

Efecto del tiempo de inundación del sistema radical sobre algunos aspectos fisiológicos y desarrollo del cultivo de lechosa (*Carica papaya* L.)

Gustavo Rodríguez^{1*}, Bruce Schaffer², Carmen Basso¹ y Ana Vargas²

¹Facultad de Agronomía, Instituto de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Apdo. 4579. Maracay 2101, Aragua, Venezuela.

²Tropical Research and Education Center, University of Florida. Homestead, Florida. EUA

RESUMEN

Para evaluar el efecto de diferentes tiempos de inundación total del sistema radical del cultivo de lechosa (*Carica papaya* L.) sobre aspectos fisiológicos y desarrollo del cultivo bajo condiciones controladas de invernadero, se realizó un ensayo en Homestead, Florida, EUA. Se utilizaron plantas del cultivar 'Red Lady' con 10 meses de edad sembradas en contenedores de 6,5 L en un sustrato comercial inerte (Promix®) bajo condiciones controladas de invernadero. Se evaluaron diferentes intensidades de inundación (1, 2, 3, 4, 5 d de inmersión total del sistema radical y un testigo sin inundar) sobre aspectos del desarrollo (número de hojas totales y senescentes, peso seco de raíz, tallo y hojas) y fisiológicos del cultivo tales como: conductancia estomática (Gs), asimilación neta de CO₂ (A), transpiración (E), máxima eficiencia fotoquímica del fotosistema II (Fv/Fm) e índice de clorofila (Spad). El diseño utilizado fue un completamente aleatorizado con seis repeticiones y una planta/unidad experimental. Los resultados demuestran que a partir de las 48 h bajo inundación, las plantas comenzaron a disminuir los valores de Gs, A, E, Fv/Fm y Spad, con tendencia al deterioro progresivo de la actividad fotosintética en forma irreversible, manifestándose un incremento en la senescencia de las hojas y disminución en la acumulación de materia seca en hojas y raíces. Las plantas sometidas a 1 d de inundación pudieron recuperarse en su desempeño fisiológico, logrando alcanzar valores cercanos a los encontrados en el testigo (1,85 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$; 410,50 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$; 14,75 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$; 0,77 y 38,14 unidades Spad para E, Gs, A, Fv/Fm y Spad, respectivamente). Se concluye que el cultivo de lechosa es una planta sensible a la hipoxia en el sistema radical, la cual, bajo condiciones de saturación de agua en el suelo a partir de 48 h, afecta en forma irreversible su fisiología, causando muerte de la misma.

Palabras clave: ecofisiología, estrés, hipoxia, inundación.

Effect of flooding time of the root system on some physiological aspects and crop development in papaya (*Carica papaya* L.)

ABSTRACT

The effect of different times in total flooding papaya (*Carica papaya* L.) root system on its development and crop physiology under controlled greenhouse conditions was evaluated. A trial was conducted at Homestead, Florida, USA. 'Red Lady' cultivar with 10 months of age which was planted in 6.5 L containers on a commercial substrate Promix® under controlled greenhouse conditions. Different intensities of flooding (1, 2, 3, 4, 5 d flooded and a control without flooding) on some aspects of development (total number and senescent leaves, dry weight of root, stem and leaves) and

*Autor de correspondencia: Gustavo Rodríguez

E-mail: gusrodriguez@gmail.com

physiological aspects, like stomatal conductance (G_s), net CO_2 assimilation (A), transpiration (E), maximum photochemical efficiency of photosystem II (F_v/F_m), and chlorophyll index ($Spad$). The experiment used was a complete randomized design with six repetitions and a plant/experimental unit. The results show that after 48 h under flood, the plants began to decrease the values of G_s , A , E , F_v/F_m , and $Spad$, with a tendency towards to progressive and irreversibly deterioration of photosynthetic activity, demonstrating an increase in senescence of leaves and decreased dry matter accumulation in leaves and roots. Plants subjected to 24 h of flooding could be recovered in their physiological performance, reaching values close to those found in the control values ($1,85 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$; $410,50 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$; $14,75 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$; $0,77$ y $38,14$ $Spad$ units, to E , G_s , A , F_v/F_m and $Spad$, respectively). It was concluded that papaya cultivation is sensitive to hypoxia in its plant root system which, under conditions of water saturation in the soil after 48 h, shows irreversibly effects on its physiology, causing death thereof.

Key words: ecophysiology, stress, flooding, hypoxia.

INTRODUCCIÓN

La lechosa o papaya (*Carica papaya* L.) es uno de los principales cultivos hortícolas sembrado en zonas tropicales y subtropicales (Campostrini y Glenn, 2007). Por la diversidad de ambientes en los cuales es capaz de producirse, los aspectos relacionados con la ecofisiología del cultivo y los factores abióticos limitantes que pueden ocasionar estrés en el mismo, son de relevancia en la selección de zonas aptas o estrategias de manejo para el desarrollo óptimo del rubro.

El estrés por exceso de humedad en el suelo es un factor de gran importancia, dada la susceptibilidad de este cultivo a la hipoxia o déficit de oxígeno en el sistema radical, el cual limita la capacidad productiva y sobrevivencia de la planta (Schaffer y Andersen, 1994; Marler *et al.*, 1994; Khondaker y Ozawa, 2007; Carr, 2013). El exceso de humedad del suelo puede ocurrir como resultado de tormentas tropicales por varios días, riegos por inundación, prácticas deficientes de riego por microaspersión, mesa de agua cercana a la superficie, desbordamientos de los ríos, entre otros; generando déficit de oxígeno en el suelo, que afecta significativamente el desarrollo de la planta (Campostrini y Glenn, 2007; Restrepo *et al.*, 2010).

