

CARACTERÍSTICAS FISIOLÓGICAS QUE PERMITEN A *CABRALEA CANJERANA* MART. TOLERAR LOS CAMBIOS SÚBITOS EN LA DISPONIBILIDAD DE LUZ

PHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS THAT ALLOW *CABRALEA CANJERANA* MART. PLANTS TO TOLERATE SUDDEN CHANGES IN LIGHT AVAILABILITY

Moretti, Ana Paula^{1,3}; M.A. Pinazo^{2,4}, C. Graciano^{1,5}

¹ Instituto de Fisiología Vegetal (CONICET- Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales de la Universidad Nacional de La Plata), Diag. 113 n° 495, 1900 La Plata, Buenos Aires, Argentina. ² INTA EEA Montecarlo, Av. El Libertador n° 2472, 3384 Montecarlo Misiones, Argentina. ³ Becaria CONICET, Ing. Ftal., anapaula-moretti7@gmail.com ⁴ Investigador INTA, Ing. Ftal (MsC), mpinazo@montecarlo.inta.gov.ar ⁵ Investigadora CONICET, Ing. Ftal. (Dra), corinagraciano@agro.unlp.edu.ar

Resumen

La etapa de regeneración de los bosques es una de las más importantes en el manejo de los mismos, así como la plasticidad que presenten las especies para aclimatarse a diferentes ambientes y condiciones cambiantes de luz. *Cabralea canjerana* Mart. (cancharana) tiene la capacidad de aclimatarse a los ambientes con disponibilidad de luz contrastante (sol pleno y canopeo denso) realizando modificaciones morfológicas y fisiológicas en el mediano plazo. El objetivo fue conocer la capacidad de respuesta de cancharana a cambios súbitos de cobertura, esto es, el pasaje de condición de sombra a luz plena, que simula la apertura de un claro en el bosque. Este cambio abrupto en la disponibilidad de luz no afectó la supervivencia de las plantas, aunque generó estrés hídrico y lumínico leve en las plantas aclimatadas a la sombra que fueron expuestas a luz plena. Ninguno de estos estreses repercutió negativamente en el crecimiento de las plantas.

Palabras clave: regeneración, estrés hídrico, estrés lumínico, crecimiento

Summary

Regeneration is one of the most relevant processes to manage native forests. In this stage of the forest dynamic, the acclimation of the species to changes in light environments is very important to ensure plant survivor and growth. *Cabralea canjerana* (cancharana) can acclimatate to contrasting light environments (sun in open areas and shade below a dense canopy) by modifying its morphology and physiology. The aim of this work was to evaluate the response of cancharana plants that were shade acclimated to sudden changes in light environment, i.e. simulating a gap opening in the forest. All the plants survived to the sudden change in light, but slight water and light stress was observed. Nevertheless, any of these stresses affected negatively growth.

Keywords: regeneration, water stress, light stress, growth

Introducción

La regeneración es un paso fundamental en el manejo del bosque nativo. El éxito del establecimiento de individuos en un bosque multiespecífico y multietáneo depende de que los individuos jóvenes puedan sobrevivir y crecer en las condiciones ambientales a las que están expuestos, como así también tolerar cambios en el ambiente, derivados de la apertura de claros (Farnsworth, 2008). La tolerancia a cambios en el ambiente lumínico se relaciona con los mecanismos de los que dispone esa especie para aclimatarse a las diferentes disponibilidades de luz y evitar el estrés lumínico. Es importante tener en cuenta también la capacidad que tenga de mantener un buen estado hídrico (Schall *et al.*, 2012) porque las condiciones de luz plena se asocian con alta demanda evapotranspirativa, de manera que la mortandad o baja tasa de crecimiento en situación de apertura de claro o plantación a luz plena puede deberse al estrés hídrico. Dicho estrés puede estar provocado por un bajo contenido de agua del suelo o porque la planta no logra abastecer de agua a las hojas y tejidos en crecimiento a la velocidad suficiente para compensar las pérdidas por transpiración (Rodríguez-Calcerrada *et al.*, 2008).

La especie elegida para trabajar, *Cabralea canjerana* Mart. (cancharana) es una especie de importancia económica de la Selva Paranaense, y por lo tanto está sometida a una fuerte presión de corta (Pinazo *et al.*, 2009). Es frecuente observar grupos de regeneración bajo el dosel de bosque nativo y de plantaciones, y es poco frecuente observar plantas jóvenes a sol pleno.

