

Respuestas ecofisiológicas a la inundación en árboles tropicales tolerantes de un igapó

A. Herrera ¹, E. Rengifo ², W. Tezara ¹

(1) Centro de Botánica Tropical, Instituto de Biología Experimental, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.

(2) Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Altos de Pipe, Estado Miranda, Venezuela.

► Recibido el 11 de septiembre de 2009, aceptado el 3 de diciembre de 2009.

Herrera, A., Rengifo, E., Tezara, W. (2009). Respuestas ecofisiológicas a la inundación en árboles tropicales tolerantes de un igapó. *Ecosistemas* 19(1):37-51.

La inundación de las plantas inhibe la absorción de agua, ocasiona cierre estomático y reduce la tasa fotosintética (A). En las especies tolerantes, estas respuestas fisiológicas se revierten con el tiempo. En un bosque estacionalmente inundado de Brasil, nos propusimos validar un modelo para explicar las respuestas iniciales y la aclimatación a la inundación de distintas especies de plantas. La primera respuesta observada fue el cierre estomático, el cual pareció ser producido por un aumento en el contenido xilemático y foliar de ácido abscísico (ABA). El descenso en la conductancia estomática (g_s) estuvo acompañado por una disminución de la tasa fotosintética (A), disminución de la limitación estomática relativa de la fotosíntesis (L_s) y aumento en la limitación mesofilar relativa (L_m). En el máximo de inundación A y g_s retomaron los valores de plantas drenadas. Aunque un descenso en la concentración de CO_2 intercelular (C_i) producto de la disminución de A puede causar fotoinhibición crónica, no se encontraron disminuciones del rendimiento cuántico potencial del PSII (F_v/F_m). Aumentos de L_m con disminución de L_s sugieren que el cierre estomático no fue la causa principal de la reducción de A, la cual estuvo aparejada con una disminución del contenido de proteína soluble total (PST), una medida indirecta del contenido de rubisco. En momentos de máxima inundación, todas las variables que habían sufrido cambios debido a la subida de aguas retomaron los valores de plantas drenadas, indicando aclimatación a este ambiente.

Palabras clave: ABA, conductancia estomática, flujo de savia, fotoinhibición, fotosíntesis

Herrera, A., Rengifo, E., Tezara, W. (2009). Physiological responses to flooding in tropical tolerant trees. *Ecosistemas* 19(1):37-51.

Flooding of plants inhibits water absorption, causes stomatal closure and reduces photosynthetic rate (A). In tolerant species these physiological responses are reverted with time. In a seasonally flooded forest, we proposed to validate a model to explain the initial responses and the acclimation to flooding. Stomatal closure was apparently produced by an increase in xylematic and leaf content of abscisic acid (ABA). The reduction in stomatal conductance (g_s) was accompanied by a diminution in A, diminution in the relative stomatal limitation to photosynthesis (L_s) and increase in the relative mesophyll limitation (L_m). At maximum flood A and g_s returned to the values of drained plants. Although a reduction in intercellular $[CO_2]$ (C_i) caused by the diminution of A may cause chronic photoinhibition, no decrease in the quantum yield of PSII (F_v/F_m) was observed. Increases of L_m with diminution of L_s suggest that stomatal closure was not the main cause of the reduction of A, which was accompanied by a diminution of soluble protein content, an indirect measure of rubisco content. At maximum flooding, all variables that had suffered changes during rising-waters returned to values of drained trees, indicating acclimation.

Key words: ABA, photoinhibition, photosynthesis, sap flux, stomatal conductance

Introducción

La inundación causa hipoxia o anoxia del suelo, dependiendo de la profundidad de la columna de agua y la duración del fenómeno (Colmer y Voesenek, 2009). La deficiencia parcial o total de oxígeno en el suelo produce una serie de efectos adversos en la fisiología de las plantas, los cuales en especies tolerantes se revierten a la condición normóxica después de comenzada la inundación (Pezeshki, 1993). En los bosques ribereños de la Panamazonia los árboles pueden sufrir inundación periódica, de larga duración y gran profundidad, cuando ríos de aguas blancas tales como el Orinoco, o de aguas negras como el Río Negro, se desbordan y/o represan, creando ecosistemas denominados *várzeas* en el primer caso e *igapós* en el segundo (Prance, 1979). El río Mapire, un afluente norte del Orinoco, forma un *igapó* estacional debido tanto a un aumento de su caudal como a su represamiento por el Orinoco.

Esta revisión resume el resultado de más de 15 años de investigaciones en el igapó del río Mapire. Nuestros resultados nos han permitido ir refinando un primer modelo que explique de manera mecanicista las respuestas fisiológicas y su aclimatación a la inundación en especies que crecen exclusivamente en este ecosistema. Los resultados presentados corresponden exclusivamente a las hojas emergentes más jóvenes y totalmente expandidas sin contacto con el agua.

Modelo

Las diversas mediciones hechas por los autores y colaboradores, y su comparación con la bibliografía, permiten proponer un modelo de respuestas iniciales a la inundación y aclimatación (**Fig. 1**). La hipoxia y anoxia generan una disminución de la disponibilidad de N (Barrios y Herrera, 1994), y de la absorción de agua e iones por las raíces y un aumento de la síntesis de ABA, el cual sería trasladado por el xilema hacia las hojas causando cierre estomático (lado derecho del esquema). Esto se traduciría en un aumento de L_s . Un descenso en g_s ocasiona un descenso en C_i , lo que conlleva un descenso en A. Por otro lado (lado izquierdo del esquema), la anoxia disminuye la disponibilidad de N en el suelo y la capacidad de absorción de las raíces, creando una deficiencia de este y posiblemente otros nutrientes, disminuyendo el contenido y/o actividad de rubisco, aumentando L_m y disminuyendo A. El descenso en A y g_s sin cambios en radiación ni demanda evaporativa del aire podrían inducir fotoinhibición crónica. La aparición de adaptaciones morfoanatómicas tales como aerénquima, lenticelas hipertrofiadas o raíces adventicias, y bioquímicas, como la síntesis de nuevas acuaporinas radicales (Tournaire-Roux et al., 2003), que mejoran el suministro de oxígeno (Parolin, 2001), ocasionarían la aclimatación.

