

RESPUESTA DEL CULTIVO DE MARACUYÁ (*Passiflora edulis* Sims) A CONDICIONES DE ESTRÉS POR INUNDACIÓN

Carmen Basso¹, Gustavo Rodríguez², Génesis Rivero¹, Rommel León²,
Marta Barrios¹ y Gabriel Díaz¹

RESUMEN

El mal drenaje ha sido señalado como un factor determinante en la baja productividad del cultivo de maracuyá. El objetivo de este estudio fue evaluar la respuesta de la planta luego de someterla a exceso de humedad en el suelo. El ensayo se realizó en la Facultad de Agronomía UCV, Maracay, Venezuela, utilizando plantas de maracuyá de 4 meses de edad en etapa de floración, las cuales fueron cultivadas en bolsas de polietileno de 9 L con sustrato a base de turba. El diseño fue de bloques al azar con nueve tratamientos, cuatro repeticiones y dos plantas por unidad experimental. Se evaluó el efecto de diferentes intensidades de inundación sobre el desempeño fisiológico y crecimiento del cultivo. Se determinó la respuesta del cultivo mediante la evaluación del índice de clorofila, fotosíntesis, transpiración, conductancia estomática, potencial hídrico xilemático, peso seco de hojas, tallo y raíz, y longitud radical. Se demostró que las plantas desarrollaron capacidad de tolerar las condiciones de inundación hasta alrededor de 4 días; posteriormente comenzaron a observarse efectos negativos sobre las diferentes variables asociadas con la fisiología del cultivo. La biomasa que se vio mayormente afectada fue la de la raíz y el tallo cuyos valores descendieron a medida que aumentó el tiempo de inundación, mientras que con la hidratación o contenido de agua en la planta el comportamiento fue al contrario, ya que bajo condiciones de inundación, hubo mayor acumulación de agua en los diferentes tejidos. Los resultados indican que las plantas sometidas por cinco o más días de inundación son afectadas negativamente de manera irreversible.

Palabras clave adicionales: Anegamiento, ecofisiología, floración, sustrato

ABSTRACT

Response of yellow passion fruit (*Passiflora edulis* Sims) under flooding conditions

Poor drainage has been shown as an important factor that promotes low productivity of passion fruit crop. The objective of this study was to evaluate the response of the plants after subjecting them to flooding in the soil. The trial was carried out at the UCV Agronomy School, Maracay, Venezuela, using 4-month old passion fruit plants at the flowering stage, which were grown in 9 L polyethylene bags with a peat substrate. The experimental design was a randomized complete block, with eight treatments, four replications and two plants per plot. The effect of different flood intensities on physiological performance and growth of plants was evaluated. The crop response was evaluated by determining the chlorophyll index, photosynthetic rate, transpiration, stomatal conductance, xylem water potential, fresh and dry weight of leaves, stems and roots, and root length. It was shown that passion fruit plants developed a capacity to tolerate flood conditions up to 4 days; later, there were negative effects on the variables associated with the crop physiology. Root and stem biomass were the most affected plant organs, and as the flooding time increased their weights decreased, while water content of plant tissues increased. The results indicated that passion fruit plants subjected to flooding for 5 or more days are adversely affected irreversibly.

Additional keywords: Ecophysiology, flooding, flowering, substrate

INTRODUCCIÓN

La familia *Passifloraceae* posee cerca de 600 especies. Dentro de ésta, el género *Passiflora* está ampliamente representado en América, de donde

procede una gran cantidad de especies, la mayor parte silvestre y no comestible.

