

# RESPUESTA DEL TOMATE (*Lycopersicon esculentum* Mill.) A 36 HORAS DE INUNDACIÓN EN DOS MOMENTOS DEL FOTOPERÍODO

J. M. Dell'Amico<sup>✉</sup>, A. Torrecillas, P. Rodríguez, D. Morales y María de J. Sánchez-Blanco

**ABSTRACT.** The water relations of tomato plants (*Lycopersicon esculentum* Mill) submitted to two flooding cycles imposed at the beginning and at the end of the photoperiod were studied under controlled conditions. Flooding induced stomatal closure due to leaf desiccation caused by the depression in water uptake by the roots as a result of a lowered root permeability in both experiments. At the beginning of flooding treatments there was an effective negative hydraulic message from O<sub>2</sub> deficient roots. However, after that and during the recovery periods, there was an evident delay in leaf conductance recovery with respect to leaf water potential and leaf turgor potential, supporting the view that chemical messages predominate. The absence of a hydrostatic pressure gradient when the flooding was imposed at the end of photoperiod induced a more marked modification of plant water relations.

**RESUMEN.** Las condiciones de anoxia radical en plantas de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill cv INCA 9(1)) en dos momentos del fotoperíodo, indujeron el cierre estomático, debido a la deshidratación foliar causada, a su vez, por un descenso en la absorción de agua, como resultado de una menor permeabilidad de las raíces. En ambos ensayos durante las primeras horas de inundación, parece evidente la emisión de un mensaje de tipo hidráulico, causado por la deficiencia de oxígeno en el sistema radical, que provoca un cierre estomático parcial relacionado con un descenso transitorio del potencial hídrico foliar. Sin embargo, posteriormente y aun durante la recuperación de las plantas, parece estar actuando un predominio de señales químicas. En esta situación, el cierre estomático no parece estar directamente relacionado con el potencial hídrico y de turgencia, ya que los valores de estas variables se recuperan antes que los de la conductancia foliar. La ausencia de un gradiente hidráulico (no-transpiración), cuando la inundación fue impuesta al final del fotoperíodo (próximo al inicio del período de oscuridad), provocó una modificación más marcada en las relaciones hídricas de las plantas de tomate.

*Key words:* tomato, *Lycopersicon esculentum*, flooding, permeability, roots, plant water relations

*Palabras clave:* tomate, *Lycopersicon esculentum*, inundación, permeabilidad, raíces, relaciones planta agua

## INTRODUCCIÓN

Las relaciones hídricas y la regulación estomática de plantas de tomate en condiciones de estrés por inundación del suelo han sido considerablemente estudiadas. Existen muchas evidencias experimentales que demuestran que la reducción del contenido de O<sub>2</sub> en el suelo provoca el cierre estomático, aun cuando no se hayan apreciado cambios o incrementos significativos en el potencial hídrico foliar (1). Sin embargo, aún no se conoce

con certeza cómo se inicia la respuesta estomática y si esta varía de acuerdo con la duración y el momento de inundación de las raíces. Quizás la consecuencia más obvia de la complejidad del transporte en las raíces, es que el suministro de agua a la parte aérea de las plantas varía de acuerdo con sus demandas, lo que significa que las variaciones que normalmente ocurren en la conductividad hidráulica de las raíces (*L<sub>p</sub>*) pueden ser explicadas en gran medida por las diferencias en las tasas de transpiración (2). Por otra parte, existen resultados contradictorios en cuanto a la ocurrencia y duración de reducciones en la conductividad hidráulica de las raíces inundadas (3, 4) y tampoco se conoce claramente la relación que existe entre la apertura estomática y la *L<sub>p</sub>* en estas condiciones.

El objetivo del presente trabajo fue estudiar el comportamiento de las relaciones hídricas en plantas de tomate inundadas por espacio de 36 horas al inicio y al final del fotoperíodo.

Dr.C. J. M. Dell'Amico y Dr.C. D. Morales, Investigadores Titulares; Dr.C. P. Rodríguez, Investigador del Departamento de Fisiología y Bioquímica, Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas, Gaveta Postal 1, San José de las Lajas, La Habana, Cuba; Dr. A. Torrecillas, Profesor de Investigación y Dra. María de J. Sánchez-Blanco, Colaboradora Científica del Departamento de Riego y Salinidad del Centro de Edafología y Biología Aplicada del Segura (CEBAS), CSIC, Murcia, España

✉ amico@inca.edu.cu

## MATERIALES Y MÉTODOS

Para el desarrollo del trabajo se realizaron dos ensayos; en ambos se utilizó la especie *Lycopersicon esculentum* Mill. cultivar INCA 9(1). Las semillas fueron germinadas y cultivadas en macetas de 500 cm<sup>3</sup> de capacidad, con arena sílice lavada y en una cámara de crecimiento con ambiente controlado. Las macetas fueron colocadas en bandejas plásticas de 60x40x12 cm. Las condiciones ambientales durante la germinación fueron de oscuridad, 29°C y 80 % de HR. Posteriormente y durante todo el período experimental fueron 13 horas de fotoperíodo con una radiación fotosintéticamente activa (PAR) entre 80-250  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  semejando el amanecer, mediodía y atardecer. Las temperaturas y humedad relativa fueron 25/20°C y 60/70 % durante los períodos luz/oscuridad, respectivamente.