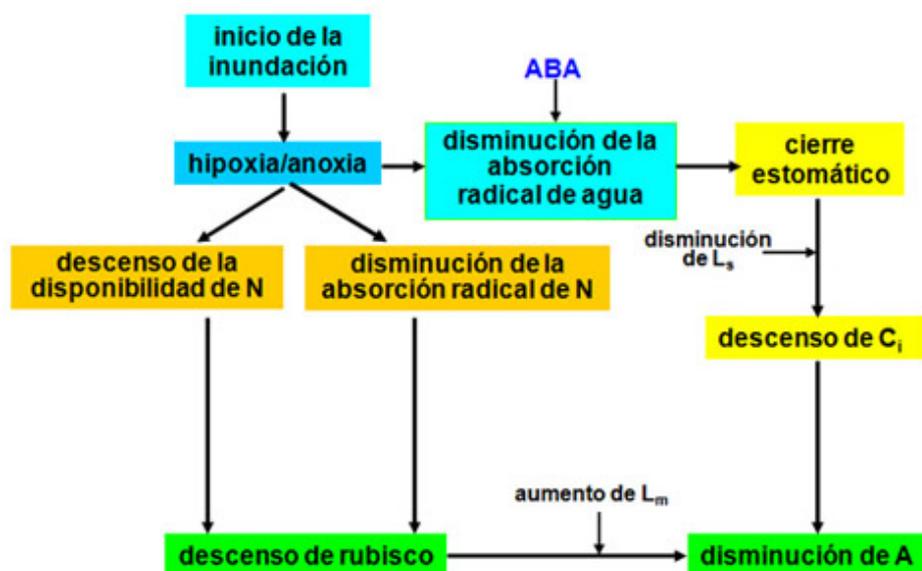


Figura 1. Posible mecanismo de inhibición de la fotosíntesis por la inundación.

Resultados y Discusión

A continuación se muestran los resultados obtenidos de la medición en hojas maduras, totalmente expandidas y emergentes, de intercambio gaseoso foliar (medido con analizadores IR portátiles), relaciones hídricas (potenciales hídrico y osmótico con cámara de presión y psicrómetro de punto de rocío, respectivamente) y velocidad de flujo de savia (medida con sensores de disipación térmica) en diferentes etapas del ciclo de inundación.

Relaciones hídricas y cierre estomático

Los ciclos anuales de precipitación y altura del río Mapire sobre el Orinoco son marcadamente estacionales (**Fig. 2**), mientras que las variaciones estacionales en el microclima presentan pocos cambios interanuales (**Fig. 3**), todo lo cual hace que las respuestas observadas en los árboles sean altamente repetidas, tal y como se puede deducir de los cambios estacionales en A , g_s y el potencial hídrico (Ψ) reportados a lo largo de 9 años de investigación (ver Fernández et al., 1999; Rengifo et al., 2005; Herrera et al., 2008a).

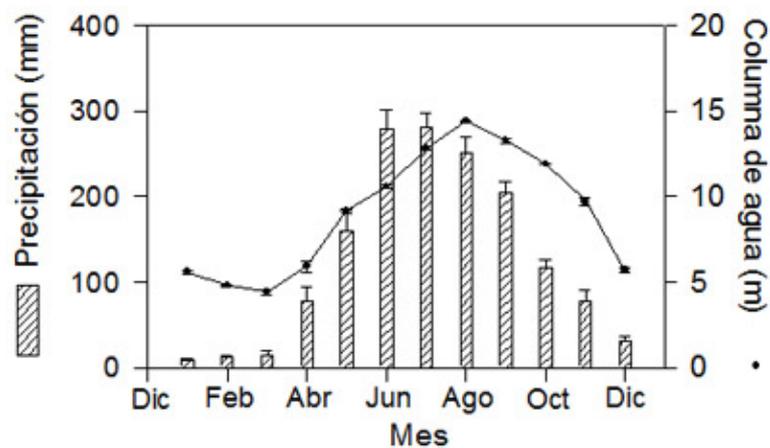


Figura 2. Cambios a lo largo del año en la precipitación y la altura sobre el Orinoco de la columna de agua del río Mapire. Los valores son media \pm ES ($n=4$ años).

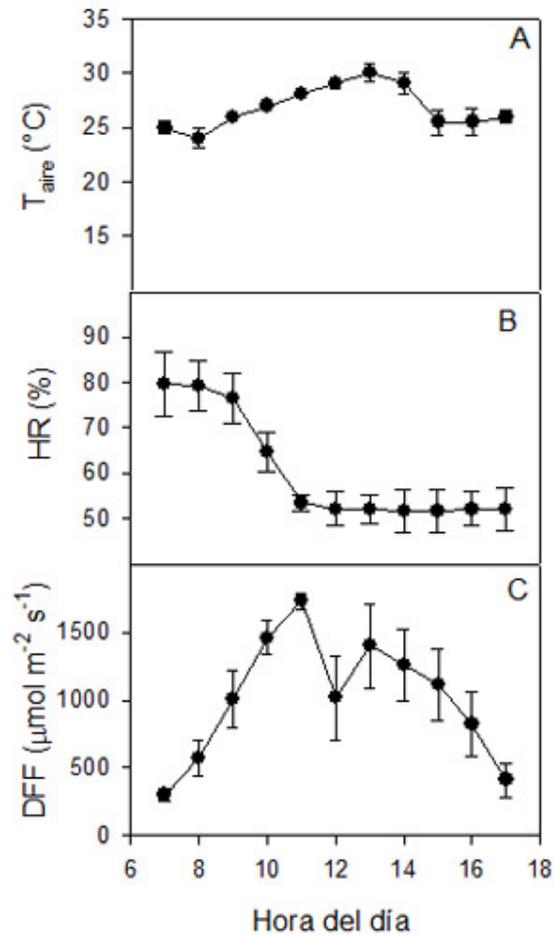


Figura 3. Cursos diarios en el bosque del río Mapire de: A, temperatura del aire; B, humedad relativa y C, densidad de flujo fotónico. Los valores son media \pm ES de distintas estaciones a lo largo de 5 años.