Previamente hemos observado que *Cabralea canjerana* tiene la capacidad de aclimatarse a los ambientes con disponibilidad de luz contrastante (sol pleno y bajo canopy denso) realizando modificaciones morfológicas y fisiológicas en el mediano plazo. Las plantas que crecen a pleno sol son más bajas y poseen tallos de mayor diámetro, hojas pequeñas y mayor tamaño del sistema radical. Las hojas son más gruesas y contienen menos clorofila, pero la capacidad fotosintética es similar a la de las plantas que crecen bajo el canopy. Las plantas debajo del canopy tienen apertura estomática pareja durante las horas del día, mientras que las plantas expuestas al sol cierran los estomas parcialmente al mediodía, mientras que los abren más a la mañana y a la tarde. El cierre estomático parcial al mediodía puede deberse a que las plantas de sol sufren estrés hídrico en las horas de mayor radiación y temperatura, estrés que se refleja en el potencial hídrico de las hojas que disminuye al mediodía. Las plantas expuestas al sol también sufren daño en el sistema fotosintético, que no se recupera en las horas de la noche. Sin embargo, ni el estrés hídrico ni el lumínico reducen el crecimiento durante el verano, porque tanto las plantas que crecieron al sol como bajo el canopy tuvieron el mismo peso seco final (Moretti *et al.*, 2013). Estos cambios fisiológicos y morfológicos observados indican que cancharana puede crecer en los dos ambientes lumínicos, porque se aclimata a cada situación. Sin embargo, la tolerancia a un cambio abrupto en la disponibilidad de luz requiere que los mecanismos de tolerancia se manifiesten en el corto plazo. Un indicio de que las plantas aclimatadas a la sombra pueden tolerar un incremento repentino de la cantidad de luz está dado por que las plantas aclimatadas a baja irradiancia tienen la capacidad de utilizar alta intensidad de luz (Moretti *et al.*, 2013), por lo tanto posiblemente no sufran daño lumínico severo ante un cambio abrupto de la cobertura. Sin embargo, como la mayor radiación posiblemente se acompañe con mayor demanda evapotranspirativa, es posible que las plantas sufran estrés hídrico hasta que logren modificar su morfología y fisiología al nuevo ambiente.

El objetivo de este trabajo es conocer la capacidad de respuesta de plantas jóvenes de cancharana (*Cabralea canjerana* Mart) a cambios súbitos de cobertura, esto es, el pasaje de condición de sombra a luz plena, que simula la apertura de un claro en el bosque.

Material y métodos

Se utilizaron plantas de *Cabralea canjerana* de 3 meses de edad producidas en el vivero del campo Anexo San Antonio, perteneciente al Instituto Nacional de tecnología Agropecuaria (INTA) de la Estación Experimental Agropecuaria Montecarlo. En el momento de iniciar el experimento (octubre de 2012), las plantas estaban en contenedores de 1 litro y fueron transplantadas a macetas de 7 litro rellenas con una mezcla de tierra colorada y compost de corteza de pino (1:1), y se colocaron en dos condiciones contrastantes: 1) 34 plantas se colocaron a pleno sol (S); 2) 68 plantas se ubicaron debajo de cobertura de bosque nativo (C). En mayo 2013 se realizaron mediciones para describir la morfología y fisiología de las plantas aclimatadas al sol (S) y a la sombra (C) (Moretti *et al.*, 2013). En septiembre de 2013 la mitad de las plantas que estaban bajo dosel (C) se movieron a sol pleno, incorporándose un nuevo tratamiento (M). En el momento del cambio (septiembre) se midió la altura total, diámetro del cuello y área foliar específica (AFE) de la hoja superior completamente expandida de los 2 tratamientos (C y M). La concentración de clorofila (mg de clorofila/ cm^2 o mg de clorofila/ g), se obtuvo a partir de la extracción con dimetilformamida (Inskeep & Bloom, 1985). Se midió el potencial hídrico (Ψ) al mediodía (con cámara de Scholander, BioControl) y la conductancia estomática (g_s) (porómetro Decagon) y la tasa de transportes de electrones al nivel del fotosistema 2 (ETR) y el rendimiento cuántico intrínseco del fotosistema 2 (ϕ) (medidor de la fluorescencia modulada de la clorofila FMS2, Hansatech) a las 9, 12, 14 y 16:30 horas. A las 17 horas se midió F_v/F_m , luego de 30 minutos de aclimatación de las hojas a la oscuridad. Se muestrearon 5 plantas por tratamiento y se determinó el área foliar y el peso seco de cada compartimento. Estos mismos parámetros se volvieron a medir 2 meses después (noviembre). Para conocer la tasa de crecimiento diario, se consideraron 2 periodos de medición: invierno (mayo-septiembre) y primavera (septiembre-noviembre).

