

Respuestas de las plantas al anegamiento del suelo

J. A. Pardos*

*Unidad de Anatomía, Fisiología y Genética. Departamento de Silvopascicultura.
ETS de Ingenieros de Montes. UPM.*

Resumen

Tras definir el anegamiento del suelo bajo una perspectiva vegetal, se hace referencia a la hidromorfia de los suelos, a la reducción de oxígeno inherente a los mismos y a los cambios que sufren, entre los que destaca la acumulación de etileno. Se contempla la presencia en exceso de agua en el suelo como un estrés para las plantas, se describen sus efectos a nivel fisiológico y los mecanismos de tolerancia, con su distinta repercusión en función de las condiciones (taxón, edad de la planta, temporalidad, suelo) en que aquella se produce. Se pasa revista a su incidencia en la germinación de las semillas y se destaca el papel del anegamiento del suelo en el establecimiento de algunas especies de zonas riparias. Se enumeran los síntomas, tanto anatómicos como fisiológicos, a los que conduce la inundación del suelo y se enfatiza su relación con la sobreproducción de etileno en la planta, cuya aplicación exógena produce efectos similares. Finaliza la revisión con una sucinta descripción de los efectos y capacidad de resistencia al estrés de inundación del suelo, provocada artificialmente, en algunas especies arbóreas forestales más representativas.

Palabras clave: anegamiento, etileno, estrés de inundación, zonas riparias.

Abstract

Responses of plants to soil flooding

Firstly, flooding is considered from the point of view of plants, afterwards from an edaphological perspective by taking into account the limitation of oxygen in hydromorphic soils and changes on them, specially ethylene accumulation. Waterlogging is shown as a kind of stress to plants. Mechanisms of flood tolerance are described and the influence of taxon, plant age, temporality and soil is emphasized. The effects on seed germination and establishment of riparian species on flooded soils are shown. The anatomical and physiological symptoms induced by waterlogging are enumerated and related to the overproduction of ethylene by the plants, its exogenous application being the cause of similar effects on them. A description of the effects and resistance to waterlogging stress (artificially induced) in some representative forest trees, finishes the revision.

Key words: flooding, ethylene, waterlogging stress, riparian forests.

Factores edáficos y climáticos

El anegamiento, o anegación, consiste en la presencia en exceso de agua en el suelo, o en cualquier medio en que se desarrollen las raíces de las plantas, respecto a su capacidad de campo, consecuencia de la sustitución prolongada de la fase gaseosa del suelo por una fase líquida (agua). En suelos con buen drenaje, esta condición es breve y el agua de gravedad, procedente de la lluvia o nieve, se va perdiendo por infil-

tración en capas de suelo más profundas, quedando el agua capilar, la más eficazmente disponible por las raíces (Russell, 1977).

En la naturaleza el anegamiento de los suelos es propio de cenagales y marismas, que ocupan el 6% de la superficie de la Tierra y sustentan una vegetación total o parcialmente sumergida, de forma permanente o en periodos prolongados (Jackson *et al.*, 1991).

En un contexto edafológico, la formación de una capa freática estancada sobre una capa de suelo impermeable es el origen de los suelos hidromorfos. La condición temporal de dicha capa (suelos pseudogley) los hace asfixiantes para las raíces en la estación húmeda

* Autor para la correspondencia: josealberto.pardos@upm.es
Recibido: 31-08-03; Aceptado: 09-01-04.

y muy secos en el periodo vegetativo, por lo que sólo si la hidromorfia es de profundidad pueden ser tolerados por algunas frondosas (robles, fresnos, tilos). La permanencia de la capa freática (suelos gley) asegura la disponibilidad de agua en cualquier estación. Si la capa alcanza la superficie del suelo, la condición reductora del horizonte humífero sólo permite una vegetación herbácea e higrófila (p.e.: *Carex*), pero si el nivel del agua es más profundo las salicáceas se desarrollan bien (Duchafour, 1960).