La inundación no causó un descenso en el Ψ , al contrario de lo que ocurre en plantas intolerantes (Pezeshki, 1993), mientras que sí ocasionó una disminución en el potencial osmótico (Ψ_s), sugiriendo ajuste osmótico (**Fig. 4**), de manera similar a lo encontrado en plántulas de *Pouteria orinocoensis* sometidas experimentalmente a inundación (Fernández, 2006).

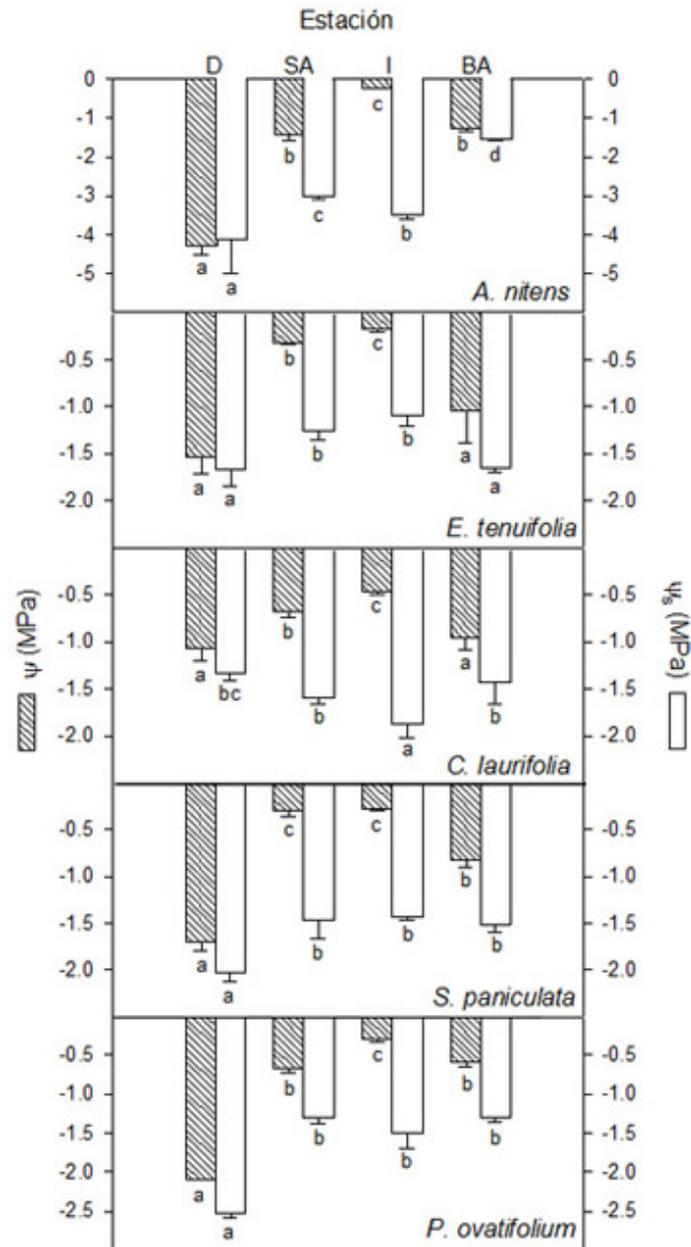


Figura 4. Cambios estacionales en el potencial hídrico del xilema y el potencial osmótico de la hoja de las especies indicadas. D, drenaje; SA, subida de aguas; I, máxima inundación; BA, bajada de aguas. Los valores son media \pm ES ($n=4$). Letras diferentes indican diferencias significativas entre estaciones. Modificado de Rengifo et al., (2005)

Los mayores valores de A y g_s en *Acosmium nitens*, *Eschweilera tenuifolia*, *Campsiandra laurifolia*, *Symmeria paniculata* y *Psidium ovatifolium* se midieron en la estación seca, con suelo drenado aunque húmedo; el inicio de la inundación (subida de aguas) ocasionó un descenso de A y g_s en todas las especies excepto *A. nitens*, cuyos árboles sufren los efectos de la sequía por estar más alejados del cauce del río (Fig. 5). Los valores volvieron durante la máxima inundación o la bajada de aguas a aquellos en drenaje, indicando un proceso de aclimatación (Rengifo et al., 2005).