Los resultados de crecimiento se analizaron mediante Análisis de la Varianza (ANOVA), utilizando la condición lumínica de crecimiento (M y C) y el periodo de crecimiento (invierno y primavera) como factores. El peso seco se analizó considerando C y M como factores. El AFE, clorofila, Ψ , F_v/F_m se analizaron considerando factores a la condición lumínica y la fecha de muestreo (septiembre y noviembre). ETR, ϕ y g_s se analizaron considerando factores a la condición lumínica y la hora del día. Las diferencias se consideraron significativas si $P < 0,05$ y las medias se compararon por el test de Duncan ($p < 0,05$)

Resultados y discusión

Las plantas S sufrieron severos daños por frío durante el invierno, visualizado como defoliación y muerte de los tallos. En el mes de noviembre, el 68% de las plantas S habían sobrevivido, pero poseían sólo hojas en expansión, generadas en brotes nuevos. Por este motivo, estas plantas no se consideran en el resto de las mediciones. La totalidad de las plantas C sobrevivieron el invierno. No se registró mortalidad de plantas C ni M hasta noviembre.

El crecimiento de las plantas durante el invierno fue similar en plantas C y M, ya que como el cambio de las plantas de canopeo se realizó en septiembre, no se esperaba un cambio en crecimiento. Sin embargo en el periodo septiembre-noviembre (primavera) las plantas M tuvieron una tasa de crecimiento mayor que las C (**Figura 1**). Consistentemente, el peso seco total acumulado en las plantas M fue mayor que en las plantas C (**Figura 2**).

Esto refleja que las plantas aclimatadas a la sombra no presentaron daño por exceso de luz al ser expuestas a luz plena, posiblemente porque poseen la capacidad de realizar fotosíntesis a alta irradiancia (Moretti *et al.*, 2013). De esta manera, pudieron utilizar la mayor cantidad de luz incidente en realizar la fotosíntesis, y consecuentemente crecieron más.

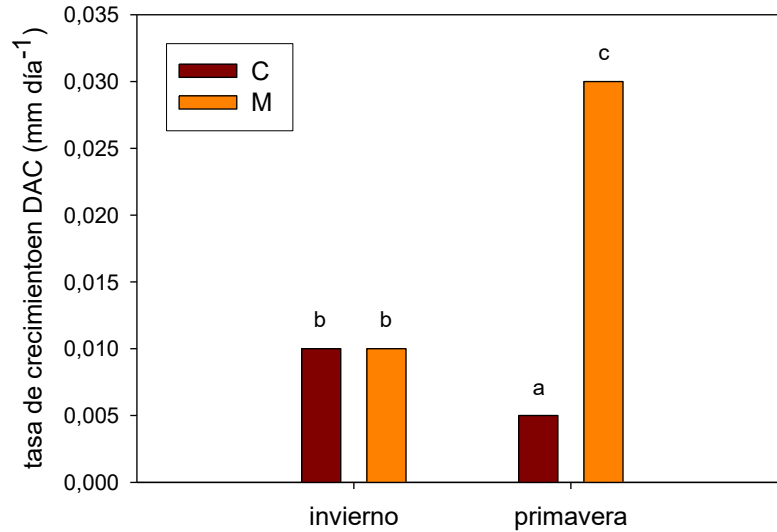


Figura 1: Tasa de crecimiento (mm día⁻¹) en DAC (diámetro a la altura del cuello) de plantas de cancharana aclimatadas a la sombra que en septiembre fueron expuestas a condiciones de luz plena (M) en comparación con plantas que continuaron bajo canopeo (C), en dos periodos de tiempo: invierno (mayo-septiembre) y primavera (septiembre-noviembre).

Figure 1: Collar diameter (DAC) growth rate (mm day⁻¹) in shade cancharana plants that in September were moved to sun (M) or kept under the canopy (C), in winter (May-September) and spring (September-November).