Los periodos de lluvia intensa y prolongada, unidos a un pobre drenaje del suelo, originan un inadecuado suministro de oxígeno y propician la acumulación de otros gases. Sin embargo, aunque la saturación del suelo con agua es la causa más común de anaerobiosis, no necesariamente tienen el mismo efecto. Si la conductividad hidráulica del suelo es suficientemente alta y el drenaje no está impedido, el agua mas superficial, suficientemente aireada, al atravesar el suelo puede suministrar suficiente oxígeno si, como sucede en praderas en condiciones de temperatura baja, se requiere poco oxígeno para el desarrollo de los procesos biológicos (Rusell, 1977).

La limitación de oxígeno origina numerosos cambios físicos, químicos y biológicos en el suelo, entre los que cabe destacar: la producción de sustancias tóxicas (ácidos orgánicos, hidrocarburos gaseosos-p.ej.:metano-, dióxido de carbono y sulfuros), así como de etileno; y la pérdida de compuestos solubles de nitrógeno y desequilibrios en otros nutrientes debido a la actividad anaeróbica microbiana (Walker, 1975). En el suelo anegado, la acumulación de etileno es controlada por muchos factores que incluyen las propiedades biológicas, químicas y físicas del suelo. Asimismo, está influenciada por el cultivo; y su estabilidad y persistencia, están altamente influidas por la alta difusión del etileno en el agua (10.000 veces mas que en la atmósfera) y su solubilidad en ella (140 ppm a 25°C) (Arshad, 2002).

Efectos fisiológicos

El encharcamiento del suelo no origina cambios en el potencial hídrico de las plantas y, en consecuencia, no produce un estrés primario de potencial hídrico y sólo afecta a la planta a través de un estrés secundario, inducido por el exceso de agua. El primer efecto secundario de la anegación es la pérdida de nutrientes minerales y metabolitos intermedios por lavado de las rai-

ces. Un segundo estrés tiene lugar al generarse en las raíces falta de oxígeno, poco soluble y difusible en el agua (hipoxia e incluso anoxia), exceso de CO₂ y sobreproducción de etileno. Sustancias tóxicas como etanol, acetaldehido y compuestos cianógenos son también consecuencia del encharcamiento de las raíces.

En condiciones anaeróbicas el etileno que, en condiciones de aerobiosis no escapa a la atmósfera, se acumula tanto en las plantas como en el suelo. En las plantas, alcanza valores muy superiores a los producidos en condiciones normales y da lugar a síntomas morfológicos y fisiológicos característicos de situaciones de estrés. Por vez primera, Kawase (1972) propuso que los daños causados en las plantas por la anegación se debían en gran medida al aumento de la concentración de etileno en sus tejidos. Abundante número de trabajos realizados posteriormente han confirmado su hipótesis.

La inundaciones frecuentes conducen a desarrollar un metabolismo anaeróbico, en el que la fuente energética (ATP) se genera en procesos glicolíticos principalmente de fermentación etanólica y láctica, con niveles altos de alcohol deshidrogenasa y alta producción de etanol, muy tóxico para las plantas, que en las especies mas tolerantes queda muy reducida. La deficiencia de oxígeno origina una disminución del potencial de oxido-reducción en las células, disminuye la tasa de respiración aeróbica y afecta al potencial de membrana. El daño mas evidente se ejerce sobre la respiración, resultando en la acumulación de piruvato, lactato y etanol, mientras que bajan los niveles de catalasa y peroxidasa (Levitt, 1980).

La anegación conduce a alteraciones en la absorción y utilización de iones minerales por las plantas. Las condiciones de hipoxia dificultan la absorción activa de nutrientes minerales por las raíces. De hecho hay evidencia de deficiencias de macro y micronutrientes en los tejidos vegetales por exceso de agua en el suelo; aunque también la hay, en otros casos, del aumento en su absorción. Estas aparentes contradicciones son en parte explicables por los cambios en las propiedades del suelo, especialmente el pH, y también por las interacciones iónicas que se producen tanto en el suelo como en la planta. Un ejemplo clásico atañe a la absorción de hierro y manganeso (Patrick y Fontenot, 1976). La alta concentración de CO₂ en suelos anegados provoca el descenso del pH y, consecuentemente, el aumento de Fe²⁺ y Mn²⁺ disponibles para una absorción pasiva por las plantas; pero, a la vez, la falta de oxígeno en un suelo anegado hace disminuir la absorción activa de estos elementos. Por otra parte, la pér-

didada radial de oxígeno (procedente del tallo) por las raíces en suelos anegados y la consiguiente oxigenación de la rizosfera, al afectar positivamente a reacciones oxidativas beneficiosas (p.e. Fe^{2+} a Fe^{3+} , Mn^{2+} a Mn^{4+} , S^{2-} a S) y favorecer a las bacterias aeróbicas nitrificantes, se consideran de importancia en la tolerancia al anegamiento, y para el uso de ciénagas para la purificación de efluyentes agrícolas (Armstrong *et al.*, 1994).