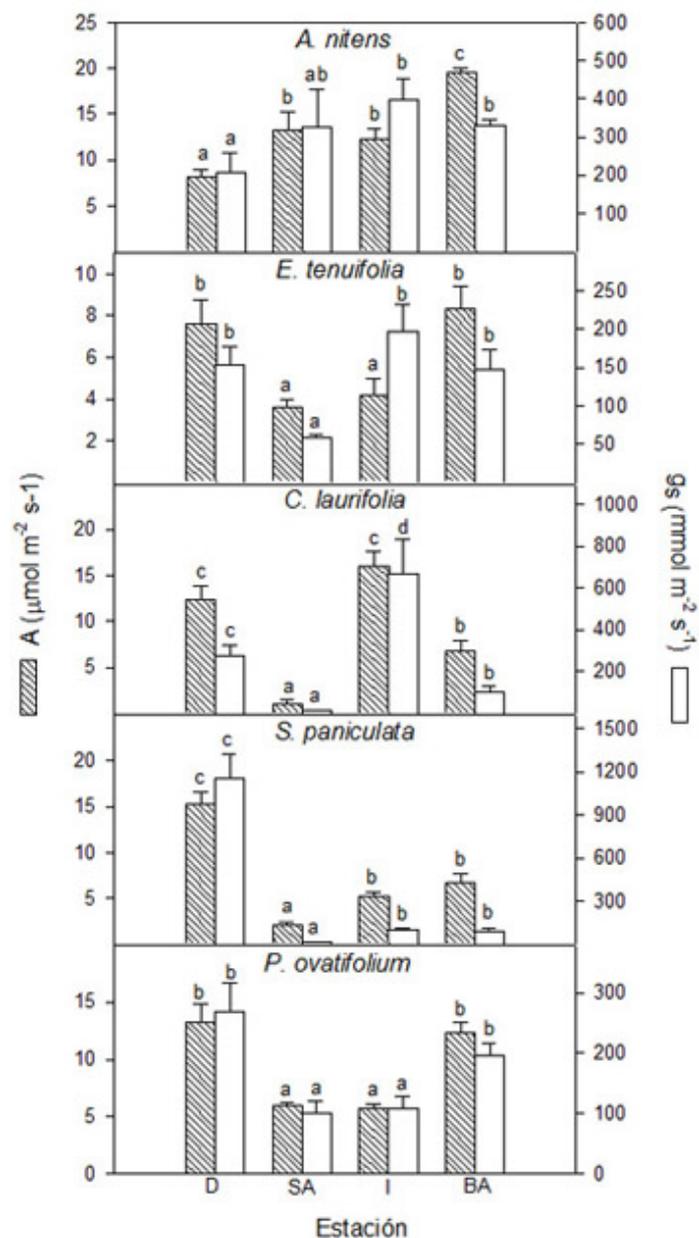


Figura 5. Cambios estacionales en la tasa fotosintética y la conductancia estomática de las especies indicadas. Los valores son media \pm ES ($n=4$). D, drenaje; SA, subida de aguas; I, máxima inundación; BA, bajada de aguas. Letras diferentes indican diferencias significativas entre estaciones. Modificado de Rengifo et al., (2005).

El contenido de ABA xilemático y foliar fue menor durante el drenaje y mayor a la entrada de aguas en *C. laurifolia* y *P. orinocoensis*; g_s también disminuyó a la subida de aguas, sugiriendo una relación positiva entre el contenido de ABA y el cierre estomático (Fig. 6; Rengifo et al., 2006). Esto ha sido demostrado en especies no tolerantes a la inundación, tales como el tomate (Else et al., 1995; pero ver Else et al., 2009 para hipótesis alternativas).

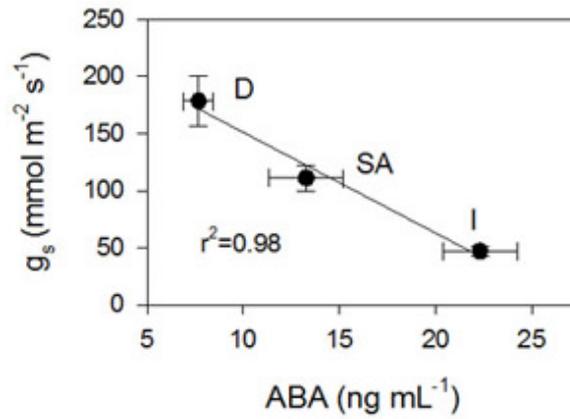


Figura 6. Relación entre el contenido xilemático de ácido abscísico y la conductancia estómatomica en árboles de *Campsiandra laurifolia*. Los valores son media \pm ES ($n=6$). Se indica la estación cuando fueron hechas las determinaciones. Se incluye el coeficiente de determinación de la regresión.

Limitación mesofilar relativa de la fotosíntesis

En un estudio publicado en 2008, las curvas de respuesta fotosintética a C_i de algunas de estas especies también sufrieron cambios estacionales, mostrando con el inicio de la inundación una reducción tanto de la A saturada por C_i (Asat) como de la pendiente de la porción lineal (llamada por algunos autores *eficiencia de carboxilación*); en la máxima inundación estos dos valores retomaron aquellos en suelo drenado (**Fig. 7**).

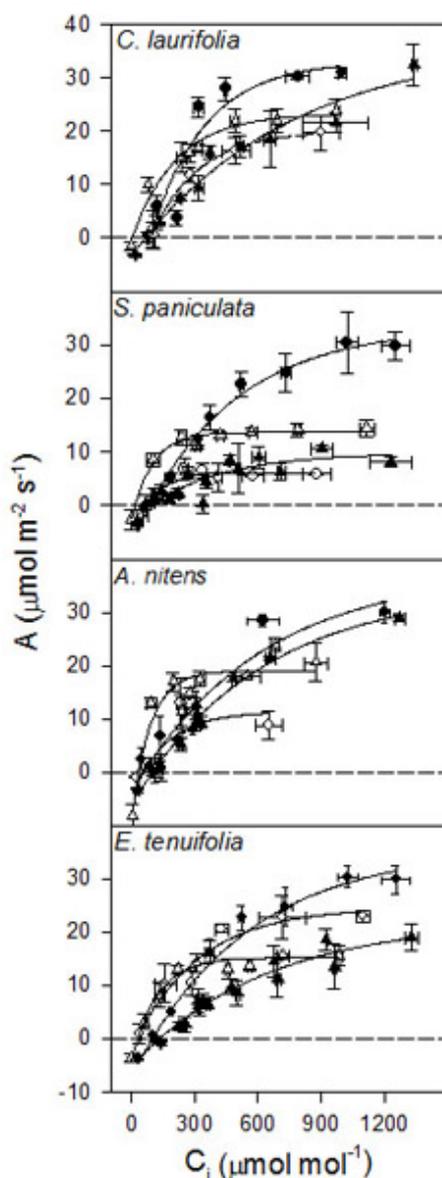


Figura 7. Respuesta de la tasa fotosintética (A) a la $[CO_2]$ intercelular en las especies indicadas durante el drenaje (círculos cerrados), durante la subida de aguas (círculos abiertos), con 2 m de inundación (triángulos cerrados) y con 5 m de inundación (triángulos abiertos). Los valores son media \pm ES ($n=4$). Tomado de Herrera et al., (2008a).