Las plantas fueron regadas diariamente con agua desionizada, hasta la emisión de la primera hoja verdadera y posteriormente con la solución nutritiva (5).

Al alcanzar las plantas el estado fenológico de ocho hojas verdaderas emitidas, el 50 % de las macetas fueron inundadas, aplicándose a las bandejas suficiente agua corriente hasta alcanzar el nivel de 1 cm por encima del sustrato inerte contenido en las macetas. El 50 % restante se continuó regando con agua normalmente. De esta forma, quedaron establecidos los tratamientos de inundación y control, los que fueron distribuidos siguiendo un diseño completamente aleatorizado.

Con el objetivo de estudiar el efecto del momento de aplicación de los tratamientos, en el primer ensayo el tratamiento de inundación se estableció una hora después de iniciado el fotoperíodo (período de luz) y en el segundo, una hora antes de comenzar el período de oscuridad. En los dos casos la inundación se mantuvo por espacio de 36 horas.

En ambos ensayos, con sus diferencias, las evaluaciones de potencial hídrico foliar (bar), conductancia estomática ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y la conductividad hidráulica de las raíces ( $\mu\text{g s}^{-1} \text{m}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ) se iniciaron a partir de las dos horas de establecidos los tratamientos y se realizaron en diferentes momentos, hasta completar las 36 horas de inundación. A partir de ese momento las plantas sometidas a exceso de agua, se dejaron drenar libremente por espacio de 14 horas en el primer ensayo y ocho en el segundo, para comenzar a evaluar su recuperación, en cuyo caso las determinaciones se realizaron siempre al alba (antes de iniciarse el período de luz).

El potencial hídrico foliar se midió con una cámara de presión tipo Scholander (*Soil Moisture Equipment Co. Santa Barbara, CA, USA*) y siguiendo la metodología de Turner (6). La conductancia estomática se determinó mediante un porómetro de difusión automático *steady state LI-1600, LI-Cor, Lincoln, NB*. En estas evaluaciones se realizaron cinco repeticiones por tratamiento y sobre hojas del tercio superior de las plantas (tercera hoja a partir del ápice).

La conductividad hidráulica de las raíces ( $L_p$ ) se determinó en cuatro plantas por tratamiento en cada evaluación (7, 8).

Los datos se analizaron estadísticamente mediante el cálculo de las medias muestrales y su desviación típica.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