El primer síntoma de daños por anegación es un cierre estomático. Con el cierre de los estomas, la absorción pasiva de agua por la planta disminuye, disminución a la que se añade la de la absorción activa por falta de oxígeno en el cortex radicular. Asimismo, el movimiento del agua a distancia, vía xilema, mayoritariamente por flujo en masa, también decrece. El descenso de la transpiración conlleva un marchitamiento de las hojas y una senescencia precoz que acaba en su caída (Kozłowski, 1984).

La concentración de etileno alcanzada en los tallos provoca la inhibición de diversos procesos y la alteración de parámetros fisiológicos tales como la asimilación neta, la transpiración y la conductancia estomática, si bien las diferencias entre especies son acusadas (Pallas y Kay, 1982).

Mecanismos de tolerancia a la anegación

Los efectos sobre las plantas del exceso de agua en el suelo varían en función de la especie (las Angiospermas son más tolerantes que las Gimnospermas), la edad (los árboles maduros son más tolerantes que las plantas jóvenes), la duración de la acción (el encharcamiento prolongado durante un periodo vegetativo suele ser letal), la periodicidad de la acción, y la época del año, siendo mayor la sensibilidad de las plantas durante el periodo vegetativo (Kozłowski y Pallardy, 1997). En cualquier caso, ninguna planta superior puede sobrevivir más de unas horas, días o semanas sin acceso a oxígeno molecular o adquirir la condición durmiente. De ahí que el efecto primario del anegamiento del suelo sobre las plantas es reducir o impedir el intercambio gaseoso entre la planta y el suelo, dada la mayor resistencia a la difusión del oxígeno y del dióxido de carbono en el agua respecto al aire.

Al igual que en otras clases de estrés, las plantas pueden tolerar el encharcamiento mediante mecanismos que implican el transporte y suministro de oxígeno

no a los órganos sumergidos en el agua (Armstrong *et al.*, 1994): aumentando el número de raíces finas en las capas de suelo más superficiales, de condición aeróbica; transportando el oxígeno fotosintético (o atmosférico incorporado a la planta vía estomas o lenticelas superdesarrolladas del tallo) a través de un «continuum espacio-gas» en los tejidos corticales (como sucede en el arroz) y, en algunos casos, por elementos del xilema que han perdido su función conductora del agua y están llenos de gas; también, formando tejido de aerénquima, el cual facilita el transporte longitudinal de gases entre órganos, causa una reducción en la demanda de oxígeno por unidad de volumen en el órgano en que se forma y permite la acumulación de aire; desarrollando tejido de aerénquima, formado de preferencia en raíces, aunque también susceptible de formarse en rizomas, tallos y hojas.

El transporte de gases por convección se pone también en juego como mecanismo de tolerancia, bien con el transporte a la parte sumergida en agua del gas que entra en la planta por encima de la capa freática y salida a la atmósfera en algún otro punto, mecanismo operativo en plantas con rizomas; bien cuando el CO_2 respiratorio no compensa el influjo de oxígeno con su difusión a la atmósfera, sino que permanece disuelto en agua y se pierde en el flujo transpiratorio o se libera al agua del suelo creando un déficit de presión en la planta que provoca la succión de aire de la atmósfera (Armstrong *et al.*, 1994); mecanismo, este último, que actúa en los manglares y se crea por solubilización del CO_2 durante los periodos de sumersión de los órganos vegetales por las mareas (Curran *et al.*, 1986).