El mal drenaje ha sido señalado como un factor determinante en la baja productividad del cultivo de maracuyá, así como también favorece el

Recibido: Septiembre 14, 2018

Aceptado: Junio 3, 2019

¹ Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Apdo. 2101. Maracay, Venezuela.

e-mail: carmen.basso@ucv.ve (autor de correspondencia); marta.barrios@ucv.ve; genesisrivero2510@gmail.com; gabriel.diaz@ucv.ve

² Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (Agrosavia). Apdo. 344300. Mosquera, Cundinamarca.

e-mail: grodriguezy@agrosavia.co; rleon@agrosavia.co

desarrollo de hongos patogénicos del suelo, los cuales afectan notablemente a la planta causando marchitez vascular y muerte de las mismas (Cubillos et al., 2011). Ante una condición de saturación del suelo, la absorción de agua por las raíces es limitada, produciéndose síntomas de estrés. Los efectos de la inundación del suelo en la fisiología de las plantas son muy diversos y dependen de la especie y del estado de desarrollo, incluyendo cambios en el estado hídrico, cierre estomático, reducción de la transpiración y de la tasa de fotosíntesis (Jiménez et al., 2012).

El suministro adecuado de agua es fundamental para el buen desarrollo de los frutales, especialmente después de la plantación y durante la época de floración, por tanto, el cuajado y el llenado del fruto, presentan limitaciones en plantaciones de maracuyá establecidas en zonas sin riego, con altos niveles de evapotranspiración (Fischer, 2005). Por ello, la mayoría de la información relacionada con fisiología de estrés en frutales se encuentra asociada a estrés hídrico por déficit de agua en el suelo.

No obstante, el maracuyá, por ser presumiblemente susceptible al mal drenaje, requiere de investigación para determinar los posibles efectos perjudiciales sobre la planta y desarrollar estrategias de manejo para solventar tales condiciones. En tal sentido, en este trabajo se estudió la respuesta de la planta luego de someterla a una condición de inundación del suelo, evaluando su actividad fisiológica y de crecimiento durante y después del anegamiento.

MATERIALES Y MÉTODOS

El ensayo se realizó en el Campo Experimental del Instituto de Agronomía de la Facultad de Agronomía, perteneciente a la Universidad Central de Venezuela (UCV), ubicada en Maracay, estado Aragua, Venezuela (10°06'N, 67°35'W, 455 msnm) en condiciones de "bosque seco tropical". El material vegetal provino de una fase de producción de plántulas en condiciones de vivero, utilizando semilla de maracuyá amarillo, seleccionada de ensayos de investigación previos. Las plántulas se cultivaron en bolsas de polietileno con capacidad de 9 L, utilizando sustrato comercial a base de turba, perlita y vermiculita (Sunshine # 5). El ensayo se llevó a cabo entre los meses de abril y julio del año 2015.

Durante su etapa de desarrollo vegetativo, a las plantas se le aplicaron riegos interdiarios y se fertilizaron foliarmente, dos veces por semana, con la fórmula completa 20-40-13 a razón de 3 g·L⁻¹. Adicionalmente, se aplicó semanalmente un fertilizante foliar con microelementos con una dosis de 4 mL·L⁻¹.

Las plantas se desarrollaron hasta su fase de floración en espaldera vertical con una línea de alambre a 1,80 m de altura en sistema de conducción tipo cortina, con una distancia entre plantas de 2 m y 3 m entre hileras. Al alcanzar esta altura se cortó el brote terminal y se generaron dos ramas secundarias. Luego se realizó poda terminal para favorecer el crecimiento de ramas terciarias. Al llegar a floración las plantas fueron sometidas diferencialmente a los tratamientos de inundación. Para ello, las bolsas con las plantas fueron introducidas en recipientes de 18 L, agregando agua (CE 0,2 dS·m⁻¹ y pH 6,6) hasta cubrir totalmente la superficie del sustrato.

La investigación se realizó en dos fases. En la primera se evaluó la condición de inundación con diferentes intensidades (duración), mientras que en la segunda se sometió cada tratamiento a un periodo de recuperación de 10 días, dejando drenar libremente el exceso de agua en el sistema radical. Los tratamientos fueron ocho tiempos de inundación (de 1 a 8 días) y un testigo sin inundar.

El diseño del experimento fue de bloques al azar con nueve tratamientos y cuatro repeticiones, con dos plantas por unidad experimental, para un total de 72 plantas en el área experimental. Las condiciones de temperatura y humedad relativa (máx-mín) durante el tiempo de evaluación fueron de 32-26° C y 86-52 % respectivamente.

