth responses of *Platanus occidentalis* to flooding. *Plant and Soil* 66: 243-253.
- VACCARO, S., M. ARTURI, J. GOYA, J. L. FRANGI & G. PICCOLO.2003. Almacenaje de carbono en estadios de la sucesión secundaria en la provincia de Misiones, Argentina. *Interciencia.* 28(9): 1-17.
- YAMAMOTO, F., T. SAKATA & K. TERAZAWA. 1995. Growth, morphology, stem anatomy and ethylene production in flooded *Alnus japonica* seedlings. *IAWA J.* 16: 47-59.