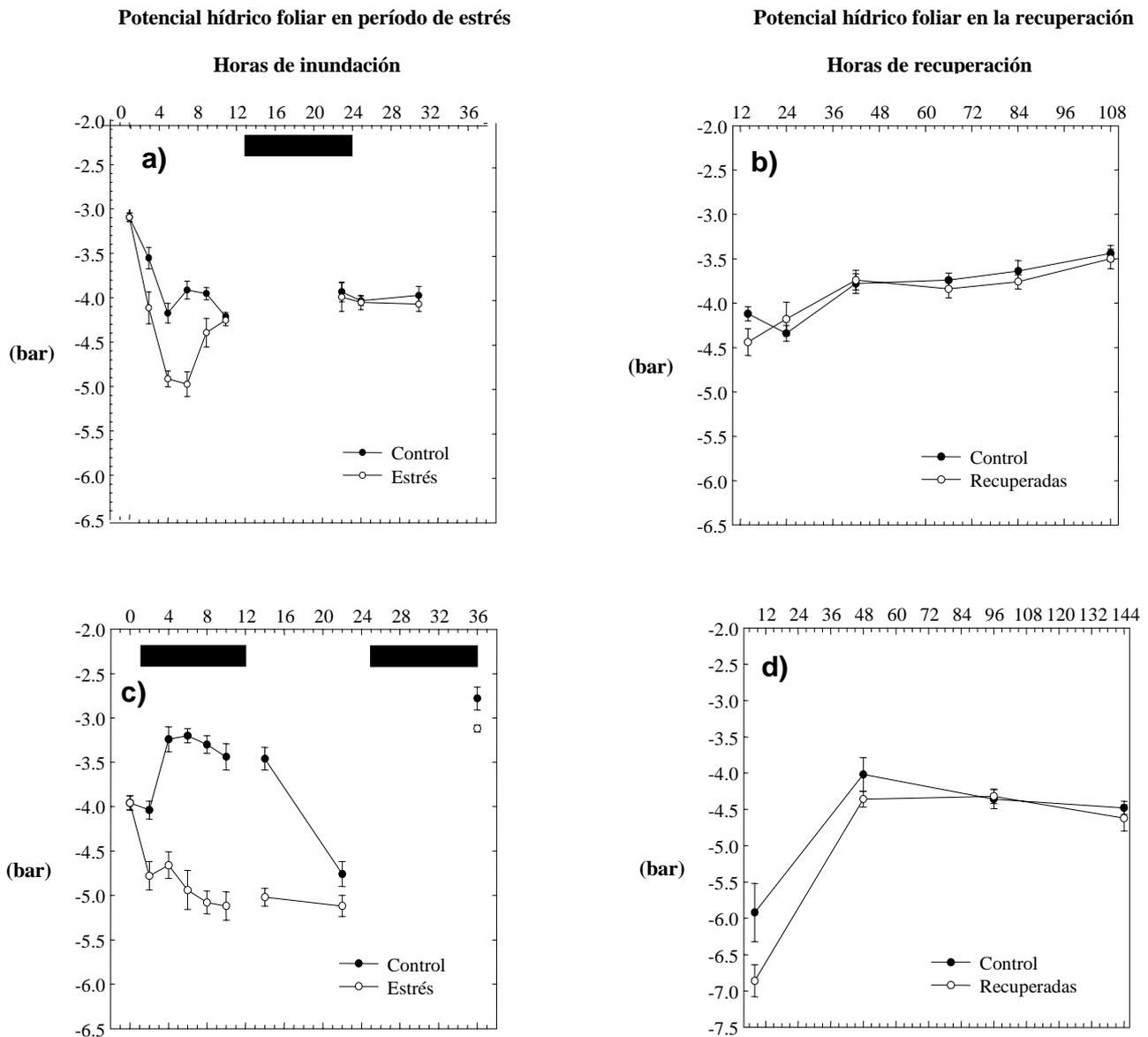
En el primer experimento, donde el estrés se impuso al inicio del fotoperíodo, se observó una disminución rápida y transitoria del potencial hídrico foliar en las plantas inundadas entre las 0 y ocho horas de inundación (Figura 1a), alcanzándose los valores más bajos a las seis horas de tratamiento, con una diferencia de -1 bar con respecto a las plantas control; a las 10 horas los valores fueron muy similares al igual que en la etapa de recuperación (Figura 1b). Es oportuno señalar que al inicio de la recuperación se observó una ligera disminución en el valor de este indicador en las plantas recuperadas, lo que puede estar asociado al efecto del estrés oxidativo, que tiene lugar al exponer nuevamente al aire a las plantas después de haber sufrido un período de deficiencia de oxígeno (9), teniendo en cuenta que en estos experimentos el drenaje posterior al período de estrés se realizó de forma rápida.

Este comportamiento del potencial hídrico foliar de las plantas durante el período de inundación, coincide con lo informado por algunos autores (10), trabajando en este cultivo y condiciones similares.

En el segundo experimento, cuando el tratamiento de inundación se impuso al final del fotoperíodo (Figura 1c), igualmente el potencial hídrico foliar de las plantas inundadas disminuyó de forma rápida, pero en este caso las diferencias a las seis horas con respecto a las plantas control fueron de casi el doble (-1.8 bar) que en el primer experimento y se mantuvieron hasta las 14 horas, donde a partir de ese momento se observó una tendencia a igualarse los valores con las plantas control, como ocurrió a las 24 y 36 horas de inundación.

En la etapa de recuperación (Figura 1d) existió un comportamiento similar al observado en la Figura 1b, solo que en este caso las diferencias entre los valores a las ocho horas de recuperación fueron mayores, debido probablemente a la misma causa expuesta anteriormente, y la igualdad total de los valores del potencial hídrico foliar entre las plantas inundadas y el control se detectó a las 48 horas de recuperación.

En ambos casos, la inundación produjo un efecto negativo y rápido sobre el potencial hídrico foliar, siendo más intenso este cuando el estrés se impuso al final del fotoperíodo, lo que puede deberse fundamentalmente a que la inundación no permitió la recuperación hídrica de las plantas que tiene lugar durante el período de oscuridad y cese de la transpiración, al verse afectada la absorción de agua debido a la carencia de oxígeno en el medio radical, provocando una mayor deshidratación en la parte aérea de las plantas y, por tanto, requirieron un mayor período de tiempo para su recuperación. A esto se suma el hecho de que la conductividad hidráulica de las raíces en el período de oscuridad normalmente disminuye, al igual que cuando existen tasas bajas de transpiración (4).