Se evaluaron las siguientes variables:

Índice de clorofila o grado de verdor (unidades SPAD). Se determinó la cuarta hoja sentido ápice-base, diariamente, en el periodo de inundación y posteriormente, durante la recuperación a los 10 días después de finalizar la condición de inundación en cada tratamiento. Se realizaron cuatro observaciones en dos ramas por cada planta utilizando un equipo SPAD Konica-Minolta, modelo 502.

Fotosíntesis, transpiración y conductancia estomática. Se tomó un total de cuatro observaciones en dos ramas por planta en la cuarta hoja sentido ápice-base. Las determinaciones se realizaron entre las 9:00 y

11:00 para cada tratamiento utilizando un analizador medidor infrarrojo de gases (IRGA) Photosynthesis Systems CI-340.

Potencial hídrico xilemático. Se determinó previo cubrimiento de la hoja indicadora con bolsas de papel de aluminio dos horas antes de la evaluación (Naor, 2000). Se realizaron dos mediciones por planta en horas del mediodía en la fase de inundación y recuperación, utilizando una cámara de presión (Scholander et al., 1965)

Biomasa de raíz, tallo y hojas. Al final de la experimentación, una vez finalizada la etapa de recuperación, se determinó el peso seco de la parte aérea (tallo y hojas) y parte radical, sometiendo los tejidos a estufa por 72 horas a 60 °C o hasta llevarlos a peso constante. Igualmente, se calculó el nivel de hidratación o contenido de agua en los tejidos de cada órgano a partir de la relación entre sus pesos fresco y seco.

Longitud radical. Se procedió a determinar la longitud máxima de las raíces por cada tratamiento, para lo cual se lavó con agua corriente el sistema radical completo de la planta. Las raíces fueron colocadas extendidas y se midió

su máxima extensión en sentido vertical.

Para la evaluación de los datos se utilizó el programa estadístico SAS versión 8,0 (Cary, NC, USA), realizando análisis de varianza y prueba de medias de rangos múltiples de Duncan. Asimismo, se realizó un análisis de regresión múltiple siguiendo el modelo "backward stepwise" (Ribon et al., 2014), utilizando las variables agronómicas peso seco total y longitud de la raíz como variables dependientes, y las variables fisiológicas fotosíntesis, conductancia estomática, transpiración y potencial hídrico, como variables independientes. La selección del mejor modelo se realizó en función del mayor coeficiente de determinación entre las regresiones obtenidas con un nivel máximo de 0,05 de probabilidad del error.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos para la actividad fotosintética, intercambio gaseoso y potencial hídrico xilemático en los diferentes tratamientos durante el periodo de inundación y en la etapa de recuperación, se presentan en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Variables fisiológicas en plantas de maracuyá (*Passiflora edulis*) sometidas a diferentes intensidades de inundación y posterior recuperación

Días de inundación	Condición de inundación					Condición de recuperación				
	IC SPAD	A $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	E $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Gs $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Ψ_x MPa	IC SPAD	A $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	E $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Gs $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Ψ_x MPa
0	44,88 a	12,48 a	3,52 a	202,4 a	-0,55 a	46,18 a	13,52 a	3,90 a	224,1 a	-0,51 a
1	39,41 b	6,25 b	1,24 b	135,5 b	-0,78 ab	45,07 a	9,17 b	2,71 b	171,8 ab	-0,88 ab
2	38,52 b	4,02 b	0,87 bc	136,8 b	-1,11 b	41,13 b	7,78 b	2,15 b	159,1 b	-1,03 b
3	36,48 bc	4,08 b	0,76 bc	123,3 bc	-1,24 b	40,60 b	6,68 bc	1,72 bc	149,8 b	-1,15 b
4	34,48 bc	3,95 b	0,54 c	122,1 bc	-1,22 b	39,61 b	5,40 bc	1,68 bc	140,3 b	-1,12 b
5	29,09 c	1,96 c	0,34 cd	101,1 c	-1,62 bc	31,85 c	2,07 c	0,66 c	110,1 bc	-1,39 bc
6	28,77 c	1,77 c	0,29 cd	80,5 d	-1,79 c	30,71 c	1,99 c	0,61 c	95,3 bc	-1,61 c
7	26,01 d	0,66 cd	0,14 d	77,1 d	-1,77 c	28,13 d	1,11 d	0,29 d	82,3 c	-1,60 c
8	25,69 d	0,19 d	0,12 d	67,3 d	-1,86 d	27,71 d	1,09 d	0,21 d	70,1 c	-1,73 d
CV (%)	7,86	18,17	8,74	17,89	16,91	8,74	15,85	9,11	16,45	18,03