La respuesta del cultivo frente a esta condición de estrés es la reducción de la actividad fotosintética producto del cierre de los estomas, reduciendo la conductancia estomática, asimilación de CO_2 y transpiración de la planta (Herrera *et al.*, 2010). Del mismo modo, se incrementa la senescencia de las hojas y reducción del área fotosintéticamente activa de la planta (Restrepo *et al.*, 2010; Castro *et al.*, 2011; Carr, 2013).

Por lo anteriormente descrito, la presente investigación planteó como objetivo la evaluación del efecto de diferentes intensidades de inundación sobre la actividad fisiológica y desarrollo del cultivo de lechosa en condiciones controladas.

MATERIALES Y MÉTODOS

La investigación se realizó en el Tropical Research and Education Center, University of Florida, Homestead, Florida, EUA, bajo condiciones de invernadero durante los meses de septiembre y octubre del año 2013.

Se utilizaron plantas de lechosa de 10 meses de edad del cultivar 'Red Lady', sembradas en recipientes de 6,5 L de capacidad con sustrato Promix®. Se llevaron registros diarios de temperatura y humedad relativa (promedio de 26°C y 75% HR), mediante el uso de un sensor marca Hobo (Bourne, MA, EUA), ubicado dentro del invernadero. Previamente, las plantas fueron seleccionadas por homogeneidad de su altura. Se emplearon seis tratamientos, representados por 0, 1, 2, 3, 4 y 5 d de inundación del sustrato en el cual se desarrollaron las plantas (T1, T2, T3, T4, T5 y T6, respectivamente).

La inundación fue provocada introduciendo el recipiente contenido de la planta en otro de mayor capacidad (18 L) cuidando que el nivel del agua cubriera totalmente la superficie del sustrato. Diariamente, se repuso el agua perdida por transpiración del cultivo, manteniendo el mismo nivel.

Variables evaluadas

Para la evaluación de las variables fisiológicas, se seleccionaron y marcaron al inicio del experimento las hojas 2 y 3 sentido ápice-base (hoja recientemente madura), las cuales se evaluaron durante todo el ensayo. En cada hoja, se determinó la conductancia estomática (G_s ; $\text{mmol}/\text{m}^2/\text{s}$), asimilación neta de CO_2 (A $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) y transpiración (E ; $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) mediante el uso de un equipo medidor de intercambio gaseoso CIRAS 2 marca PP System (Amesbury, MA, EUA). Se tomó el lóbulo central de la hoja como tejido de muestreo durante todas las evaluaciones, las cuales fueron hechas entre las 08:30 y 10:30 h.

De igual manera, se estimó la eficiencia máxima del fotosistema II (PSII) a través de la medición del cociente Fv/Fm en la clorofila utilizando un fluorómetro portátil marca Opti Sciences (Hudson, NH, EUA). Igualmente, el índice de clorofila (unidades Spad) fue determinado mediante un medidor portátil de clorofila SPAD 502 plus marca Konica-Minolta (Tokyo, Japón). Dichas evaluaciones fueron realizadas entre las 07:30 y 08:30 h.

Una vez establecidos los tratamientos bajo inundación, se midieron el potencial redox y pH del agua, ambos mediante un medidor portátil (Fischer Science; Fort Collins, CO, EUA). Se introdujo un tubo de plástico perforado en el sustrato, para facilitar la colocación del electrodo de platino dentro del mismo y determinar las variables en el agua adyacente al sistema radical.

Se realizó una evaluación de senescencia de las hojas, contando el número de hojas totales y senescentes cada dos días durante el tiempo de ejecución del ensayo. Una vez culminado el ciclo de evaluación (día 11 luego de impuesta la condición de inundación) se cortaron las plantas y se separaron en hojas, tallos y raíces para la determinación del peso seco en cada tejido, mediante su colocación en estufa a 105°C por 72 h.

Antes de someter las plantas a inundación, se realizó una evaluación de Gs, A, E, Fv/Fm y Spad y 24 h después, se realizaron evaluaciones diarias hasta finalizar el último tratamiento de inundación (T6). Una vez finalizada la condición de inundación de cada tratamiento, las plantas se dejaron drenar libremente. Finalmente, se realizó una última evaluación de las variables al día 11 de establecido el ensayo en todas las plantas de los diferentes tratamientos, para ver la posible recuperación de las plantas.

Diseño del experimento y análisis estadístico

El diseño utilizado fue completamente aleatorizado con seis repeticiones y una planta por unidad experimental. Para el análisis estadístico de los resultados, se utilizó el programa SAS (2003) de acuerdo al diseño propuesto. Se realizó un análisis de varianza para cada variable y una prueba de medias de Waller-Duncan al 5% de significancia. Los análisis se realizaron de manera independiente para cada fecha de evaluación.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En cuanto a las variables fisiológicas evaluadas y relacionadas con el intercambio gaseoso, en la Figura 1 se puede observar el comportamiento de los diferentes tratamientos durante el tiempo de ejecución del ensayo.

Se distingue una primera evaluación de caracterización inicial, donde las plantas no habían sido sometidas a inundación (día 1). En esta fecha, la Gs, A y E, mantuvieron valores muy similares entre los distintos tratamientos, sin diferencias entre ellos ($P > 0,05$).

Una vez iniciado los tratamientos de inundación, transcurridas las primeras 24 h (día 3) comenzó a observarse una disminución en los valores de las variables fisiológicas del cultivo antes descritas, en comparación al testigo sin inundación (T1). A partir de esta fecha, durante todas las evaluaciones sucesivas se encontraron diferencias entre tratamientos evaluados ($P < 0,05$ en todos los casos).