En *C. laurifolia* y *S. paniculata*, A disminuyó a la subida de aguas, mientras que en las otras dos especies aumentó, denotando que durante la sequía habían sufrido cierto estrés hídrico; en todas las especies, A fue máxima en la máxima inundación (**Fig. 8**). La inundación disminuyó g_s fuertemente en *C. laurifolia* y *S. paniculata*, no la afectó en *A. nitens* y la aumentó en *E. tenuifolia*. Este patrón general observado por Herrera et al., (2008a) ya había sido encontrado previamente por Fernández et al., (1999) y Rengifo et al., (2005). La relación C_i/C_a ($C_a=[CO_2]$ ambiental) aumentó al inicio de la inundación para reducirse otra vez con la máxima inundación. La EC se mantuvo constante en dos de las especies, disminuyó con la inundación en una, y aumento con la máxima inundación en dos. Con la inundación, L_s disminuyó en todas las especies, sugiriendo esto que no es sólo el cierre estomático lo que ocasiona el descenso de A ; por su parte, definiendo $L_m=0$ en la estación en que A_{sat} fue máxima (para una definición de L_s y L_m , ver Lawlor 2002), o sea, el drenaje, L_m aumentó con la subida de aguas en todas las especies. En dos de las especies, L_m disminuyó otra vez en algún momento del ciclo de inundación. El contenido de PST disminuyó a la subida de aguas en todas menos *S. paniculata* y aumentó en todas durante I2. El contenido de clorofilas disminuyó a la subida de aguas en todas las especies menos *S. paniculata* y fue máximo en I1 en todas las especies, disminuyendo otra vez en I2, posiblemente por efectos de la edad foliar.

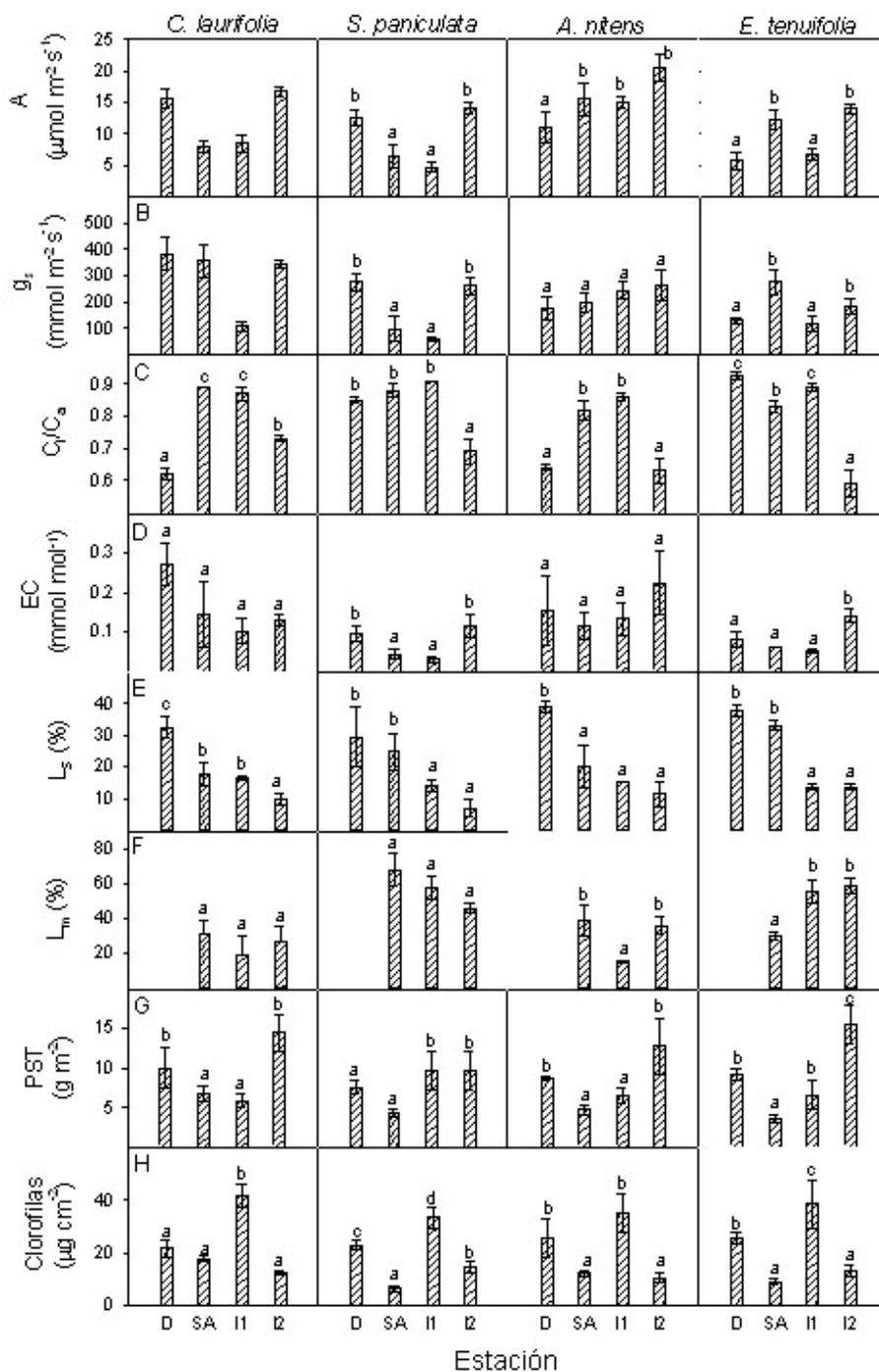


Figura 8. Cambios con la inundación en la tasa fotosintética máxima (A), la conductancia estomática (g_s), la relación entre la $[CO_2]$ intercelular y la ambiental (C_i/C_a), la eficiencia de carboxilación (EC), la limitación estomática relativa (L_s), la limitación mesofilar relativa a la fotosíntesis (L_m), el contenido de proteína soluble total (PST) y el contenido de clorofilas en las especies indicadas. D, durante el drenaje; SA, durante la subida de aguas; I1, inundación por 2 m de agua; I2, inundación por 5 m de agua. Los valores son media \pm ES ($n=4$). Letras diferentes indican diferencias significativas debidas a la estación. Modificado de Herrera et al., (2008a).