IC: índice de clorofila; A: fotosíntesis neta; E: transpiración; Gs: conductancia estomática; Ψ_x : potencial hídrico xilemático; CV: coeficiente de variación. Letras diferentes dentro de una misma columna indican diferencias significativas según la prueba de Duncan ($P \leq 0,05$)

Índice de clorofila. El tiempo de inundación afectó significativamente los valores del índice de clorofila expresados en unidades SPAD ($P \leq 0,05$) (Cuadro 1). Esta variable determina la cantidad relativa de clorofila presente mediante la medición de la absorción de la hoja en dos regiones de longitud de onda en las regiones roja y cercana a la infrarroja en el espectro de la luz. Los

resultados indicaron un efecto significativo sobre los tratamientos estudiados, observándose que los valores disminuyeron progresivamente a medida que aumentó el tiempo de inundación.

Castro et al. (2011) señalan que a medida que ocurren procesos conducentes a la degradación de los pigmentos, bien sea por deficiencias nutricionales o de nitrógeno, estrés hídrico (por

déficit o exceso) o senescencia de las hojas, los valores de unidades SPAD tienden a disminuir. Para el maracuyá, Da Silva et al. (2013) señalan valores adecuados para el índice de clorofila entre 40 a 50 unidades SPAD como rango normal, los cuales pueden ir disminuyendo progresivamente a medida que se presenta alguna limitante nutricional o de estrés en la planta. Estos valores se corresponden con los encontrados en el tratamiento testigo en fase de inundación y tratamientos con cuatro o menos días de inundación en la fase de recuperación.

Cuando las plantas están sometidas a estrés por anegamiento de larga duración, el transporte de fotoasimilados puede disminuir significativamente al igual que la actividad metabólica y fotosintética (Aldana et al., 2014). Los efectos fisiológicos y metabólicos del anegamiento se derivan principalmente del colapso de la respiración aeróbica mitocondrial de las raíces y la subsecuente privación del oxígeno (Martínez et al., 2012). Para el caso de cultivos frutales, cuando se presentan condiciones de encharcamiento del suelo, las hojas manifiestan clorosis por problemas con la absorción y el traslado deficiente de agua y nutrientes; luego, tanto hojas como frutos pueden desprenderse progresivamente de la planta (Rajendran et al., 2012). No obstante, existen diferencias en la tolerancia de las especies, y en menor grado entre variedades dentro de una misma especie, frente al anegamiento (Ezin et al., 2010).

Los resultados de la evaluación de recuperación indicaron diferencias estadísticas significativas entre los tratamientos evaluados ($P \leq 0,05$), observándose una mejora en los valores de índice de clorofila con respecto a los encontrados en la evaluación inicial. La recuperación del índice de clorofila fue mayor en los tratamientos de hasta cuatro días de inundación, mientras que los tratamientos con cinco o más días bajo esta condición ya no pudieron recobrar su verdor inicial.

Fotosíntesis (A). Con respecto a los valores de fotosíntesis neta (Cuadro 1) para la fase de inundación se presentaron diferencias significativas entre los tratamientos estudiados ($P \leq 0,05$). La mayor tasa fotosintética ocurrió en el testigo sin inundar, disminuyendo dichos valores a medida que aumentaron los días bajo inundación. De esta manera, se observa una tendencia a

reducir el proceso fotosintético en las plantas bajo condición de anegamiento.