Por otra parte, en las plantas con más de 24 h sometidas a inundación (T3, T4, T5 y T6) se observó el deterioro progresivo del intercambio gaseoso debido a la hipoxia en el sistema radical. Bajo estas condiciones, ocurrió el cierre estomático y por ende, disminución de la conductancia estomática, lo cual interfiere a su vez con el proceso de transpiración y fotosíntesis de las mismas. Con referencia a los valores encontrados en el testigo, estos se corresponden con otros observados para este cultivo en plantas adecuadamente irrigadas (Marler y Mickelbart, 1998; Chutteang y Yingjaval, 2007; Jeyakumar *et al.*, 2007; Campostrini y Glenn, 2007; Pecanha *et al.*, 2010).

Durante el lapso de evaluación, para el tratamiento sin inundación (T1) los valores de Gs oscilaron entre 222 y 637 mmol/m²/s, los de A entre 14,72 y 24,8 μmol/m²/s y E entre 1,73 y 5,15 μmol/m²/s. Al respecto, Carr (2013) señala que es frecuente observar grandes oscilaciones en estos parámetros de acuerdo a la condición de radiación presente, hora del día, nubosidad, etc. Marler y Mickelbart (1998) indican que en 'Red Lady' la variación diaria del intercambio gaseoso en plantas bien irrigadas es máxima a mitad de mañana, declina al mediodía y es parcialmente recuperada al final de la tarde en días soleados. Por su parte, Clemente y Marler (1996) encontraron un descenso de 20 a 9 μmol/m²/s en solo 20 seg, asociado a un descenso de Gs de 385 a 340 mmol/m²/s. Igualmente, Torres-Netto *et al.* (2009) encontraron que las variaciones diarias de Gs están fuertemente relacionadas al déficit de presión de vapor del aire para el momento de la evaluación.

En los tratamientos bajo inundación, el descenso en las variables Gs, A y E fue debido a la condición de saturación del sustrato en la zona radical, lo cual disminuye la disponibilidad de oxígeno necesaria para el óptimo funcionamiento de las raíces de la planta (Campostrini y Glenn, 2007). Esto se hace particularmente evidente a partir de las 48 h de inundación y se mantiene hasta el final del periodo de evaluación, sin observarse recuperación en estos parámetros para los tratamientos T3, T4, T5 y T6.

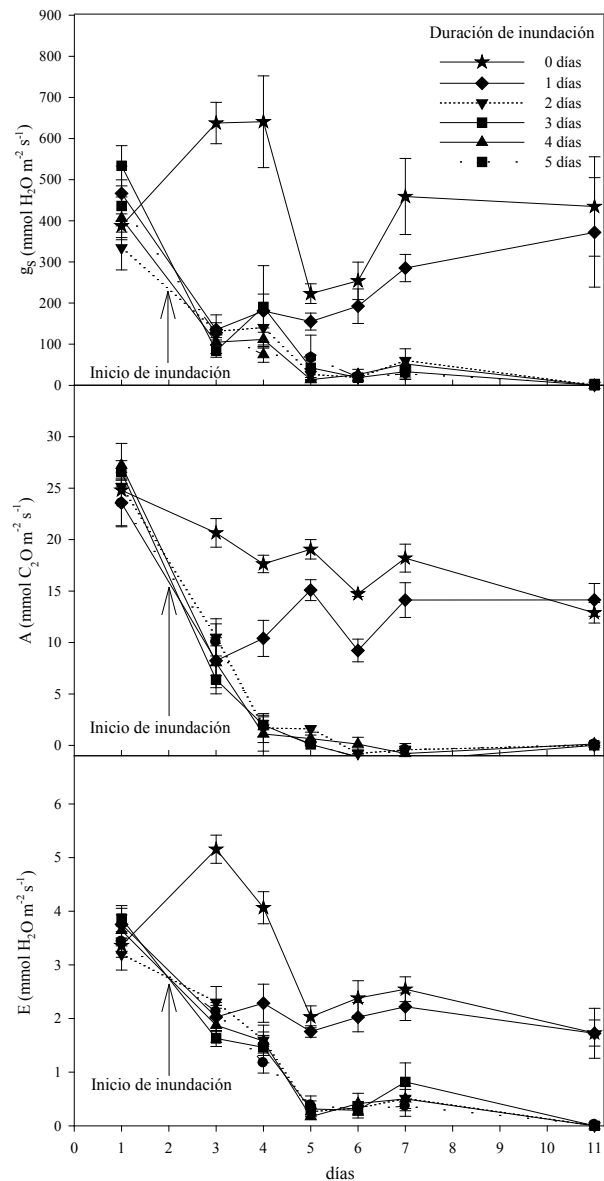


Figura 1. Comportamiento de conductancia estomática (G_s), fotosíntesis (A) y transpiración (E) durante el tiempo de evaluación del ensayo.

Sin embargo, en T2 (plantas con 24 h inundadas) el cultivo pudo gradualmente recuperarse hasta obtener valores de medias ligeramente inferiores al testigo en las variables fisiológicas al final del periodo de evaluación. Esto evidencia que en duraciones inferiores a 48 h bajo inundación, es posible que las plantas de lechosa sobrevivan y mantengan un adecuado funcionamiento fisiológico para restablecer su ritmo de desarrollo una vez cesada dicha condición. Por su parte, Clemente y Marler (1996) señalan que la respuesta fotosintética está fuertemente asociada a las condiciones ambientales que afectan la apertura estomática. De esta manera,

puede explicarse el descenso en G_s y E para el día 5 de evaluación en el testigo, dada las condiciones de nubosidad para ese momento, que pudieron afectar la respuesta en las variables estudiadas, provocando una menor conductancia estomática y transpiración por las temperaturas más frescas al momento de la determinación (Restrepo *et al.*, 2010).