Fotoinhibición

En el estudio realizado por Rengifo et al., (2005), los descensos en A y g_s no estuvieron asociados a cambios importantes ni en el contenido de clorofila total ni en el rendimiento cuántico potencial del PSII medido antes del amanecer (F_v/F_m ; Genty et al., 1989) (**Fig. 9**); con la inundación, F_v/F_m disminuyó significativamente en todas las especies pero en ningún caso hasta valores considerados indicadores de fotoinhibición crónica Bolhàr-Nordenkampf y Öquist (1993). Esto sugiere que aun cuando hubo un incremento en L_m (posiblemente por pérdida de rubisco), los mecanismos de disipación del exceso de energía radiante absorbida fueron suficientes para evitar la fotoinhibición crónica, tal como se encontró en hojas emergentes de plántulas inundadas de *P. orinocoensis*, Fernández (2006). En hojas sumergidas de *E. tenuifolia*, *C. laurifolia*, *S. paniculata* y *P. ovatifolium*, F_v/F_m fue menor que en hojas emergentes, pero a valores no indicadores de fotoinhibición crónica (Rengifo et al 2001). Por el contrario, en hojas sumergidas tanto de *P. orinocoensis* ($F_v/F_m=0.6$; Fernández, 2006) como *S. paniculata* ($F_v/F_m=0.2$; Waldhoff et al., 2002) se hallaron evidencias de fotoinhibición crónica.

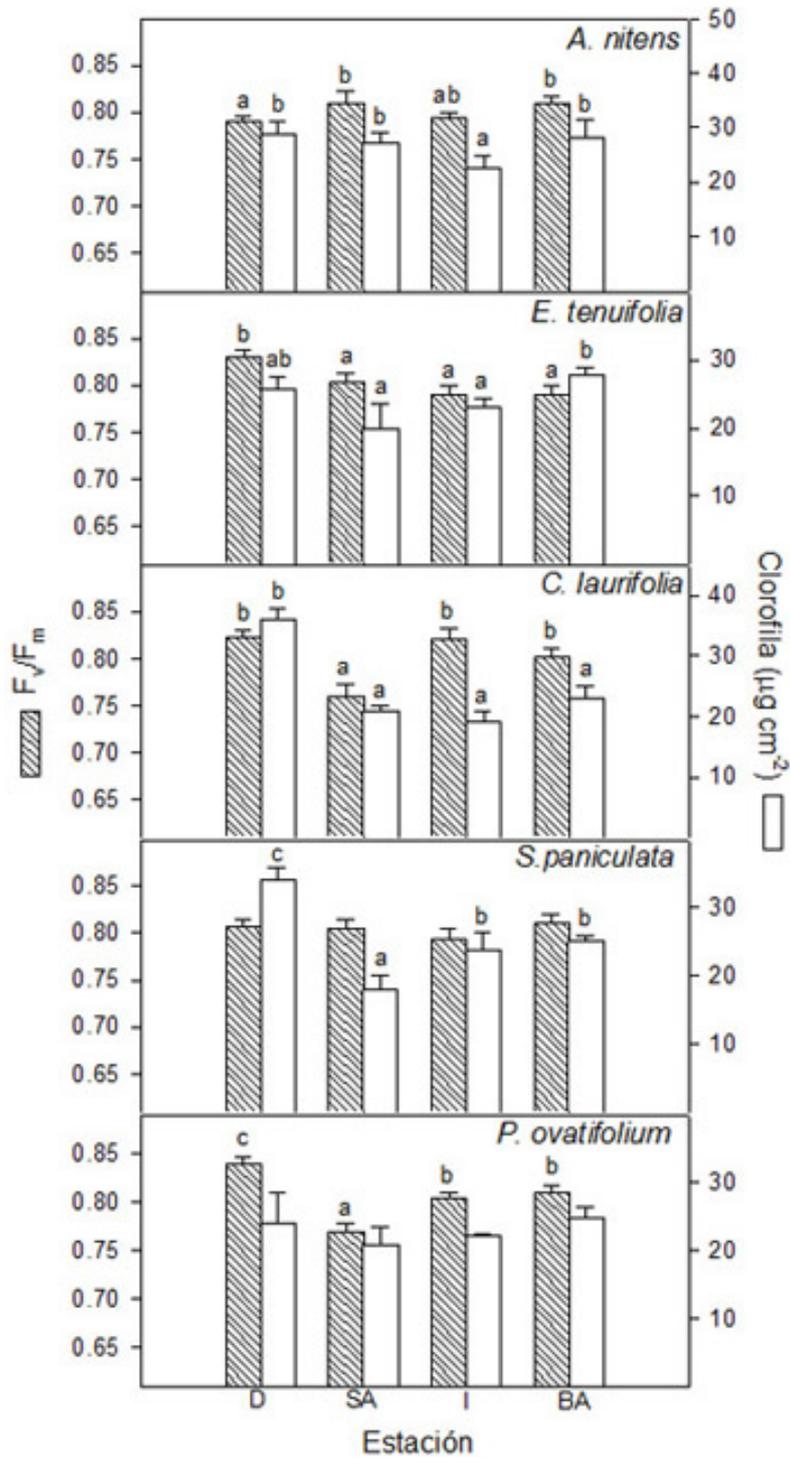


Figura 9. Cambios estacionales en las especies indicadas en el contenido de clorofila total y el rendimiento cuántico potencial del PSII. Los valores son media \pm ES (n=4). Letras diferentes indican diferencias significativas debidas a la estación. Modificado de Rengifo et al., (2005).