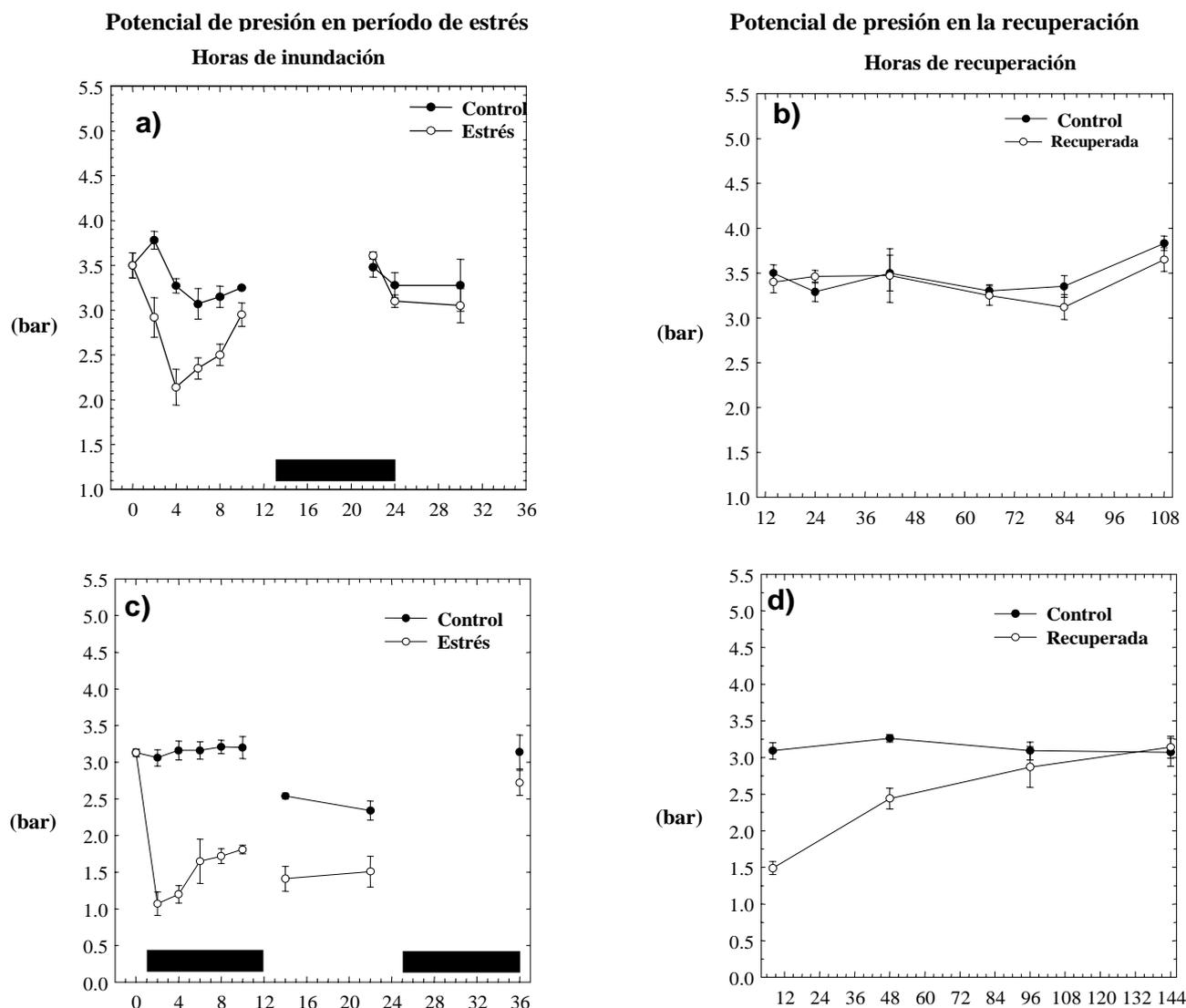
**Figura 1. Efecto de la inundación sobre el potencial hídrico foliar de plantas de tomate. a) y b), inundación y recuperación respectivamente de plantas inundadas al inicio del fotoperíodo, c) y d), inundación y recuperación de plantas inundadas al final del fotoperíodo**

Al analizar el comportamiento del potencial de presión o turgencia en ambos experimentos (Figura 2), se observó que durante el período de estrés los valores más bajos de potencial de presión se alcanzaron en las plantas inundadas con anterioridad a los del potencial hídrico foliar; así en el primer experimento (Figura 2a), el valor menor se alcanzó a las cuatro horas de estrés, con una diferencia entre tratamientos de -1.2 bar y en el segundo experimento (Figura 2c) el valor más bajo se presentó a las dos horas de inundación y una diferencia con respecto a las plantas control de aproximadamente -2.0 bar.