En este sentido, Jeyakumar *et al.* (2007) señalan que el descenso en A y G_s son indicadores de presencia de estrés abiótico en plantas de lechosa. Por su parte, Campostrini y Glenn (2007) refieren que el lechoso es clasificado como una especie sensible al bajo contenido de oxígeno en el suelo (hipoxia). Algunos autores señalan que la lechosa es un cultivo sensible a inundación, causando muerte de la planta después de tres o cuatro días continuos bajo esta condición (Samson, 1980; Malo y Campbel, 1986; Schaffer y Andersen, 1994). Otros, refieren que es suficiente 48 h de inundación para que la planta muera (Wolf y Lynch, 1940; Khondaker y Ozawa, 2007)

Bajo saturación de agua en el suelo, las plantas muestran síntomas similares a los desarrollados por déficit hídrico o estrés por alta temperatura. Las plantas responden incrementando la concentración interna de etileno, disminución de G_s , menor desarrollo de hojas, tallos y raíces, cambios en el potencial osmótico, reducción en la absorción de nutrientes, disminución del contenido de clorofila y actividad fotosintética (Restrepo *et al.*, 2010). Resultados similares a los encontrados en la presente investigación fueron obtenidos por Campostrini y Glenn (2007) quienes han señalado que tres días después de haber condiciones de bajo oxígeno en el suelo, los estomas cerraron completamente. Igualmente, señalan que bajo condiciones de moderada disponibilidad de O_2 las plantas responden con cierre estomático alrededor del noveno día.

Con relación a la fluorescencia de clorofila e índice de clorofila, en la Figura 2 se observan los valores encontrados para la variable F_v/F_m . Este parámetro indica la eficiencia en la luz absorbida por la antena del PSII y que es convertida en energía química en el primer aceptor de electrones (Q_A). Igualmente, se observan los valores del índice de clorofila ($Spad$) el cual estima la cantidad de clorofila presente y el grado de verdor de las hojas (Baker y Rosenqvist, 2004). Ambas variables disminuyeron sus valores en los tratamientos inundados en comparación con el testigo a partir de las 48 h bajo inundación, observando diferencias entre los tratamientos estudiados en F_v/F_m a partir del tercer día evaluado ($P < 0,01$), mientras que en el caso del índice de clorofila, las diferencias se obtuvieron a partir del segundo día de evaluación ($P = 0,05$). La mayor disminución en los valores de estas dos variables ocurrió

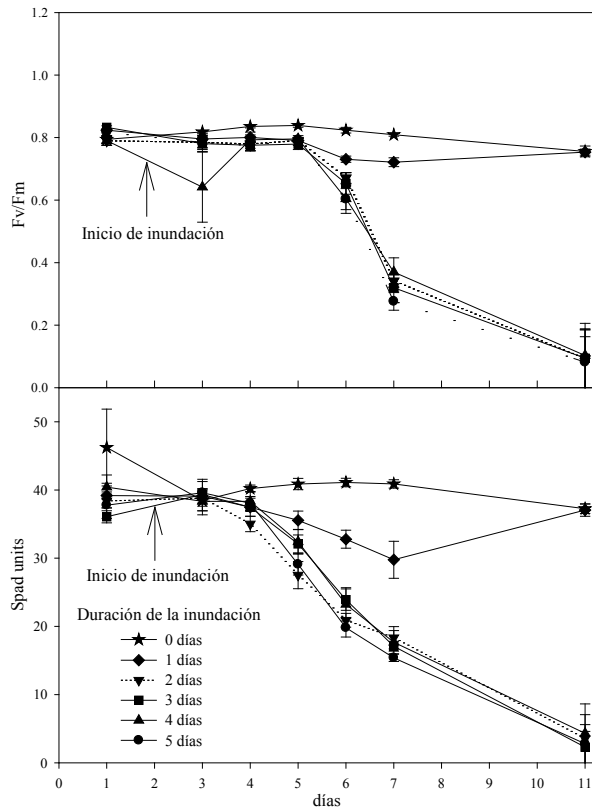


Figura 2. Fluorescencia de clorofila (F_v/F_m) e índice de clorofila (Spad) durante el tiempo de evaluación en plantas de lechosa sometidas a estrés por inundación.

en T3, T4, T5 y T6 siendo progresivo e irreversible el deterioro para dichos tratamientos. Por su parte, T1 y T2 para la última fecha de evaluación alcanzaron a obtener valores muy similares entre sí, lo cual evidencia la capacidad de recuperación de las plantas sometidas a 24 h de inundación

Al respecto, Singaas *et al.* (2001) señalan que durante perturbaciones metabólicas por efecto de estrés abióticos en las plantas, ocurren descensos en la tasa de consumo de NADPH y ATP, lo cual es causado por deficiencia de la suplencia de CO_2 vía estomática en los sitios de carboxilación. Al respecto, indican que el descenso de F_v/F_m afecta la tasa de excitación de los centros de reacción del PSII y el receptor inicial de la cadena de transporte de electrones (Q_A), afectando de esta manera la producción de NADPH y ATP.