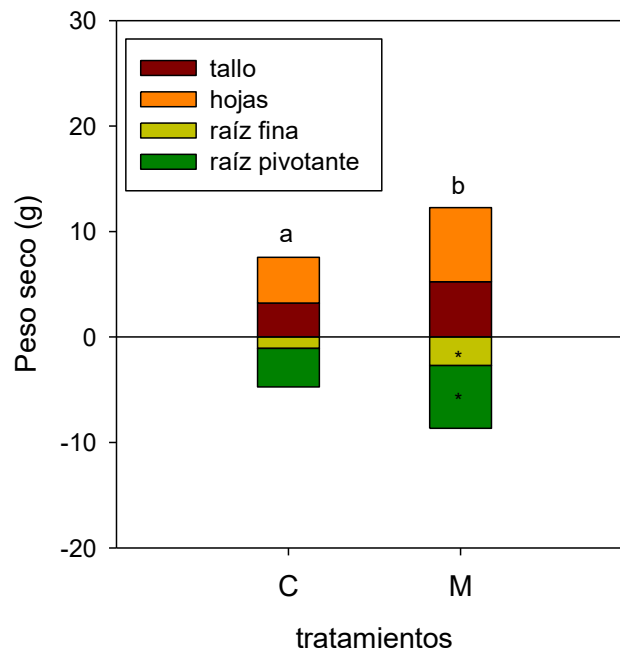
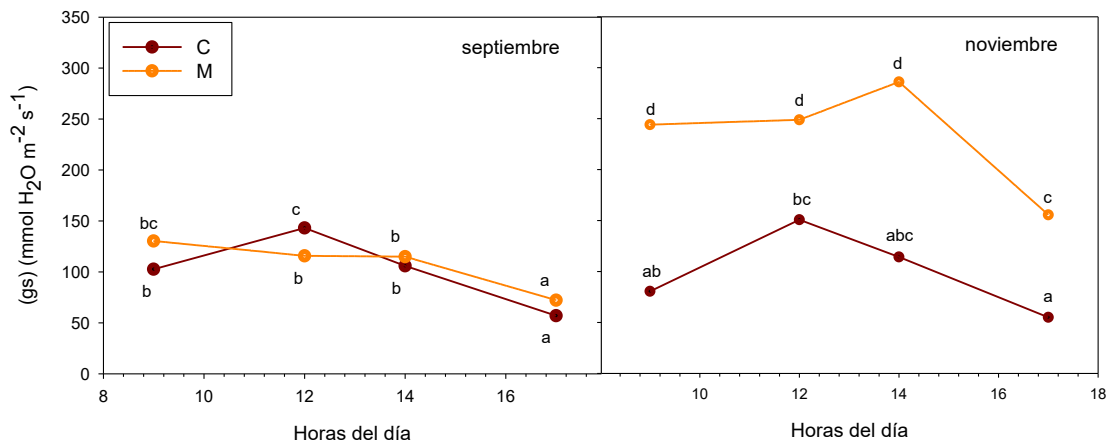


Figura 2: Peso seco de cada compartimento y total (g) de plantas de cancharana aclimatadas a la sombra luego de 2 meses de exponerlas a condiciones de luz plena (M) en comparación con plantas que continuaron bajo dosel (C). El asterisco indica los compartimentos en que hay diferencias significativas entre C y M.

Figure 2: Total dry mass (g) and partitioning in shade cancharana plants 2 months after they were moved to sun (M) or kept under the canopy (C). The asterisk show the organs in which the difference between C and M is significant.

Las plantas M fueron capaces de aprovechar la alta irradiancia e incrementar su crecimiento. Al igual que las plantas que crecen a luz plena (S), las plantas M poseen mayor crecimiento del sistema radical (**Figura 2**), posiblemente para compensar con mayor exploración del suelo la mayor pérdida de agua por transpiración. Apenas realizado el cambio lumínico, las plantas M tienen igual conductancia estomática (gs) que las C durante la mañana y la tarde, pero cierran parcialmente los estomas al mediodía (**Figura 3**), posiblemente por la caída del potencial hídrico de la hoja en ese horario (**Figura 4**). Sin embargo, dos meses después, las plantas M tuvieron mayor gs que las C a lo largo del día (**Figura 3**). El aumento en gs en plantas M aumenta la transpiración, y consecuentemente el potencial hídrico (Ψ) disminuyó (**Figura 4**), reflejando que las hojas se deshidrataron parcialmente.