Por otra parte, resulta interesante destacar que a diferencia del potencial hídrico foliar, la recuperación del potencial de turgencia (Figura 2b y d) fue más lenta en ambos experimentos y en el segundo (Figura 2d), esta se alcanzó posterior a las 48 horas.

Este comportamiento evidencia el hecho de que el potencial de turgencia resultó mucho más sensible al efecto del estrés por inundación, cuando esta ocurre al final del fotoperíodo, tal y como ocurrió con el potencial hídrico foliar.

El efecto de la inundación sobre la conductancia estomática y su recuperación posterior se presenta en la Figura 3. En la respuesta estomática como era de suponer, también existió un efecto depresivo de la inundación. En el primer experimento (Figura 3a) se encontró que durante el primer fotoperíodo, hubo una reducción más o menos gradual de la conductancia estomática en las plantas estresadas, mientras que en las plantas control se presentó una dinámica normal. Sin embargo, en el segundo fotoperíodo, los valores de la conductancia estomática en las plantas inundadas presentaron cierta estabilidad en los valores.



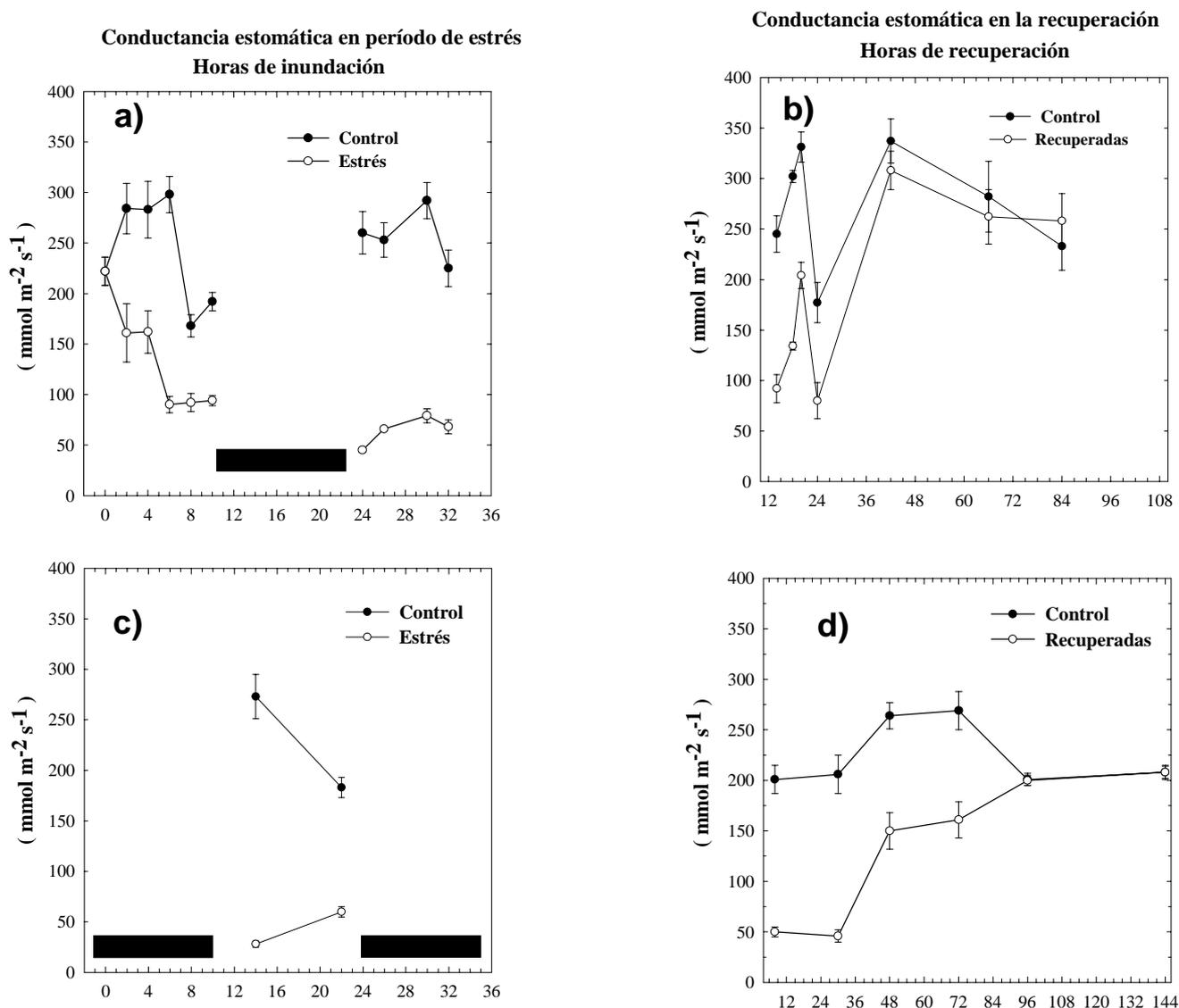
**Figura 2. Comportamiento del potencial de turgencia de plantas de tomate ante condiciones de inundación y posterior recuperación, a) y b) inundación y recuperación de plantas inundadas al inicio del fotoperíodo, c) y d) de plantas inundadas al final del fotoperíodo**