La reducción de la tasa metabólica y el uso de carbohidratos de reserva (almidón y sacarosa) en periodos de latencia, con escaso almacenamiento de proteínas y lípidos, son estrategias para conseguir sobrevivir en suelos inundados. La substitución de la glicólisis por la vía alternativa de las fosfatopentosas produce menos sustancias tóxicas en plantas tolerantes al encharcamiento, en las que la falta de enzima málica incrementa la acumulación de malato, disminuye la consiguiente formación de piruvato y, a la postre, de etanol sumamente tóxico para las plantas; y cuya acumulación puede también evitarse por acción de la alcoholdehidrogenasa activada en condiciones de anaerobiosis (Kozłowski y Pallardy, 1997). Algunas especies resistentes, que muestran un marcado aumento en la actividad de la nitrato reductasa, pueden usar NO_3^- como substrato respiratorio bajo condiciones de anaerobiosis (Levitt, 1980).

Cabe aludir también a los daños que en tejidos sometidos temporalmente a anegación produce la posterior exposición al oxígeno, que da lugar a la formación de radicales superóxido, los cuales originan disfunciones enzimáticas y daños a nivel de membrana. Frente a ellos, las especies tolerantes están protegidas mediante la acumulación de antioxidantes, p.e. ácido ascórbico, glutatión, compuestos fenólicos reducidos (Armstrong *et al.*, 1994).

Germinación, regeneración y establecimiento de poblaciones en suelos inundados

La absorción de agua requerida en el proceso de germinación de las semillas depende, entre otros factores, de las propiedades físicas del suelo que determinan la retención y conductividad del agua en el mismo. De la misma forma que un bajo contenido en agua del suelo, una textura con alto contenido en arcilla y la presencia elevada de sales determinan valores bajos del potencial capilar y del potencial osmótico y dificultan el proceso de imbibición de las semillas y en consecuencia la germinación, también el exceso de agua llega a impedir esta (Bewley y Black, 1978).

Un exceso de agua tiende a sofocar el eje embrionario por falta de oxígeno, tanto al impedir la entrada de aire, como al quedar el agua atrapada entre los tejidos de la semilla durante el proceso de imbibición. En consecuencia, la semilla no germina o, en otros casos, aunque emerge la radícula, muere la plántula de inmediato (Heydecker, 1973). Efectos similares a los observados en aguas estancadas se producen en semillas puestas a germinar en una atmósfera sin oxígeno, lo que evidencia el papel de la falta de oxígeno en la anegación (Kordan, 1974).

Bajo una perspectiva ecológica, se admite que el impedimento de la germinación bajo condiciones de exceso de agua es, para algunas especies, una estrategia de evitación intencionada de la especie. Así, hay especies en que la capa más externa del fruto, en contacto con agua forma un mucílago que dificulta el acceso de oxígeno a las semillas, impidiendo la germinación, sólo posible a temperatura baja. Por otra parte, las semillas más vigorosas muestran una capacidad de germinar en un rango amplio de niveles de agua en el suelo, capacidad que aumenta con el envejecimiento fisiológico de la semilla (Heydecker, 1974).

Los efectos negativos del exceso de agua van ligados a su permanencia. Si es temporal puede incluso, en algunos casos, tener una acción positiva sobre la germinación, como sucede en aquellas especies en que aguas intensas favorecen la eliminación por lavado de inhibidores de la germinación presentes en el fruto y las semillas (Khan, 1977). Existen, por otra parte, semillas que pueden germinar en agua.

También, las inundaciones esporádicas del suelo, al aclarar la vegetación y depositar una capa de material pueden favorecer la germinación y permitir el establecimiento de nuevas poblaciones. Tal sucede en salicáceas, en las que resulta clave para el éxito de su establecimiento la interacción entre el momento de dispersión de las semillas y los niveles alcanzados por el agua (Blom, 1999). En este sentido, se ha sugerido que esta sea la posible forma de regeneración del olmo (*Ulmus minor*) en algunas zonas riparias de la Península Ibérica sometidas a inundaciones periódicas (López Almansa, 2002). Por otra parte, el agua puede servir de agente de diseminación de semillas (especies hidrócoras), provistas de flotadores que facilitan el proceso.