Fi

Figura 3: Conductancia estomática (gs) ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a lo largo del día en septiembre (apenas realizado el cambio de luz) y en noviembre de plantas de cancharana aclimatadas a la sombra que en septiembre fueron expuestas a luz plena (M), en comparación con plantas que continuaron bajo canopy (C).

Figure 3: Stomatal conductance (gs) ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) along the day in shade cancharana plants that were moved to sun (M) or kept under the canopy (C) in September, just before the change was done, and two months later (November).

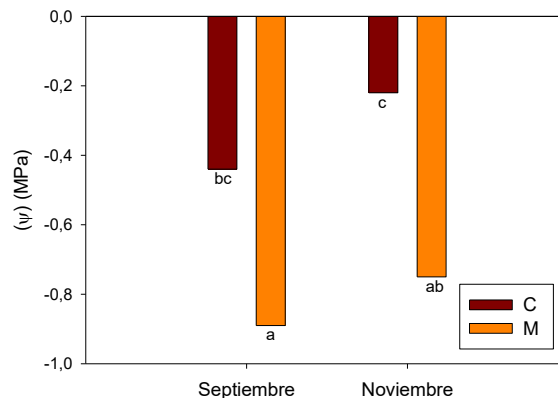


Figura 4: Potencial hídrico de las hojas (ψ) (MPa) de plantas de cancharana aclimatadas a la sombra que en septiembre fueron expuestas a luz plena (M), en comparación con plantas que continuaron bajo canopy (C).

Figure 4: Leaf water potential (ψ) (MPa) in shade cancharana plants that were moved to sun (M) or kept under the canopy (C) in September, just before the change was done, and two months later (November).

Esta disminución en el potencial hídrico de las hojas refleja que el abastecimiento de agua hacia las hojas no se puede realizar a la velocidad necesaria para compensar las pérdidas por transpiración, posiblemente porque en este lapso las plantas no pudieron modificar la capacidad total de conducir agua, tal como se observó en las plantas que crecieron largo período al sol pleno (Moretti *et al.*, 2013). Sin embargo, la caída de Ψ es similar en noviembre que en septiembre, aún con mayor transpiración, reflejando que la estructura de la planta se modificó para aumentar la capacidad de transportar agua hacia las hojas. Por lo tanto, el cambio abrupto en la disponibilidad de luz generó en las plantas un leve estrés hídrico que desencadenó modificaciones anatómicas y fisiológicas para disminuir dicho estrés. Este hecho no es sorprendente, ya que ambos estreses suelen darse en simultáneo (Valladares *et al.*, 2005) y la especie tiene la capacidad de aclimatarse a ambas situaciones lumínicas.

Las plantas M realizaron varias modificaciones morfológicas y fisiológicas los dos meses posteriores al cambio en la disponibilidad de luz. En noviembre se registró un aumento en el grosor de las hojas, reflejado en menor AFE, en ambos tratamientos, en comparación con septiembre (Figura 5). Este cambio puede deberse a los cambios estacionales en la radiación incidente, que es menor durante el invierno y mayor hacia fines de la primavera. Por otro lado, en noviembre las plantas M poseen hojas más gruesas que las plantas C (Figura 5). Las plantas que crecen con baja irradiancia poseen hojas más delgadas y de mayor tamaño, para maximizar la intercepción de luz (Valladares & Niinemets, 2008).

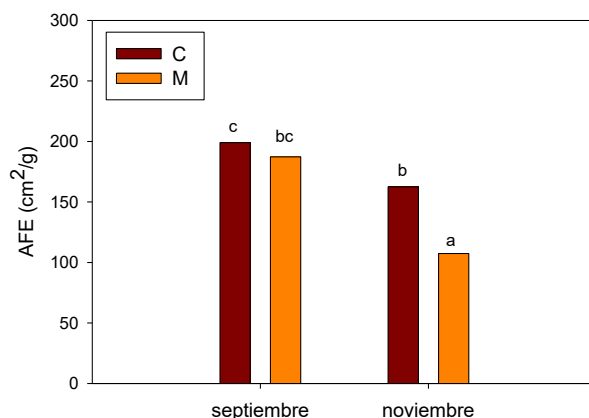


Figura 5: Áreafoliar específica (AFE)(cm² g⁻¹) de plantas de cancharana aclimatadas a la sombra, creciendo en 2 condiciones de luz; bajo dosel (C) y luz plena (M), en el momento del cambio de disponibilidad de luz (septiembre) y 2 meses después del cambio (noviembre).