Flujo de savia

Herrera et al., (2008b) aportaron evidencias de que la inundación ocasiona una disminución de la absorción radical de agua, manifestada por una disminución en la velocidad de flujo de savia xilemática (V) medida por el método de Granier (1987). En árboles de *C. laurifolia* en suelo drenado pero húmedo, el curso diario de V siguió el de densidad de flujo fotónico fotosintético (DFF), pero al comienzo de la inundación V fue independiente de DFF, indicando que otro factor estaba gobernando V (**Fig. 10**). Se encontró un alto V durante la noche en los periodos de subida de aguas, en concordancia con múltiples reportes de transpiración nocturna (Snyder et al., 2003), lo cual puede ser interpretado como un mecanismo de relleno de condensadores vaciados durante el día (Herrera et al., 2008b). En el máximo de inundación, los dos cursos fueron paralelos. La recuperación parcial del curso diurno de V se relacionó con la aparición de raíces adventicias en las ramas cercanas al nivel del agua, lo cual ha sido observado repetidamente en especies tolerantes (Parolin, 2001; Colmer y Voesenek, 2009) e interpretado como un mecanismo de mejora del suministro de oxígeno (Kozlowski, 1984). En máxima inundación V_{\max} fue inferior al valor en drenaje ya que apenas un 25 % de la copa de los árboles se hallaba en el aire. La producción de raíces adventicias no fue un fenómeno generalizado en las especies del *igapó* de Mapire, coincidiendo con observaciones de Wittmann y Parolin (2005).

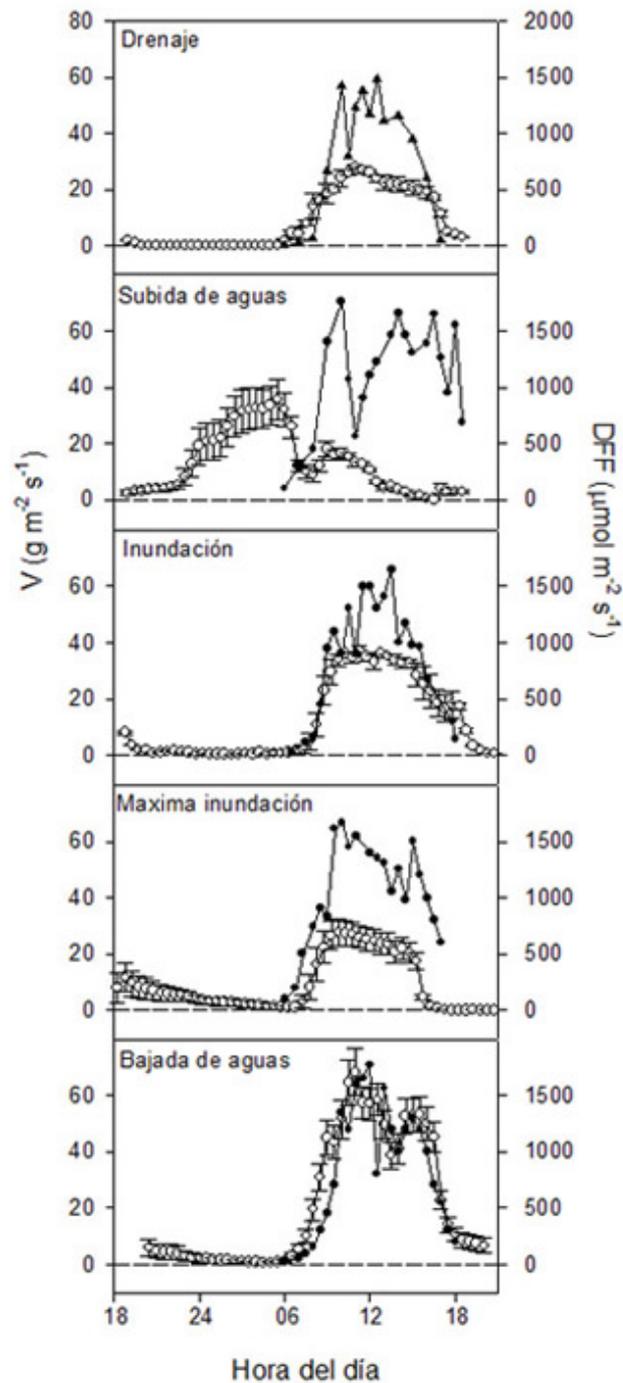


Figura 10. Cambios estacionales en el curso diario de velocidad de flujo de savia (V) en árboles de *Campsiandra laurifolia* y la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFF). Los valores de V (círculos) son $\text{media} \pm \text{ES}$ ($n=10$); los valores de DFF (triángulos) son medidas puntuales. Modificado de Herrera et al., (2008b).

Conclusiones

Los resultados discutidos permiten proponer un modelo para la aclimatación a la inundación de las especies del igapó de Mapire (**Fig. 11**). En máxima inundación, la aparición de nuevas estructuras morfoanatómicas conduce a un aumento de la absorción radical de agua y, posiblemente, a la síntesis de acuaporinas radicales, y a una disminución del suministro de ABA a las hojas. La disminución de ABA permite la apertura estomática; la mejora en el suministro de O_2 permite un aumento de la absorción radical de N, que conlleva síntesis de rubisco, lo cual se traduce en una disminución de L_m y un aumento de A , manteniéndose L_s constante.