Los resultados encontrados en la presente investigación para la variable F_v/F_m en el testigo, permanecieron con valores superiores a 0,80 durante toda la fase de experimentación, mientras que en los tratamientos sometidos a inundación dicho parámetro fue disminuyendo, llegando a obtener para la última

fecha de evaluación valores comprendidos entre 0,48 y 0,55 para aquellos tratamientos con 48 h o más tiempo de inundación. Por otro lado, las plantas de T2 lograron alcanzar valores similares al testigo en la última fecha de evaluación, lo cual muestra la capacidad de recuperación en cuanto a la eficiencia fotosintética cuando el tiempo de saturación de agua en la zona radical es de 24 h. Valores referenciales de F_v/F_m en el cultivo de lechosa han sido señalados por diferentes autores. En este sentido, Pecanha *et al.* (2010) en plantas de seis meses de edad refieren valores entre 0,73-0,83. Del mismo modo, Jeyakumar *et al.* (2007) asociaron valores de 0,80 con plantas bajo adecuadas condiciones de dotación hídrica, mientras que valores inferiores son indicativos de efectos de estrés abiótico sobre la eficiencia fotosintética. Igualmente, Marler y Mickelbart (1998) observaron valores comprendidos entre 0,65 y 0,74 para plantas sometidas a estrés por déficit hídrico. Lo descrito demuestra que la fluorescencia de clorofila es una variable sensible a los cambios de factores abióticos, la cual puede estimar la eficiencia fotosintética de la planta e inferir el efecto del estrés sobre el cultivo de una manera práctica, rápida y no destructiva, siendo muy útil para ser utilizada en ensayos bajo condiciones de campo o controladas.

En cuanto al índice de clorofila, los resultados presentaron la misma tendencia de la variable descrita anteriormente, observándose que los valores disminuyeron progresivamente a medida que aumentó el tiempo de inundación en los tratamientos. En el caso del testigo, los valores estuvieron alrededor de 40 unidades Spad durante todas las evaluaciones. Por su parte, después del segundo día de inundación, comenzó una reducción progresiva de las unidades Spad. De esta forma, los tratamientos T3, T4, T5 y T6 al final del ensayo, alcanzaron valores comprendidos entre 13,8 y 21,2 unidades Spad; lo cual coincidió con coloraciones amarillentas del tejido foliar. En el caso del tratamiento T2 (24 h inundado) se evidencia nuevamente la capacidad de recuperación de la planta en sus funciones fisiológicas, ya que al final del lapso de evaluación, alcanzó índices de clorofila muy cercanos al testigo (37,05 y 37,25; respectivamente).

Las unidades Spad guardan estrecha relación con la concentración de clorofila, expresado por el grado de verdor de las hojas. Mientras más alto es el valor determinado, las hojas presentan una tonalidad verde oscura. A medida que ocurren procesos conducentes a la degradación de los pigmentos, bien sea por deficiencias nutricionales, estrés hídrico (por déficit o exceso) o senescencia de las hojas, los valores tienden a disminuir (Castro *et al.*, 2011). Del mismo modo, los autores señalan que este tipo de determinación

es muy útil, ya que es de carácter no destructivo y es especialmente adecuada para el diagnóstico y estimación de la disminución de energía en el PSII bajo estrés por nitrógeno y factores de estrés abiótico, así como la evaluación del proceso de senescencia de las hojas. Destacan además, que puede utilizarse en la interpretación indirecta de procesos fotoquímicos y cuantificación de pigmentos fotosintéticos (clorofila y carotenoides). Algunas referencias de determinaciones con el uso de este equipo en el cultivo de lechosa señalan que valores a partir de 40 unidades Spad están asociados a altos contenidos de pigmentos fotosintéticos (Torres-Netto *et al.*, 2002; Baker, 2008)

La condición de déficit de oxígeno en el ensayo fue caracterizada por medio de la evaluación del potencial redox en el agua de la zona radical. En el Cuadro 1 se muestran los resultados obtenidos para esta variable, donde a pesar de no haber diferencias significativas entre tratamientos, se evidencia que a partir del segundo día de inundación, comienza la disminución de los valores hasta que en el tercer día aparecen valores negativos de óxido reducción, denotando ausencia de O_2 en el área de desarrollo radical. Esta determinación se realizó en aquellos tratamientos que estuvieron bajo inundación en el agua adyacente al sistema radical. Vale la pena destacar que los valores obtenidos fueron en sustrato a base de turba. Por otro lado, Schaffer (1998) señala que la inundación altera el estatus de óxido reducción del suelo, disminuyendo el potencial redox del mismo, debido a cambios químicos y varios subproductos de la actividad microbiana. Además, indica que esta disminución se encuentra relacionada con el descenso del pH del suelo.

Del mismo modo, no hubo diferencias del pH entre los tratamientos para los diferentes días de evaluación. No obstante, se observó que a medida que avanzaba la condición de saturación producto de la inundación en el sistema radical, los valores del pH del agua presentaron una tendencia a disminuir ligeramente (Cuadro 2).

Con respecto a la evaluación de la senescencia en las hojas, los resultados pueden observarse en el Cuadro 3. En este sentido, se aprecia un aumento el número de hojas senescentes una vez iniciado el proceso de inundación en las plantas (día 5 de evaluación), manteniéndose esta tendencia hasta el día 7 en los tratamientos T3, T4, T5 y T6. Estas hojas senescentes mueren rápidamente, lo cual causa una disminución en el número de hojas totales en dichos tratamientos, lo cual se evidencia en los resultados de los días 9 y 11 de evaluación. En el caso de T2, la cantidad de hojas senescentes fueron menores a los otros tratamientos bajo inundación ($P=0,01$), alcanzando valores similares a los del testigo sin inundar. Para el último día de evaluación (día 11), no se encontraron diferencias entre tratamientos para hojas senescentes. En este sentido, vale la pena destacar que para esa fecha, los valores son similares entre tratamientos producto de existir plantas que estaban sanas con pocas hojas viejas (T1 y T2) y plantas deterioradas (T3, T4, T5 y T6) que igualmente presentaban valores bajos de hojas senescentes, pero debido a que poseían muy pocas hojas totales y dentro de estas, la mayoría estaban afectadas por la condición de inundación.