Peculiar forma de evitación del impedimento que el agua en exceso supone para la germinación es la puesta en juego por especies arbóreas de los manglares, cuya condición vivípara hace germinar las semillas en el propio árbol, autoplantándose ya germinadas en el suelo pantanoso en que viven al producirse su diseminación.

Morfología y anatomía de las plantas anegadas

En las plantas que viven en suelos anegados aumentan las concentraciones de etileno y CO₂ (por otra parte, antagonista del etileno). Aunque la biosíntesis de etileno requiere oxígeno, se asume que durante los primeros estadios de anegación la reducción de oxígeno en el suelo es sólo parcial, la síntesis de etileno se acelera y las raíces adventicias neoformadas pueden satisfacer las necesidades de oxígeno para este fin (Jackson, 1985).

La hipoxia y el aumento de etileno derivados de la anegación tienen efectos morfológicos en leñosas y en herbáceas, las más estudiadas, especialmente si son de condición agronómica. El crecimiento en longitud del tallo queda reducido, la dominancia apical disminuida, se modifica la respuesta diageotrópica en plantas de crecimiento horizontal, se induce epinastia, se for-

man hojas más anchas, se provoca clorosis foliar (achacable a una disminución de las citoquininas procedentes de las raíces) y se promueve su senescencia y abscisión. Concentraciones bajas de etileno estimulan la elongación de las raíces, mientras que concentraciones altas la inhiben, ennegreciéndose sus ápices. Asimismo, la anegación dificulta la nodulación e inhibe la fijación de nitrógeno, efectos derivados de la falta de oxígeno y aumento de CO₂ (Jackson, 1985). Las condiciones anaeróbicas conducen también a cambios ultraestructurales, de forma muy manifiesta en las mitocondrias y aparato de Golgi de las células del cortex radicular (Levitt, 1980).

En las raíces encharcadas el agua actúa de barrera impidiendo la salida del etileno al exterior, desplazándose a los tallos por difusión, no con el flujo transpiratorio. En estos, en la región sumergida en el agua se produce hipertrofia, su crecimiento en grosor aumenta, se forman raíces aéreas adventicias, con implicación de la auxina y del etileno (Visser *et al.*, 1996). Asimismo, se desarrollan lenticelas en mayor número y tamaño, las cuales pueden favorecer la salida del etileno acumulado en los tejidos y favorecer la absorción de oxígeno.

Especies forestales

En buen número de especies arbóreas forestales, tanto coníferas como frondosas, se han llevado a cabo estudios sobre los efectos de la anegación del suelo y de la acción del etileno. En ellos se mantienen las plantas sumergidas en agua, con o sin substrato sólido, durante diferentes periodos de tiempo, desde varios días a meses, y se analizan en ellas los efectos morfológicos, anatómicos y, en algunos casos, fisiológicos. También, se mide por cromatografía de gases, el etileno emitido por porciones basales de tallos y raíces de las plantas tratadas. En algunos otros ensayos se someten las plantas a la acción del etileno en campanas de plástico en las que se inyecta este en su forma gaseosa; y, también, se aplican, preferentemente en el substrato, compuestos (p.ej.: ácido cloroetilfosfónico-ethephon, ethrel-) que en solución acuosa liberan el gas, con objeto de analizar su acción y compararla con la sintomatología provocada por el agua en exceso.

Además de la producción de etileno (en mayor cuantía que en las plantas no anegadas) en *Thuja orientalis* de 3 años, la anegación durante dos meses indujo hipertrofia del tallo por incremento en la producción

de traqueidas, las cuales mostraron una amplia variación de tamaño y una alteración de su ordenación en filas radiales, así como un aumento de los radios del xilema, con células también mayores (Yamamoto y Kozlowski, 1987a).

En un estudio comparativo de las respuestas a la anegación y al etileno de *Picea mariana* y *Larix laricina*, especies que comparten zonas de tundra boreal con una capa freática poco profunda, aunque variable durante el periodo de crecimiento, se puso de manifiesto que en plantas anegadas en condiciones experimentales, en ambas especies, se producía una disminución de parámetros fisiológicos (resistencia hidráulica de las raíces, tasa de asimilación neta y conductancia estomática) y un aumento en la eficiencia en el uso del agua y en la liberación de electrolitos en las acículas, si bien el alerce mostró mayor resistencia al exceso de agua, achacable a su capacidad de mantener una mayor resistencia hidráulica en las raíces y soportar mejor la acumulación de etileno al aplicarse exógenamente (Anisul Islam, 2003).