A pesar de que en el segundo experimento solamente se realizaron dos evaluaciones durante el fotoperíodo (Figura 3c), también se puede apreciar cierta estabilización en los valores de la conductancia estomática de las plantas inundadas. Estos resultados coinciden en gran medida con los obtenidos por otros autores (10, 11), trabajando con el mismo cultivo y condiciones similares.

Por otra parte, al analizar el período de recuperación de las plantas en cuanto a la conductancia estomática, se pudo apreciar que al igual que en los indicadores anteriores, las plantas inundadas al final del fotoperíodo se recuperaron más lentamente; así, mientras que en el primer experimento la recuperación se alcanzó entre las 24 y 42 horas (Figura 3b), en el segundo se recuperaron posterior a las 72 horas (Figura 3d).

La conductividad hidráulica de las raíces (Figura 4) mostró un comportamiento diferenciado en las plantas

del tratamiento control en ambos experimentos, donde se observó que durante las horas de fotoperíodo la conductividad hidráulica se incrementa para posteriormente disminuir al finalizar el período de luz (Figura 4a), mientras que en horas de oscuridad disminuye y se estabiliza prácticamente durante todo este período caracterizado por la ausencia de transpiración. Atendiendo a este comportamiento de la conductividad hidráulica en las plantas control, se ha señalado (4) que en una planta transpiradora el gradiente de presión hidrostática entre el agua del suelo y el xilema provoca una tensión en este último y la conductividad hidráulica de la raíz aumenta, lo que facilita la toma de agua por esta en la medida que incrementa la demanda de la parte aérea. Sin embargo, la conductividad hidráulica de las raíces será menor a bajas tasas de transpiración, tal y como ocurre durante la noche.



**Figura 3. Efecto de la inundación sobre la conductancia estomática de plantas de tomate, a) y b) inundación y recuperación con estrés al inicio del fotoperíodo, c) y d) con inundación al final del fotoperíodo**

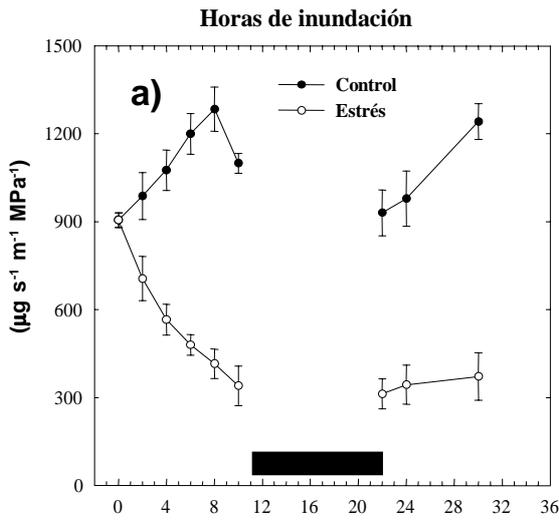
Por otra parte, la conductividad hidráulica de las raíces también disminuyó considerablemente a consecuencia de las condiciones de hipoxia a que fue sometido este órgano subterráneo, durante el período de estrés en ambos experimentos (Figura 4a y c), sin que se apreciara en ningún caso una tendencia a recuperarse. De hecho, la recuperación de la conductividad hidráulica fue, entre los indicadores estudiados en ambos experimentos, la que mayor tiempo requirió; así, en la Figura 4b correspondiente a las plantas inundadas al inicio del fotoperíodo, se observó que a las 108 horas no está totalmente recuperada y en la Figura 4d, con inundación al final del fotoperíodo, la recuperación se alcanzó entre las 96 y 144 horas.