Las características observadas en las hojas fueron inicialmente manchas acuosas en el tejido, con cambios en la turgencia de los mismos, tornándose flácidos. Seguidamente, se presentó una clorosis generalizada y cambio del ángulo de inserción del peciolo en el tallo de la planta, donde cada vez se fueron plegando, hasta que finalmente quedaron adheridas al tallo y se desprendieron de la planta. En este sentido, Mahouachi *et al.* (2007) señalan que en condiciones de estrés hídrico, el ácido abscísico (ABA) tiende a incrementarse en las hojas, siendo responsable del cierre estomático y la abscisión foliar para de esta forma reducir la pérdida de agua de la planta.

Para la última fecha de evaluación (día 11), la mayoría de las plantas de los tratamientos T3, T4, T5 y

Cuadro 1. Potencial de óxido reducción (mV) del agua evaluado durante el tiempo de inundación (días) en plantas de lechosa¹

Tratamiento ²	Tiempo de inundación (d)				
	1	2	3	4	5
T1					
T2	109,33 ± 14,55				
T3	136,00 ± 25,38	93,33 ± 11,02			
T4	120,33 ± 15,09	87,00 ± 16,81	70,10 ± 36,56		
T5	164,33 ± 25,48	119,67 ± 20,07	45,50 ± 31,73	168,16 ± 38,71	
T6	138,50 ± 26,56	78,33 ± 8,80	80,60 ± 14,50	186,40 ± 21,40	216,66 ± 20,55

¹Media ± error estándar

²T1: testigo sin inundación; T2: 24 h inundado; T3: 48 h inundado; T4: 72 h inundado; T5: 96 h inundado; T6: 120 h inundado.

Cuadro 2. Valores de pH del agua en tratamientos sometidos a inundación en plantas de lechosa durante el lapso de inundación¹

Tratamiento ²	Tiempo de inundación (d)				
	1	2	3	4	5
T1					
T2	7,53 ± 0,04				
T3	7,55 ± 0,01	7,24 ± 0,11			
T4	7,63 ± 0,03	7,43 ± 0,04	7,28 ± 0,07		
T5	7,58 ± 0,01	7,17 ± 0,17	7,13 ± 0,11	7,07 ± 0,12	
T6	7,54 ± 0,01	7,37 ± 0,04	7,26 ± 0,01	7,19 ± 0,04	7,07 ± 0,02

¹Media ± error estándar

²T1: testigo sin inundación; T2: 24 h inundado; T3: 48 h inundado; T4: 72 h inundado; T5: 96 h inundado; T6: 120 h inundado.

T6 se encontraban muertas o en un estado avanzado de deterioro. El ritmo de emisión foliar se mantuvo en los tratamientos T1 y T2, donde las plantas desarrollaron hojas nuevas, mientras que en el resto de los tratamientos se paralizó dicho proceso una vez comenzada la inundación. Mahouachi *et al.* (2006) señalan que la tasa de emisión foliar en el cultivo de lechosa bajo condiciones apropiadas de humedad del suelo es de una hoja por semana, lo cual coincide con lo obtenido en los tratamientos T1 y T2. A tal efecto, Marler *et al.* (1994) señalan que la lechosa responde a la hipoxia con una acentuada senescencia de las hojas, manifestada por una clorosis generalizada, donde posteriormente los peciolo se doblan y finalmente la hoja muere y cae. Acotan los autores que dada esta característica de sensibilidad al exceso de agua en el suelo, el buen drenaje es esencial para una alta productividad del cultivo.

Camprostrini y Glenn (2007) indican que la pérdida de pigmentos en la hoja puede ser considerada como una señal de deficiencia en el uso de agua por la planta o bien evidencia del proceso de senescencia del tejido foliar. Del mismo modo, refieren que el balance entre la relación fuente sumidero es fundamental en la

formación, desarrollo y acumulación de azúcares en el fruto de lechosa. Al respecto, Zhou *et al.* (2000) refieren que en general, cada hoja madura puede proveer de fotoasimilados aproximadamente para tres frutos. Por esta razón, se debe evitar el establecimiento de este cultivo en suelos con tendencia a acumular excesivamente el agua, es decir, con drenaje superficial o interno deficiente, ya que es una planta sensible al exceso de humedad, afectando rápidamente la capacidad fotosintética y acelerando la senescencia foliar. De esta manera, se reduce la cantidad de hojas fotosintéticamente activas, las cuales son las responsables de generar los fotoasimilados necesarios para el óptimo desempeño fisiológico y productividad del cultivo.

Con relación a la evaluación de biomasa de los diferentes tejidos de la planta (hoja, tallo y raíz), en el Cuadro 4 se observan los pesos secos determinados al final del ensayo. Para el caso de raíz y hojas hubo diferencias entre tratamientos ($P < 0,01$), observando los mayores pesos en T1 y T2, mientras que los tratamientos sometidos a más de 24 h de inundación, se vieron afectados notablemente en el peso de ambos órganos.