En *Pinus halepensis*, el tratamiento con ethrel dio lugar a alteraciones anatómicas semejantes a las inducidas en el olmo, además de estimularse la producción de canales resiníferos, efecto también encontrado en otras pináceas (*Cedrus libani* y *Pinus radiata*), lo que condujo a sugerir un papel predominante del etileno en la diferenciación de los canales resiníferos traumáticos (Yamamoto y Kozlowski, 1987b). En otro trabajo con la misma especie, se muestra la hipertrofia del tallo ligada a la proliferación de células parenquimáticas del floema y la formación de traqueidas xilemáticas más cortas, gruesas y de contorno redondeado, con paredes con alto contenido en lignina, que se asemejaban a las que conforman la madera de compresión. Sin embargo, la presencia en su pared celular de la capa S3, ausente en la madera de compresión, cuestiona la implicación del etileno como hormona reguladora de la formación de madera de reacción. Asimismo, en las plantas anegadas aumentaba la producción del ACC (precursor del etileno) en raíces y tallos (Yamamoto, Kozlowski y Wolter, 1987). Similares resultados obtuvieron Yamamoto y Kozlowski (1987 c) en *Pinus densiflora*.

En condiciones experimentales controladas, en una solución nutritiva desoxigenada con nitrógeno, brinzales de *Pinus serotina*, especie moderadamente resistente a la anegación del suelo, mostraron hipertrofia de la raíz principal debido al aumento en número y grosor de las células de parénquima en la región del

periciclo, las cuales, asimismo, aparecían débilmente empaquetadas; síntoma, también producido por la acción del etileno aplicado a las plantas, y que evidencia un aumento de la porosidad interna, que favorece la aireación (Topa y Mc Leod, 1988).

En plantas de 3 meses de *Ulmus americana* fue patente la sobreproducción de lenticelas y raíces adventicias y la reducción en la formación de hojas e incremento del peso seco de hojas, tallos y raíces; así como la inducción del cierre estomático, sin reapertura subsiguiente en hojas ya expandidas durante el periodo de tratamiento, aunque no tuvo efecto sobre las hojas que completaban su expansión a lo largo de aquel (Newsome, Kozlowski y Tang, 1982). En la misma especie, la aplicación de ethrel dio lugar a modificaciones en la anatomía del tallo, con aumento de la corteza y xilema en peso seco, número de vasos y reducción de su diámetro, y acumulación de depósitos orgánicos en los radios vasculares (Yamamoto, Angeles y Kozlowski, 1987).

El encharcamiento del suelo se da, en ocasiones (y no sólo en las zonas pantanosas características de los manglares), en conjunción con la existencia de salinidad en el agua, principalmente en zonas costeras, en las que la subida del nivel del mar conduce a la anegación de zonas boscosas próximas (Daniels, 1992). En un estudio experimental de la influencia conjunta de agua salina en exceso en varias especies de *Quercus* con diferente grado de tolerancia, se ha puesto de manifiesto la reducción de la fotosíntesis y la posterior muerte de las plantas con independencia de su grado de tolerancia al encharcamiento si el agua contiene 6 por mil de sales, respuestas que se aceleraban al aumentar dicha concentración, concluyéndose que el incremento de la anegación del suelo, asociado con la subida del nivel del mar, ejerce un efecto mayor que los pequeños aumentos en la salinidad (Mc Leod, 1999).