El efecto de la inundación también puede disminuir la tasa fotosintética debido al cierre estomático, lo que origina en muchos casos, la senescencia foliar prematura (Aldana et al., 2014). Pérez y Melgarejo (2012) obtuvieron valores de fotosíntesis entre 10 y 20 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$ en plantas de *P. edulis* en condiciones normales de desarrollo, lo cual coincide con los valores encontrados en nuestro ensayo en el tratamiento testigo.

En la evaluación de recuperación, los valores de fotosíntesis neta mostraron diferencias significativas entre los tratamientos ($P \leq 0,05$), encontrándose los mayores valores en el testigo, mientras que en las plantas bajo inundación los valores fueron considerablemente inferiores. Se evidencia que una condición más prolongada de inundación (a partir de los 5 días) afectó sensiblemente el proceso de fotosíntesis en la planta, la cual no llegó a recuperar por completo su actividad fotosintética luego de 10 días de finalizada la inundación. Por su parte, la recuperación fue ligeramente superior en los tratamientos con cuatro o menos días de inundación.

Transpiración (E). En el caso de la transpiración, se presentaron diferencias significativas entre tratamientos en las dos evaluaciones (Cuadro 1). No obstante, se destaca el hecho de que los valores fueron bajos en todas las mediciones en las plantas inundadas, mientras que el testigo presentó los mayores valores de transpiración. Al igual que en el caso de la fotosíntesis, los efectos fueron más marcados en los tratamientos con mayor exposición a la condición de inundación y en ellos se obtuvo una disminución progresiva en la transpiración del cultivo.

Como valores referenciales en plantas en etapa de floración, Pérez y Melgarejo (2012) señalan una transpiración entre 2 y 5 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$ en condiciones normales de desarrollo, y Cavalcante et al. (2001) señalan valores normales para el cultivo de 3 a 5 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$, lo cual coincide con los valores obtenidos para el testigo en nuestro estudio.

Por otra parte, en la evaluación de recuperación, se observó la misma tendencia que para aquellos tratamientos con cuatro o menos días de inundación. En plantas con tiempos de inundación a partir de 5 días, la recuperación fue

en menor magnitud comparada con aquellos tratamientos entre 1 y 4 días bajo esa condición.

Conductancia estomática (Gs). Esta variable presentó diferencias significativas en ambas evaluaciones ($P \leq 0,05$), manteniéndose el testigo con el mayor valor de Gs (Cuadro 1). De igual forma, se mantuvo la tendencia encontrada en las variables fotosíntesis y transpiración, señaladas anteriormente, observándose que las plantas redujeron considerablemente los valores de Gs a partir de 5 días bajo inundación, sin lograr reestablecer un funcionamiento normal de la conductancia estomática luego de 10 días de recuperación. En general, los tratamientos de inundación provocaron disminución en la conductancia estomática y por ende en la transpiración, afectando de igual forma la tasa neta de fotosíntesis. Adicionalmente, causó efecto sobre la disminución del grado de verdor de las hojas, lo cual se corresponde con un menor valor de índice de clorofila.

Los estomas juegan un papel fundamental al regular el intercambio de agua entre la hoja y la atmósfera circundante; éstos cierran en circunstancias en que el suministro de agua en el suelo es deficiente. Schaffer et al. (2006) y Mielke y Schaffer (2010) señalan que la primera respuesta a daños por anegación es el cierre estomático. Con ello, la absorción pasiva de agua por la planta disminuye, a lo que se añade la absorción activa por falta de oxígeno en el córtex radical. Asimismo, el movimiento del agua, vía xilema, mayoritariamente por flujo masal, también decrece. Estos autores indican que el anegamiento prolongado puede reducir la asimilación neta de dióxido de carbono, la conductancia estomática y la absorción de nutrientes, ocasionando la disminución del crecimiento de tallos y raíces, lo cual se corresponde con los resultados encontrados en la presente investigación.

La susceptibilidad a una inundación prolongada del suelo puede afectar con mayor intensidad a otras especies frutales. Por ejemplo, en papaya (*Carica papaya* L.), Rodríguez et al. (2014a) encontraron que a partir de 2 días de inundación, las plantas comenzaron a disminuir los valores de conductancia estomática, fotosíntesis, transpiración e índice de clorofila. Resultados similares fueron encontrados por Rodríguez et al. (2014b) y Thani et al. (2016).