Cuadro 3. Numero de hojas totales (HT) y hojas senescentes (HS) en plantas de lechosa durante el tiempo de evaluación del ensayo

Tratamiento ¹	Tiempo de inundación (d)											
	1		3		5		7		9		11	
	HT	HS	HT	HS	HT	HS	HT	HS	HT	HS	HT	HS
T1	6,16	0,16	6,66	0,50	7,16	0,16 ^c	7,50	0 ^c	7,33 ^a	0 ^b	7,66 ^a	0,33
T2	6,83	0,33	7,16	0,83	7,33	1,83 ^b	7,16	2,0 ^b	5,83 ^a	0,16 ^b	6,33 ^a	0,16
T3	6,83	0,66	7,00	1,00	7,00	5,0 ^a	7,16	5,83 ^a	2,33 ^b	1,0 ^a	2,33 ^b	1,00
T4	6,50	0	6,66	0,66	7,00	5,50 ^a	7,00	6,00 ^a	1,83 ^b	1,0 ^a	1,33 ^b	0,50
T5	6,83	0,50	7,16	1,00	6,50	4,66 ^a	6,83	4,83 ^a	2,50 ^b	1,16 ^a	1,50 ^b	0,83
T6	7,00	0,33	7,16	1,00	7,00	5,00 ^a	7,00	6,00 ^a	2,16 ^b	1,0 ^a	1,33 ^b	0,33

T¹: testigo sin inundación; T2: 24 h inundado; T3: 48 h inundado; T4: 72 h inundado; T5: 96 h inundado; T6: 120 h inundado.

^{abc}Letras diferentes en una misma columna indican medias con diferencias estadísticamente significativas de acuerdo a la prueba de Waller-Duncan ($\alpha=0,05$)

Cuadro 4. Peso seco de hojas, tallo y raíces de plantas de lechosa bajo los distintos tratamientos al final del ensayo (día 11)¹

Tratamiento ²	Hoja (g)	Tallo (g)	Raíz (g)
T1	20,54 ± 1,16 ^a	48,45 ± 2,24	27,80 ± 2,32 ^a
T2	19,14 ± 1,33 ^a	51,15 ± 4,66	27,47 ± 4,62 ^a
T3	2,54 ± 0,71 ^b	50,85 ± 5,84	23,25 ± 5,69 ^a
T4	0,84 ± 0,33 ^c	44,79 ± 2,95	12,40 ± 1,74 ^b
T5	0,41 ± 0,17 ^c	47,39 ± 3,15	15,45 ± 2,75 ^b
T6	0,77 ± 0,38 ^c	46,08 ± 2,82	8,43 ± 1,59 ^c

¹Media ± error estándar

²T1: testigo sin inundación; T2: 24 h inundado; T3: 48 h inundado; T4: 72 h inundado; T5: 96 h inundado; T6: 120 h inundado.

^{abc} Letras diferentes dentro de una misma columna indican medias con diferencias estadísticamente significativas de acuerdo a la prueba de Waller-Duncan ($\alpha=0.05$).

Al respecto, Schaffer (1998) señala que inundaciones prolongadas causan en lechosa un cese en el crecimiento de raíces y tallos, marchitamiento de las hojas, disminución en la absorción de nutrientes y frecuentemente la muerte de la planta. Igualmente, Jeyakumar *et al.* (2007) indican que el estatus hídrico en lechosa afecta notablemente el desarrollo de biomasa, particularmente en hojas y extensión lateral de raíces. En condiciones de estrés hídrico por déficit, Mahouachi *et al.* (2006) encontraron diferencias en peso fresco de raíces de lechosa entre 181,9 y 101,4 g para el tratamiento control y con estrés hídrico, respectivamente. Del mismo modo, Campostrini y Glenn (2007) señalan que el cultivo de lechosa en condiciones de hipoxia, el largo de raíces y el peso seco radical tienden a disminuir notablemente.

Los valores de peso seco en el caso del tallo no presentaron diferencias entre tratamientos ($P>0,05$), obteniendo valores muy similares entre ellos. Al respecto, León (2000) señala que es un tejido particular, por ser un cilindro hueco, con una amplia cavidad central que en plantas jóvenes se encuentra dividido en tabiques transversales que desaparecen conforme envejece el tronco. El mismo no contiene xilema en cantidad apreciable como para ser considerada una especie arbórea. Dadas estas características, se puede inferir que su potencial de reserva y acumulación de agua es más limitado, por lo cual, no se vio afectada en forma significativa la materia seca en las plantas pertenecientes a los distintos tratamientos evaluados en la presente investigación

Los resultados permiten afirmar que bajo las condiciones de este experimento, las plantas de lechosa con 48 h o más de inundación en su sistema radical, fueron afectadas drásticamente en el desempeño de sus funciones fisiológicas en cuanto al intercambio gaseoso, representado por disminución de Gs, A, E, Fv/Fm y Spad. Del mismo modo, se aceleró el proceso de senescencia de las hojas, reduciendo la cantidad de

hojas fotosintéticamente activas de la planta, lo cual tiene una implicación en procesos metabólicos, que dificultan el potencial de respuesta para superar la condición de estrés presentada debido a la hipoxia radical.

Las decisiones en cuanto a la selección del terreno a establecer este cultivo, con base a criterios de clasificación textural, evaluación del drenaje externo e interno del suelo, adopción de métodos de riego que no favorezcan saturación por largos periodos, construcción de redes de drenaje en el terreno, verificación del nivel freático del perfil de suelo, pueden ser elementos clave de manejo para minimizar los efectos del estrés por exceso de agua en el suelo, en un cultivo sensible a dicho estrés, el cual afecta rápida y notablemente a la planta, causando su muerte a partir de 48 h bajo esta condición.

CONCLUSIONES

Bajo las condiciones de experimentación se evidenció que tiempos de inundación superiores a 48 h afectaron de forma irreversible la fisiología de las plantas de lechosa en cuanto al intercambio gaseoso y eficiencia fotosintética, provocando un deterioro progresivo hasta ocasionar la muerte de las mismas.