Figure 5: Leaf specific area (AFE) (cm² g⁻¹) in shade cancharana plants that were moved to sun (M) or kept under the canopy (C) in September, just before the change was done, and two months later (November).

Otra aclimatación que se observó durante este periodo es una reducción en la concentración de clorofila total (Figura 6), que fue más marcada en las plantas M. La reducción de este pigmento es esperable en plantas aclimatadas a la sombra que son expuestas a luz plena, ya que al haber mayor intensidad de luz, con menor concentración de este pigmento se pueden interceptar los fotones necesarios para realizar la fotosíntesis, como lo

refleja el ETR registrado (**Figura 7**). Las plantas M realizaron mayor transporte de electrones a nivel del fotosistema 2, por lo que presuntamente fijaron más dióxido de carbono.

Sin embargo, las plantas M fueron menos eficientes que las plantas C en utilizar la luz, tal como lo refleja el menor rendimiento cuántico (ϕ) de las plantas M (**Figura 7**), mientras que las plantas C tuvieron un ϕ cercano al máximo durante todo el día.

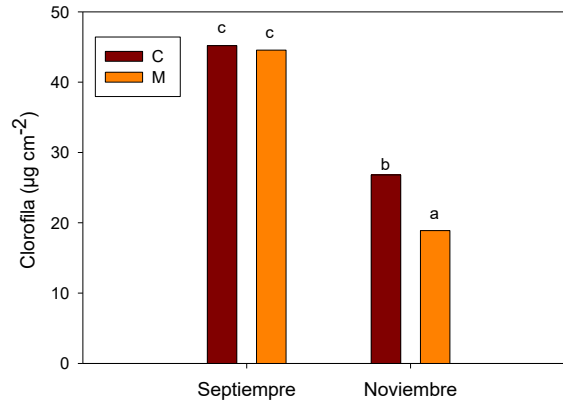


Figura 6: Concentración de clorofila total ($\mu\text{g cm}^{-2}$) de plantas de cancharana aclimatadas a la sombra que en septiembre fueron expuestas a luz plena (M), en comparación con plantas que continuaron bajo canopy (C).

Figure 6: Chlorophyll concentration ($\mu\text{g cm}^{-2}$) in shade cancharana plants that were moved to sun (M) or kept under the canopy (C) in September, just before the change was done, and two months later (November).

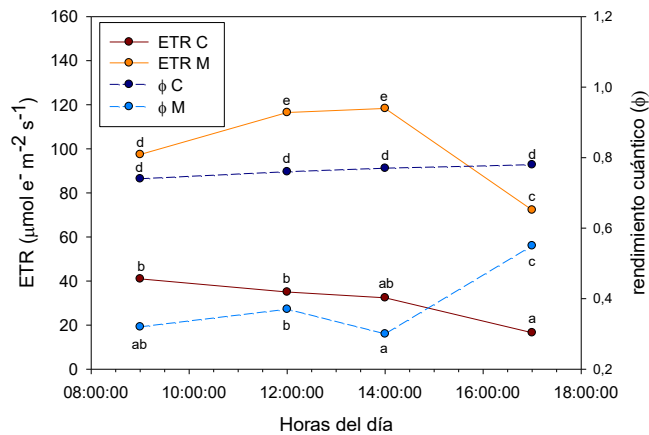


Figura 7: Rendimiento cuántico intrínseco del fotosistema 2 (ϕ) y tasa de transporte de electrones (ETR) ($\mu\text{mol e}^{-} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a lo largo del día en noviembre de plantas de cancharana aclimatadas a la sombra que en septiembre fueron expuestas a luz plena (M), en comparación con plantas que continuaron bajo canopy (C).

Figure 7: Intrinsic photosystem 2 quantum yield (ϕ) and electron transport rate (ETR) ($\mu\text{mol e}^{-} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) along the day 2 months after shade cancharana plants were moved to sun (M) or kept under the canopy (C).

La reducción en ϕ refleja que la planta no puede canalizar cantidades elevadas de fotones. Sin embargo, ni siquiera cuando la hoja deja de recibir luz se recupera, tal como lo refleja el menor Fv/Fm de las plantas M en comparación con las C (**Figura 8**). Por lo tanto la disponibilidad de luz a sol pleno produce un daño permanente en el sistema fotosintético,

que se registra desde los primeros días del cambio lumínico, y no se recupera totalmente 2 meses después.