Potencial hídrico xilemático (Ψ_x). Los resultados

indican que en ambas evaluaciones se encontraron diferencias significativas entre tratamientos ($P \leq 0,05$), evidenciando que el estatus hídrico de los tejidos en las plantas correspondientes al testigo mostró valores mayores de potencial hídrico xilemático (Cuadro 1), asociados a ausencia de estrés (valores entre -0,5 a 1,0 MPa). El resto de las plantas sometidas a inundación presentaron valores menores de potencial (más negativos) estando en el rango de estrés leve (valores comprendidos entre -1 y -1,5 MPa), mientras que los tratamientos con más de 5 días de inundación, obtuvieron valores de potencial hídrico xilemático inferiores a -1,5 MPa, lo cual se corresponde con un estrés severo, de acuerdo a la clasificación propuesta por Fitter y Hay (2002). En las plantas, en general, existe un umbral máximo de potencial hídrico en la hoja por debajo del cual los estomas comienzan a cerrarse, llamado umbral de sensibilidad estomática. Este umbral puede variar entre -0,7 y -1,8 MPa en la mayoría de los cultivos (Dwivedi y Dwivedi, 2012).

Pardos (2004) señala que el anegamiento del suelo puede originar cambios en el potencial hídrico de las plantas, y en consecuencia, no produce un estrés primario de potencial hídrico, sino más bien afecta a la planta a través de un estrés secundario, inducido por el exceso de agua. Thani et al. (2016) señalan que el primer efecto secundario del anegamiento es la pérdida de nutrientes minerales y metabolitos intermedios por lavado de las raíces. Destacan que el estrés principal que tiene lugar al generarse en las raíces falta de oxígeno soluble y difusible en el agua (hipoxia, e incluso anoxia), es el exceso de CO_2 , sobreproducción de etileno y especies reactivas de oxígeno.

Biomasa de diferentes órganos de la planta y longitud radical. Con relación al contenido de biomasa seca, se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos ($P \leq 0,05$) para todos los órganos evaluados, encontrándose los mayores valores de biomasa en el testigo sin inundar y disminución de estos valores progresivamente a medida que aumentaba el periodo de inundación. Para el contenido de agua en los tejidos de la planta el comportamiento fue contrario, ya que, bajo condiciones de inundación, hubo mayor acumulación de agua en la hoja, tallo y raíz (Cuadro 2).

Cuadro 2. Variables de crecimiento en plantas de maracuyá (*Passiflora edulis*) una vez finalizado el periodo de recuperación luego de ser sometidas a diferentes intensidades de inundación

Días de inundación	PSH	PST	PSR	HH	HT	HR	LR
	(g)			(%)			(cm)
0	16,50 a	74,72 a	17,24 a	75,2 bc	60,03 d	71,06 c	44,50 a
1	15,39 a	51,56 b	14,30 b	72,79 c	66,79 c	72,74 b	32,25 b
2	13,98 b	54,72 b	15,11 ab	74,84 bc	67,29 c	70,80 c	32,75 b
3	13,98 b	52,75 b	12,38 b	74,5 bc	69,64 bc	75,06 ab	28,25 bc
4	12,62 c	48,78 bc	11,42 bc	77,1 b	68,94 bc	77,11 a	20,25 c
5	9,37 d	41,22 c	9,89 c	82,49 a	70,80 b	74,91 ab	19,33 c
6	10,11 cd	42,36 c	9,11 c	81,51 a	71,61 b	75,97 a	15,76 cd
7	9,51 d	36,12 d	8,64 d	82,03 a	72,51 ab	77,33 a	14,99 d
8	9,44 d	31,24 d	8,02 d	81,93 a	75,71 a	76,61 a	14,83 d
CV (%)	5,22	4,87	5,11	5,01	6,37	3,36	4,87