Esta disminución de la conductividad hidráulica de las raíces del tomate, a consecuencia de la carencia de

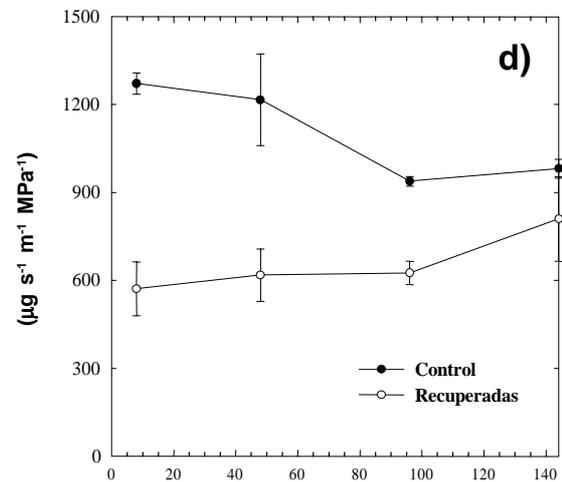
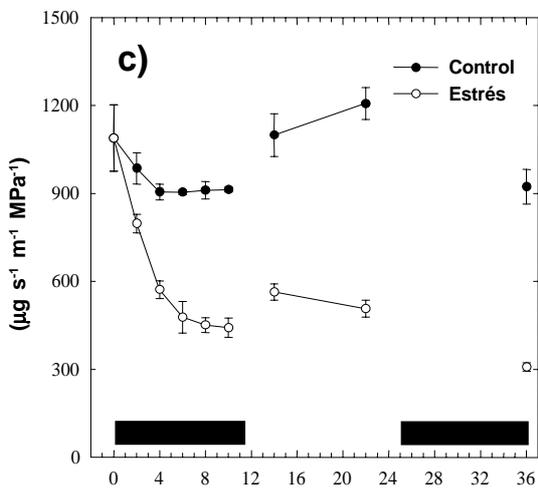
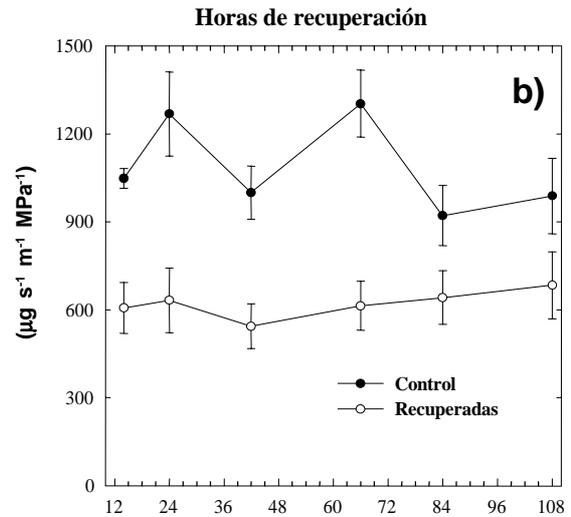
oxígeno provocada por la inundación del suelo, ha sido informada con anterioridad (10, 11, 12), lo que puede deberse entre otras causas, a que las plantas ante condiciones estresantes abandonan la vía apoplástica del transporte de agua por la raíz, haciéndose mucho menor su conductividad hidráulica (13).

Sin embargo, los resultados de este indicador obtenidos en este estudio, difieren en cierta medida de los informados por algunos autores (10), quienes encontraron que posterior a la disminución de la conductividad hidráulica en las plantas aún sometidas a estrés por inundación, esta incrementó, incluso con valores superiores a las plantas control, a consecuencia de una repentina pérdida del mecanismo de resistencia hidráulica, probablemente debido a la muerte de las células radicales.

**Conductividad hidráulica de las raíces en período de estrés**



**Conductividad hidráulica de las raíces en la recuperación**



**Figura 4. Efecto del estrés por inundación sobre la conductividad hidráulica de las raíces y posterior recuperación de plantas de tomate, a) y b) estrés y recuperación de plantas inundadas al inicio del fotoperíodo, c) y d) con inundación al final del fotoperíodo**

Es probable que, en este caso, el efecto y la duración del período de estrés por inundación no fueron tan drásticos y perjudiciales como para provocar la muerte de las células o algún otro trastorno fisiológico, que pudiera alterar el patrón de comportamiento a nivel de la conductividad hidráulica de las raíces. Por otra parte, está presente el hecho de que las raíces son altamente variables, incluso dentro de una misma raíz existe una gran variabilidad; por tanto, los resultados que se obtienen en un sistema experimental no pueden ser aplicados automáticamente a todas las raíces (14). En general, de los resultados alcanzados en estos experimentos se puede concluir que la inundación provocó una disminución rápida y transitoria del potencial hídrico foliar de las plan-

tas, que puede ser considerado como un mensaje hidráulico de las raíces a la parte aérea, como ha sido sugerido con anterioridad (10) y que este tuvo características similares independientemente del momento del fotoperíodo en que se impuso el estrés. Sin embargo, cuando el suelo se drenó, la recuperación de la conductancia estomática no se normalizó hasta un tiempo posterior a que los potenciales hídrico y de presión recuperaran sus valores. Se comprobó que el efecto negativo de la inundación sobre los diferentes indicadores de las relaciones hídricas fue mucho mayor, cuando las plantas fueron estresadas al final del fotoperíodo, lo que se pudo constatar al analizar el tiempo requerido para su recuperación en ambos experimentos.