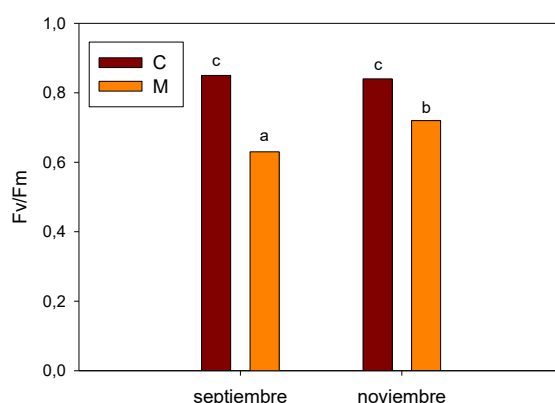


Figura 8: Rendimiento cuántico máximo del fotosistema 2 (Fv/Fm) de plantas de cancharana aclimatadas a la sombra que en septiembre fueron expuestas a luz plena (M), en comparación con plantas que continuaron bajo canopeo (C).

Figure 8: Maximum photosystem 2 quantum yield (Fv/Fm) in shade cancharana plants that were moved to sun (M) or kept under the canopy (C) in September, just before the change was done, and two months later (November).

Conclusiones

Las plantas de cancharana expuestas a sol pleno sufren severos daños por frío durante el invierno, aunque el 68% de las plantas sobreviven, con marcado retraso en el crecimiento.

El cambio abrupto en la disponibilidad de luz no afecta la supervivencia de las plantas, que realizan modificaciones morfológicas y fisiológicas en 2 meses para aclimatarse al nuevo ambiente.

Las plantas sometidas a un cambio abrupto de luz sufren estrés hídrico leve, reflejado en cierre estomático, caída del potencial hídrico y mayor inversión de materia seca en raíces. También el sol pleno genera un leve estrés por exceso de luz, reflejado en disminución en la concentración de clorofila, aumento del área foliar específica, menor rendimiento cuántico y daño del fotosistema 2. Ninguno de estos estreses repercute negativamente en el crecimiento durante la primavera.

Los resultados indican que las plantas de un año de edad de cancharana pueden tolerar la apertura de un claro en el bosque, y que su crecimiento, al menos durante los 2 primeros meses, será mayor al que se registraría si continuaran bajo dosel.

Agradecimiento

Este proyecto es financiado por el PIA 12010 (UCAR- MAGyP).

Bibliografía

- Farnsworth, E.J.** 2008. Physiological and morphological changes during early seedling growth: roles of phytohormones. En: Seedling ecology and evaluation, Leck, M.A., V.T. Parker & R.L. Simpson (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. pp. 130-149.
- Inskeep, W.P. & P.R. Bloom.** 1985. Extinction Coefficients of Chlorophyll a and b in N,N-Dimethylformamide and 80% Acetone. *Plant Physiol.* 77(2):483-485.
- Moretti, A.P., M.A. Pinazo & C. Graciano.** 2013. Capacidad de crecimiento y aclimatación de plantas jóvenes de una especie nativa de alto valor maderero (Cabralea canjerana, cancharana) a diferentes condiciones de cobertura de dosel. En 4º Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano, AFoA (ed.), Puerto Iguazú, Argentina P. http://www.congresoforestal.org.ar/ponencias/presentaciones_orales/123.pdf.
- Pinazo, M.A., F.A. Moscovich, C. Dummel & O.E. Knebel.** 2009. Patrón espacial de la regeneración de dos especies leñosas en un sector aprovechado de la Selva Paranaense. *Ecología Austral* 19:139-148.
- Rodríguez-Calcerrada, J., J.A. Pardos, L. Gil & I. Aranda.** 2008. Ability to avoid water stress in seedlings of two oak species is lower in a dense forest understory than in a medium canopy gap. *Forest Ecology and Management* 255(3-4):421-430.
- Schall, P., C. Lödige, M. Beck & C. Ammer.** 2012. Biomass allocation to roots and shoots is more sensitive to shade and drought in European beech than in Norway spruce seedlings. *Forest Ecology and Management* 266(0):246-253.
- Valladares, F., I. Dobarro, D. Sánchez-Gómez & R.W. Pearcy.** 2005. Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings: scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. en *Journal of Experimental Botany*. Society for Experimental Botany pp. 483-494.
- Valladares, F. & Á. Niinemets.** 2008. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39(1):237-257.