PSH: peso seco hoja; PST: peso seco tallo; PSR: peso seco raíz; HH: humedad hoja; HT: humedad tallo; HR: humedad raíces; LR: longitud radical CV: coeficiente de variación. Letras diferentes dentro de una misma columna indican diferencias significativas según la prueba de Duncan ($P \leq 0,05$)

Se observa que la condición de inundación por sólo un día afectó la acumulación de biomasa en el tallo y las raíces, mientras que las hojas no fueron afectadas ya que recobraron su condición inicial luego del período de recuperación. El efecto sobre el sistema radical puede atribuirse principalmente a las reacciones que ocurren en un medio con hipoxia, donde la fermentación y generación de especies reactivas de oxígeno ocasionan daños en los tejidos.

El anegamiento puede llegar a provocar hasta la muerte celular debido a la acidificación citológica que puede presentarse como efecto de la acumulación de ácido láctico por la respiración anaeróbica (Jiménez et al., 2012). Adicionalmente, se disminuye la absorción de nutrientes en la planta y se afecta la materia seca de los tejidos, que en etapa normal de crecimiento se acumula en forma exponencial y de manera preferente en hojas, seguida por tallos y raíces (Rodríguez et al., 2014a; Thani et al., 2016).

Con relación a la longitud radical (Cuadro 2), se presentaron diferencias entre los tratamientos evaluados ($P \leq 0,05$), destacando que el testigo alcanzó los mayores valores, los cuales disminuyeron con el tiempo de inundación, presentándose reducciones considerables en aquellos tratamientos que estuvieron expuestos a periodos superiores a 5 días de inundación. Como ya se mencionó, el exceso de agua en el suelo crea

deficiencias de oxígeno en la zona de la raíz, la cual puede disminuir su crecimiento normal y afectar la sobrevivencia del tejido por la formación de especies reactivas de oxígeno a nivel celular (Khondaker y Ozawa 2007; Mielke y Schaffer, 2010).

Al realizar el análisis de regresión de las variables fisiológicas asociadas con las de crecimiento, la ecuación que mejor se ajustó para la variable peso seco total fue la siguiente:

$PST = 43,02 + 0,1 * \text{Conduc.} + 10,51 * \text{Transp.}$
con un coeficiente de determinación de 0,96 ($P \leq 0,05$) mientras que la longitud de la raíz se ajustó mejor con la siguiente ecuación:

$LR = 12,31 + 1,45 * \text{Fotosint.} + 3,0 * \text{Transp.}$
con un coeficiente de determinación de 0,94 ($P \leq 0,05$). Para ambas variables dependientes (peso seco total y longitud de raíz) se eliminaron el resto de las variables regresoras, ya que, hubo colinealidad entre las mismas, siendo así las variables fotosíntesis, conductancia estomática y transpiración las que mejor explicaron la respuesta de las variables de crecimiento.

CONCLUSIONES

La respuesta fisiológica de plantas de maracuyá sometidas a inundación indicó que esta especie posee cierto grado de tolerancia y capacidad de recuperación a esta condición

durante los primeros cuatro días. Cuando el tiempo de inundación es mayor, se deterioran los procesos fisiológicos y de crecimiento de la planta.