Los eucaliptos también han sido investigados en su capacidad de tolerancia/evitación al exceso de agua en el suelo dada la amplitud de condiciones edáficas en que vive su amplio abanico de especies. Así, frente a *E. robusta*, especie que casi solamente se encuentra en cenagales y márgenes de aguas salinas, otras especies como *E. grandis* o *E. globulus* prefieren suelos bien drenados. Al comparar, en un experimento controlado, el comportamiento de plantas de *E. robusta* con *E. saligna* y *E. grandis* sometidas a anegación y a la acción de ácido cloroetilfosfónico se puso de manifiesto una reducción del crecimiento en las tres especies y la formación de raíces adventicias en *E. robusta*, signo de adaptación al anegamiento (Clemens, Kirk y

Mills, 1978). Asimismo, los autores subrayan la importancia de la procedencia en los resultados: *E. grandis*, insospechadamente mostró mas resistencia a la anegación que *E. robusta*, lo que evidencia que la semilla usada procedía de una población adaptada a suelos con poco drenaje. Ello reviste especial importancia en la búsqueda de procedencias y clones resistentes al exceso de agua en el suelo.

En un estudio comparativo de las respuestas a la anegación de *E. globulus* y *E. camaldulensis* en ambas especies se produjeron los síntomas de hipertrofia del tallo, formación de aerénquima y raíces adventicias, epinastia y reducción en el número y tamaño de las hojas, y reducción del peso seco de sus órganos, mayormente en los tallos. Sin embargo, el rápido cierre de los estomas, sólo presentes abaxialmente en *E. globulus*, al favorecer la reducción de la absorción del CO₂, y en consecuencia la fotosíntesis, dio lugar a una mayor reducción del peso seco en esta especie, que se asume es menos resistente que *E. camaldulensis* al exceso de agua (Gomes y Kozlowski, 1980). Sin embargo, cabe insistir en la importancia de la procedencia en el resultado.

Otras muchas especies además de las citadas, tanto de Coníferas (p.ej.: *Cryptomeria japonica*, *Pinus clausa*, *Pinus taeda*) como de frondosas, unas altamente resistentes a la anegación del suelo (p.ej. *Fraxinus pennsylvanica*), otras moderadamente resistentes (p.ej.: *Platanus occidentalis*) y muchas, intolerantes (p.ej.: *Betula papyrifera*) han sido investigadas en términos y resultados semejantes a los expuestos.

Cabe añadir y resaltar la importancia que en las respuestas de tolerancia/evitación al exceso de agua en el suelo tienen no sólo las condiciones de temporalidad, caracteres edáficos del suelo, edad de la planta y, obviamente la especie, sino también la variabilidad intraespecífica, tanto a nivel procedencia, como en mayor grado en ocasiones, genotípica. Ello ofrece interesantes perspectivas en la búsqueda y selección de material resistente para su posterior propagación clonal con fines de forestación en zonas anegadas, tal como se hace en la selección de eucaliptos tolerantes a condiciones de escasa agua disponible.

Bibliografía

- ANISUL ISLAM M., MAC DONALD S.E., ZWIAZEK J.J., 2003. Responses of black spruce (*Picea mariana*) and tamarack (*Larix laricina*) to flooding and ethylene. *Tree Physiol* 23, 545-552.