Consideraciones de manejo y prácticas culturales conducentes a la prevención de condiciones para la ocurrencia de excesos de humedad del suelo en la zona radical, tales como: establecimiento de riegos localizados y red de drenajes, selección de suelos con buen drenaje externo e interno, entre otros, son de gran importancia para el desarrollo y productividad del cultivo en condiciones de campo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Baker, N. 2008. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Ann. Rev. Plant Biol.* 59: 89-113.

- Baker, N; E. Rosenqvist. 2004. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop productions strategies: an examination of future possibilities. *J. Exp. Bot.* 55: 1607-1621.
- Carr, M.K. 2013. The water relations and irrigation requirements of papaya (*Carica papaya* L): a review. Cambridge University Press. Londres, Inglaterra.
- Campostrini, E; D. Glenn. 2007. Ecophysiology of papaya: a review. *Braz. J. Plant Physiol.* 19: 413-424.
- Castro, F; E. Campostrini; A. Torres-Netto; L. Hespanhol. 2011. Relationship between photochemical efficiency (JIP-Test parameters) and portable chlorophyll meter reading in papaya plants. *Braz. J. Plant Physiol.* 23: 295-304.
- Chutteang, C y S. Yingjaval. 2007. Leaf photosynthetic potential of female and hermaphrodite papaya (*Carica papaya* L cv. Khaeg Nuam). *Acta Hort.* 740: 197-202.
- Clemente, H.; T. Marler. 1996. Drought stress influences gas-exchange responses of papaya leaves to rapid changes in irradiance. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 12: 292-295.
- Herrera, A; E. Rengifo; W. Tezara. 2010. Respuestas ecofisiológicas a la inundación en arboles tropicales tolerantes. *Ecosistemas* 19: 37-51.
- Jeyakumar, P; M. Kavino; N. Kumar; K. Soorianathasundaran. 2007. Physiological performance of papaya cultivars under abiotic stress conditions. *Proc. 1st International Symposium on Papaya. Acta Hort.* 740: 209-216.
- Khondaker, N.; K. Ozawa. 2007. Papaya plant growth as affected by soil air oxygen deficiency. *Acta Hort.* 740: 225-232.
- León. J. 2000. *Botánica de los cultivos tropicales*. 3^a ed. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. San José, Costa Rica. pp. 139-144.
- Mahouachi, J; V. Arbona; A. Gómez-Cadenas. 2007. Hormonal changes in papaya seedling subjected to progressive water stress and re-watering. *Plant Growth Regul.* 53: 43-51.
- Mahouachi, J; A. Socorro; M. Talon. 2006. Responses of papaya seedling (*Carica papaya* L) to water stress and re-hydration: growth, photosynthesis and mineral nutrient imbalance. *Plant Soil* 281: 137-146.
- Malo, S.; C. Campbell. 1986. The papaya. University of Florida. Coop. Ext. Serv. Fruit Crops Fact. Sheet FC. Gainesville, EUA. 11 p.
- Marler, T.E; A. George; R. Nissen; P. Andersen. 1994. Miscellaneous tropical fruits. *In: Schaffer, B.; Andersen, P.C. (Eds.). Handbook of environmental physiology of fruit crops. Vol II. Subtropical and tropical crops. CRC Press. Boca Raton, EUA. pp. 199-224.*
- Marler, T.E.; M.V. Mickelbart. 1998. Drought, leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence on field grown papaya. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 123: 714-718.
- Pecanha, A; E. Campostrini; A. Torres-Netto; O. Yamanishi; L. De Lima; R. Naves. 2010. Gas exchange and photochemical efficiency in seedling and grafted papaya tree grow under field conditions. *IInd International Symposium on Papaya. Acta Hort.* 851: 271-278.
- Restrepo, H; J. Melgar; L. Lombardini. 2010. Eco-physiology of horticultural crops: an overview. *Agron. Col.* 28: 71-79.
- SAS. 2003. The SAS system for Windows. Release 9.1.3. SAS Institute, Cary, EUA.
- Samson, J.A. 1980. *Tropical Fruits*. Logman, Londres, Inglaterra. 381 p.
- Schaffer, B. 1998. Flooding responses and water use efficiency of subtropical and tropical fruit trees in a environmentally sensitive wetland. *Ann. Bot.* 81: 475-481.
- Schaffer, B.; P. C. Andersen. 1994. *Hand book of environmental physiology of fruit crops. Vol 2. Sub-tropical and tropical crops. CRC Press. Boca Raton, EUA.*
- Singsaas, E; D. Ort; E. De Lucía. 2001. Variation in measured values of photosynthetic quantum yield in ecophysiological studies. *Oecologia* 128:15-23.
- Torres-Netto, A; E. Campostrini; L. Azevedo; M. De Souza; J. Ramalho; M. Chaves. 2009. Morphological analysis and photosynthetic performance of improved papaya genotypes. *Braz. J. Plant Physiol.* 21: 209-222.
- Torres-Netto, A; E. Campostrini; J. Oliveira; O. Yamanishi. 2002. Portable chlorophyll meter for the quantification of photosynthetic pigments, nitrogen and possible use for assessment of the photochemical process in *Carica papaya*. *Braz. J. Plant Physiol.* 14: 203-210.
- Wolf, H.; S. Lynch. 1940. *Papaya culture in Florida*.

University of Florida. Agriculture Experimental Station. Bulletin N° 350. Homestead, EUA. 25p.

Zhou, L; D. Cristopher; R. Paull. 2000. Defoliation and fruit removal effects on papaya fruit production, sugar accumulation and sucrose metabolism. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 125: 644-652.