## REFERENCIAS

1. Kozlowski, T. T. y Pallardy, J. G. Effect of flooding on water carbohydrate and mineral relations. En: *Flooding and Plant Growth*. New York : Academic Press, 1984, p. 165-193.
2. Pérez-Pastor, A.; Domingo, R.; Torrecillas, A.; Rodríguez, P. y Ruíz-Sánchez, M. del C. Evaluación de la resistencia al encharcamiento de dos portainjertos. En: Libro de Comunicaciones del Simposium hispano-portugués de relaciones hídricas en las plantas. (5:2000 oct 2-4:Alcalá de Henares), 2000, p. 195-200.
3. Torrecillas, A.; Dell'Amico, J.; Rodríguez, P.; Morales, D.; Camejo, D. y Sánchez-Blanco, M. de J. The effect of flooding time on the tomato plant stress resistance. En: Libro de Comunicaciones del Simposium hispano-portugués de relaciones hídricas en las plantas. 5:2000 oct 2-4:Alcalá de Henares), 2000, p: 189-194.
4. Steudle, E. y Peterson, C. A. How does water get through roots?. *Journal of Experimental Botany*. 1998, vol. 49, no. 322, p. 775-788.
5. Cayuela, E. Adaptación del tomate a la salinidad mediante pretratamientos de semillas y plántulas. [Tesis de Grado], Universidad de Murcia, 1998, 185 p.
6. Turner, N. C. Measurement of plant water status by the pressure chamber technique. *Irrig. Sci.*, 1988, vol. 9, p. 289-308.
7. Ramos, C. y Kaufmann, M. R. Hydraulic resistance of rough lemon roots. *Physiologia Plantarum*, 1979, vol. 45, p. 311-314.
8. Rodríguez, P.; Dell'Amico, J.; Morales, D.; Sánchez-Blanco, M. de J. y Alarcón, J. J. Effects of salinity on growth, shoot water relations and root hydraulic conductivity in tomato plants. *Journal of Agricultural Science*, 1997, vol. 128, p. 439-444.
9. Biemel S.; Keetman, U. y Albrecht, G. Re-aeration following hypoxia or anoxia leads to activation of the antioxidative defense system in roots of wheat seedlings. *Plant Physiol.*, 1998, vol. 116, p. 651-658.
10. Else, M. A.; Davies, W. J.; Malone, M. y Jackson, M. B. A negative hydraulic message from oxygen-deficient roots of tomato plants?. *Plant Physiol.*, 1995, vol. 109, p. 1017-1024.
11. Dell'Amico, J.; Pérez, I.; Parra, M.; Balibrea M. E. y Bolarín M. del C. Efecto de la deficiencia de oxígeno sobre el desarrollo y las relaciones hídricas de cuatro variedades de tomate. *Actas de Horticultura*, 1999, vol. 24, no. 1, p. 117-122.
12. Bradford, K. J. y Hsiao, T. C. Stomatal behaviour and water relations of waterlogged tomato plants. *Plant Physiol.*, 1982, vol. 70, p. 1508-1513.
13. Bunce, J. A. y Ziska, L. H. Decreased hydraulic conductance in plants at elevated carbon dioxide. *Plant, Cell and Environment*, 1998, vol. 21, p. 121-126.
14. Steudle, E. Water transport across plant tissue: role of water channels. *Biology of Cell*, 1997, vol. 89, p. 259-273.

Recibido: 7 de noviembre del 2001

Aceptado: 18 de marzo del 2002

# Cursos de Verano

Precio: 200 USD

## Las Oligosacarinas reguladoras de los mecanismos de defensa, del desarrollo y la diferenciación de las plantas

Coordinador: Dr.C. Ramón Iglesias Curbelo

Duración: 30 horas

Fecha: 23 al 27 de agosto



### SOLICITAR INFORMACIÓN

Dr.C. Walfredo Torres de la Noval  
 Dirección de Educación, Servicios Informativos  
 y Relaciones Públicas  
 Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (INCA)  
 Gaveta Postal 1, San José de las Lajas,  
 La Habana, Cuba. CP 32700  
 Telef: (53) (64) 6-3773  
 Fax: (53) (64) 6-3867  
 E.mail: posgrado@inca.edu.cu