- ARMSTRONG W., BRÄNDLE R., JACKSON M.B., 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Bot Neerl* 43(4), 307-358.
- ARSHAD M., FRANKENBERGER W.T., 2002. Ethylene. *Agricultural Sources and Applications*. Kluwer Academic, pp. 342.
- BEWLEY J.D., BLACK M., 1978. *Physiology and Biochemistry of Seeds. I. Development, Germination and Growth*. Springer-Verlag, pp. 306.
- BLOM C.W.P., 1999. Adaptation to flooding stress: from plant community to molecule. *Plant Biol* 1, 261-273.
- CLEMENS J., KIRK A.M., MILLS P.D., 1978. The resistance to waterlogging of three *Eucalyptus* species. *Oecologia* 34, 125-131.
- CURRAN M., COLE M., ALLAWAY W.G., 1986. Root aeration and respiration in young mangrove plants, *Avicennia marina* (Forsk) Vieh *J Exp Bot* 37, 1225-1233.
- DANIELS R.C., 1992. Sea-level rise on the South Carolina coast: two case studies for 2100. *J. Coastal Res* 8, : 56-70.
- DUCHAUFOR PH., 1960. *Précis de Pédologie*. Masson et Cie, Ed., pp. 438.
- HEYDECKER W., 1973. *Seed Ecology*. Butterworths, London.
- JACKSON M.B., 1985. Ethylene and the responses of plants to soil water logging and submergence. *Ann Rev Plant Physiol* 36, 145-174.
- JACKSON M.B., DAVIES D.D., LAMBERS H. (eds.), 1991. *Plant Life under Oxygen Stress*. SPB Acad. Publ, The Hague.
- KAWASE M., 1972. Effect of flooding on ethylene concentration in horticultural plants. *J Am Soc Hort Sci* 97, 584-588.
- KAWASE M., 1978. Anaerobic elevation of ethylene concentration in waterlogged plants. *Am J Bot* 65, 736-740.
- KHAN A.A., 1977. *The physiology and Biochemistry of Seed Dormancy and Germination*. North-Holland Publish. Co., pp. 447.
- KORDAN H.A., 1974. The rice shoot in relation to oxygen supply and root growth seedlings germinating under water. *New Phytolo* 73, 695-697.
- KOZLOWSKI T.T., 1984. *Flooding and Plant Growth*. Academic Press, pp. 356.
- KOZLOWSKI T.T., PALLARDY S.G., 1997. *Physiology of Woody Plants*. Academic Press, pp. 411.
- LEVITT J., 1980. *Responses of Plants to Environmental Stresses, Vol.II, Water, Radiation, Salt, and Other Stresses*. Academic Press, pp. 605.
- LÓPEZ ALMANSA J.C., 2002. *Biología de la reproducción en Ulmus minor Mill y sus híbridos en España*. Tesis Doctoral, U.P.M., E.T.S.I. de Montes, Madrid, pp. 116.
- MC LEOD K.W., MC CARRON J.K., CONNER W.H., 1999. Photosynthesis and water relations of four oak species: impact of flooding and salinity. *Trees* 13, 178-187.
- NEWSOME R.D., KOZLOWSKI T.T., TANG Z.C., 1982. Responses of *Ulmus americana* seedlings to flooding of soil. *Can J Bot* 60, 1688-1695.
- PALLAS JR., J.E., KAYS S.J., 1982. Inhibition of photosynthesis by ethylene- a stomatal effect. *Plant Physiol* 70, 598-601.
- PATRICK W.H., FONTENOT W.J., 1976. Growth and mineral composition of rice at various soil moisture tensions and oxygen levels. *Agron J* 58, 325-329.
- RUSSELL R.S., 1977. *Plant Root Systems*, Mc Graw-Hill Book Co., U.K., pp. 298.
- SENA GOMES A.R., KOZLOWSKI T.T., 1980. Effects of flooding on *Eucalyptus camaldulensis* and *Eucalyptus globulus* seedlings. *Oecologia* 46, 139-142.
- TOPA M.A., MC LEOD K.W., 1988. Promotion of aerenchyma formation in *Pinus serotina* seedlings by ethylene. *Can J For Res* 18, 276-280.
- VISSER E.J.W. *et al.*, 1997. Ethylene accumulation in waterlogged *Rumex* plants promotes formation of adventitious roots. *J. Exp. Bot.* Vol. 47, n° 296, pp. 403-410.
- WALKER N., 1975. *Soil Microbiology*, Butterworths, London.
- YAMAMOTO F., KOZLOWSKI T.T., 1987a. Effects of flooding of soil on growth, stem anatomy and ethylene production on *Thuja orientalis* seedlings. *IAWA Bull.* V.8(1), 21-28.
- YAMAMOTO F., ANGELES G., KOZLOWSKI T.T., 1987. Effect of ethrel on stem anatomy of *Ulmus americana* seedlings. *IAWA Bull* 8(1), 1-9.
- YAMAMOTO F., KOZLOWSKI T.T., 1987b. Effect of ethrel on growth and stem anatomy of *Pinus halepensis* seedlings. *IAWA Bull* 8(1), 11-19.
- YAMAMOTO F., KOZLOWSKI T.T., WOLTER K.E. 1987. Effect of flooding on growth, stem anatomy and ethylene production of *Pinus halepensis* seedlings. *Can J For Res* 17, 69-79.
- YAMAMOTO F., KOZLOWSKI T.T., 1987c. Effects of flooding, tilting of stems, and ethrel application on growth, stem anatomy and ethylene production of *Pinus densiflora* seedlings. *J Exp Bot* 38 (187), 293-310.