LITERATURA CITADA

1. Aldana, F., P. García y G. Fischer. 2014. Effect of waterlogging stress on growth, development and symptomatology of cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.) plants. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 38(149): 393-400.
2. Castro, F., E. Campostrini, A. Torres-Netto y L. Hespanhol. 2011. Relationship between photochemical efficiency (JIP-Test parameters) and portable chlorophyll meter Reading in papaya plants. Braz. Plant. Physiol. 23: 295-304.
3. Cavalcante, U., L. Maia, R. Nogueira y V. Santos. 2001. Respostas fisiológicas em mudas de maacujazeiro amarelo (*Passiflora edulis* Sims f. *flavicarpa*) inoculadas com fungos micorrízicos arbusculares e submetidas a estresse hídrico. Acta Bot. Bras. 15(3): 379-390.
4. Cubillos, J., J. Páez y L. Mejía. 2011. Evaluación de la capacidad controladora de *Trichoderma harzianum* Rifai sobre *Fusarium solani* (Mart) Sacc. Asociado al complejo secadera en maracuyá en condiciones de invernadero. Revista Facultad Nacional de Agronomía-Medellín. 64(1): 5821-5830.
5. Da Silva, G., I. Lucena, F. Albano y J. Antiveli. 2013. Estado nutricional e clorofila foliar do maracujazeiro amarelo em função de biofertilizantes, calagem e adubação com N e K. Rev. de Ciências Agrárias 36(2): 163-173.
6. Dwivedi, P. y R. Dwivedi. 2012. Physiology of abiotic stress in plants. Agrobios, Jodhpur, India. 354 p.
7. Ezin, V., R. De la Pena y A. Ahanchede. 2010. Flooding tolerance of tomato genotypes during vegetative and reproductive stages. Braz. J. Plant. Physiol. 22: 131-142.
8. Fischer, G. 2005. Aspectos de la fisiología aplicada de los frutales promisorios en cultivo y poscosecha. Rev. Comalfe 32(1): 22-34.
9. Fitter, A. y R. Hay. 2002. Environmental Physiology of Plants. Academic Press. London.
10. Jiménez, J., L. Moreno y S. Magnitskiy. 2012. Respuesta de las plantas a estrés por inundación. Una revisión. Rev. Colomb. Cienc. Hortic. 6(1): 96-109
11. Khondaker, N. y Ozawa, K. 2007. Papaya plant growth as affected by soil air oxygen deficiency. Acta Hortic. 740: 225-232.
12. Martínez-Alcántara, B., S. Jover, A. Quiñones, M. Forner, J. Rodríguez, F. Legaz et al. 2012. Flooding affects uptake and distribution of carbon and nitrogen in citrus seedlings. J. Plant Physiol. 169: 1150-1157.
13. Mielke, M. y B. Schaffer. 2010. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and pigment indexes of *Eugenia uniflora* L. in response to change in the light intensity and soil flooding. Tree Physiol. 30(1): 45-55.
14. Naor, A. 2000. Midday stem water potential as a plant water stress indicator for irrigation scheduling in fruit trees. Acta Hort. 537: 447-454.
15. Pardos, J. 2004. Respuestas de las plantas al anegamiento del suelo. Invest. Agrar.: Sist. Recur. Forest. 13(1): 101-107.
16. Pérez, L. y L. Melgarejo. 2012. Caracterización ecofisiológica de la gulupa (*Passiflora edulis* Sims) bajo tres condiciones ambientales en el departamento de Cundinamarca. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. pp. 11-32.
17. Rajendran, C., K. Ramamoorthy y S. Hepziba. 2012. Nutritional and physiological disorders in crop plants. Scientific Publishers, Jodhpur, India. 116 p.
18. Ribon, A., J. Tavares, K. Lourenço e V. Lourenceti. 2014. Seleção de método estatístico para modelos de estimativa da qualidade física de solos argilosos. Revista de Agricultura 89(1): 29-40.
19. Rodríguez, G., B. Schaffer, C. Basso y A. Vargas. 2014a. Efecto del tiempo de inundación del sistema radical sobre algunos aspectos fisiológicos y desarrollo del cultivo de lechosa (*Carica papaya* L.). Rev. Fac. Agron. (UCV) 40(3): 89-98.
20. Rodríguez, G., B. Schaffer, A.I. Vargas y C.

- Basso. 2014b. Effect of flooding duration and percentage of roots submerged on physiology growth, survival and recovery of papaya. HortScience 49: S293 (abstr).
21. Schaffer, B., F.S. Davies y J.H. Crane. 2006. Response of subtropical and tropical fruit trees to flooding in calcareous soil. HortScience 41: 549-555.
22. Scholander, P.F., H. Hammel, E. Bradstreet y E. Hemmingsen. 1965. Sap pressure in vascular plants. Science 148: 339-346.
23. Thani, Q., A. Vargas, B. Schaffer, G. Liu y J. Crane. 2016. Response of papaya plants in a potting medium in containers to flooding and solid oxygen fertilization. Proc. Fla. State Hort. Soc. 129: 27-34.