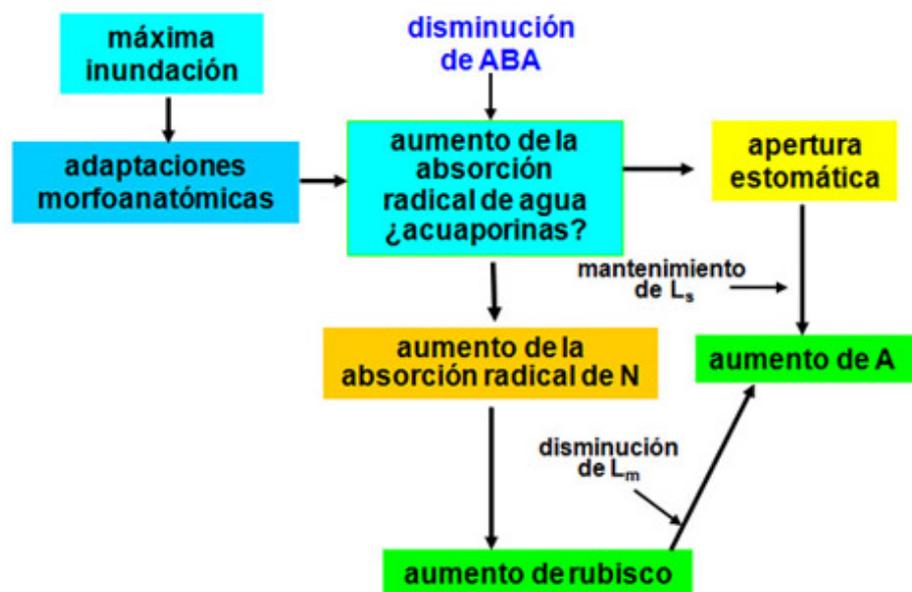


Figura 11. Posible mecanismo de aclimatación a la inundación en árboles tolerantes.

Referencias

- Barrios, E., Herrera, R., 1994. Nitrogen cycling in a Venezuelan tropical seasonally flooded forest; soil nitrogen mineralization and nitrification. *Journal of Tropical Ecology* 10:399-416.
- Bolhàr-Nordenkamp, H.R., Öquist, G., 1993. Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research. En: Hall, D.O., Scurlock, J.M.O., Bolhàr-Nordenkamp, H.R., Leegood, R.C., Long, S.P. (eds.). *Photosynthesis and production in a changing environment*, pp. 193-206, Chapman and Hall, Londres. U.K.
- Colmer, T. D., Voesenek, L.A.C.J., 2009. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Functional Plant Biology* 36:665–681.
- Else M.A., Janowiak, F., Atkinson, C.J., Jackson, M.B., 2009. Root signals and stomatal closure in relation to photosynthesis, chlorophyll a fluorescence and adventitious rooting of flooded tomato plants. *Annals of Botany* 103:359-376.
- Else, M.A., Davies, W.J., Malone, M., Jackson M.B., 1995. A negative hydraulic message from oxygen-deficient roots of tomato plants? *Plant Physiology* 109:1017-1024.
- Fernández, M.D., 2006. Changes in photosynthesis and fluorescence in response to flooding in emerged and submerged leaves of *Pouteria orinocoensis*. *Photosynthetica* 44:32-38.
- Fernández, M.D., Pieters, A., Donoso, C., Herrera, C., Tezara, W., Rengifo, E., Herrera, A., 1999. Seasonal changes in photosynthesis of trees in the flooded forest of the Mapire river. *Tree Physiology* 19:79-85.
- Genty, B., Briantais, J.M., Baker, N.R., 1989. The relationships between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta* 990:87-92.
- Granier, A., 1987. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology* 3:309-320.
- Herrera, A., Tezara, W., Rengifo, E., Flores, S., 2008a. Changes with seasonal flooding in sap flow of the tropical flood-tolerant tree species, *Campsiandra laurifolia*. *Trees* 22:551-558.
- Herrera, A., Tezara, W., Marín, O., Rengifo, E., 2008b. Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis in trees of a tropical seasonally flooded forest. *Physiologia Plantarum* 134:41-48.

- Kozłowski, T.T., 1984. Plant responses to flooding of soil. *BioScience* 34:162-167.
- Lawlor, D.W., 2002. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Annals of Botany* 89:871-885.
- Parolin, P., 2001. Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. *Oecologia* 128:326-335.
- Pezeshki, S.R., 1993. Differences in patterns of photosynthetic responses to hypoxia in flood-tolerant and flood-sensitive tree species. *Photosynthetica* 28:423-430.
- Prance, G.T., 1979. Notes on the vegetation of Amazonia. III. Terminology of Amazonian forest types subjected to inundation. *Brittonia* 31:26-38.
- Rengifo, E., Herrera, A., Tezara, W., Flores, S., 2006. Efecto de la inundación y la sequía sobre la conductancia estomática, el contenido ABA xilemático y foliar y el estado hídrico de dos especies arbóreas tropicales tolerantes a la inundación. *Libro de Resúmenes IX Congreso Latinoamericano de Botánica*, Asociación Latinoamericana de Botánica, Santo Domingo, Republica Dominicana.
- Rengifo, E., Tezara, W., Herrera, A., 2005. Water relations, chlorophyll a fluorescence and carbohydrate contents in trees of a tropical forest in response to flood. *Photosynthetica* 43:203-210.
- Rengifo, E., Tezara, W., Herrera, A., 2001. Effect of flooding and drought on chlorophyll a fluorescence of trees of tropical seasonally flooded forest. En: Labrecque, M., (ed.), *The Tree 2000*. pp. 288-292. Isabelle Quentin, Montreal. Canada.
- Snyder, K.A., Richards, J.H., Donovan, L.A., 2003. Night-time conductance in C₃ and C₄ species: do plants lose water at night? *Journal of Experimental Botany* 54:861-865.
- Tournaire-Roux, C., Sutka, M., Javot, H., Gout, E., Gerbeau, P., Luu, D.-T., Bligny, R., Mural, C., 2003. Cytosolic pH regulates root water transport during anoxic stress through gating of aquaporins. *Nature* 425:393-397.
- Waldhoff, D., Furch, B., Junk, W., 2002. Fluorescence parameters, chlorophyll concentration, and anatomical features as indicators for flood adaptation of an abundant tree species in Central Amazonia: *Symmeria paniculata*. *Environmental and Experimental Botany* 48:225-235.
- Wittmann, F., Parolin, P., 2005. Aboveground roots in amazonian floodplain trees. *Biotropica* 37:609-619.