

EFFECTO DE LA RADIACIÓN SOLAR ULTRAVIOLETA EN LA INTERACCIÓN COMPETITIVA ENTRE PLÁNTULAS DE *Populus deltoides*

EFFECT OF SOLAR UV RADIATION IN THE COMPETITIVE INTERACTION BETWEEN SEEDLINGS of *Populus deltoides*

Nilsen Lasso-Rivas

Programa de Agronomía, Universidad del Pacífico, Kilómetro 13, vía al Aeropuerto, Barrio el Triunfo, Buenaventura, Colombia.

Correo-e: nileonard@yahoo.com

RESUMEN

Los factores de estrés abiótico pueden afectar la interacción competitiva entre plantas especialmente durante la etapa de plántula. Aunque la radiación ultravioleta es un factor de estrés importante para las plantas, no se conoce bien cómo los niveles ambientales de radiación UV afectan a la interacción entre plantas. Se investigó el efecto de la radiación solar ultravioleta (UV) (280-400 nm) en la interacción competitiva entre plántulas de *Populus deltoides* en un ensayo en invernadero. Las plantas fueron cultivadas empleando un diseño factorial con dos densidades de siembra (una o dos plantas por contenedor) y dos condiciones de radiación UV (con y sin UV). Después de tres meses, las plántulas cultivadas en ausencia de radiación UV presentaron un mayor peso seco de raíces y menos área foliar, área foliar específica, y relación de área foliar que aquellas plantas que crecieron en presencia de radiación UV. Hubo un efecto interactivo entre los factores UV y

competencia para las variables altura, peso seco de la hoja, peso seco aéreo y peso seco total. Dichos parámetros fueron afectados de manera negativa por la radiación UV cuando las plantas se cultivaron individualmente, pero no se vieron afectados por la radiación UV cuando las plántulas se cultivaron en competencia. Estos resultados indican que en plántulas de *P. deltoides* el estrés inducido por la competencia enmascara los efectos del estrés causado por la radiación UV.

Palabras clave: exclusión de radiación UV, estudio en invernadero, estrés abiótico.

ABSTRACT

The effect of solar ultraviolet (UV) radiation (280-400 nm) on the competitive interaction between seedlings of *Populus deltoides*, was investigated in a replicated greenhouse study. Plants were grown at two densities (one or two plants per pot) in a

factorial design with two UV conditions (with and without UV). After three months, seedlings grown without UV radiation had more root mass and less leaf area, specific leaf area, and leaf area ratio than seedlings grown with UV radiation. There was an interactive effect between UV exclusion and competition on height growth and on final shoot, leaf, and total dry weight. Those traits were negatively affected by UV radiation when seedlings were grown alone, but were unaffected by UV radiation when seedlings were grown in competition. These results indicate that the stress induced by intraspecific competition masked the effects of the UV radiation stress on seedlings of *P. deltoides* in this experiment.

Key words: *UV exclusion, greenhouse study, abiotic stress.*

INTRODUCCIÓN

La competencia por los recursos del suelo y aéreos es considerada una fuerza importante que mantiene la diversidad local y controla la estructura de las comunidades vegetales (Wilson y Tilman, 1993). La competencia entre plantas es influenciada tanto por factores bióticos como abióticos, dichos factores pueden ser especialmente importantes durante la etapa de plántula, la cual es considerada la etapa más sensible en el desarrollo de la planta (Shimono y Kudo, 2003). Puesto que los factores bióticos y abióticos influyen en las interacciones entre plantas, probablemente al mismo tiempo, es importante entender la naturaleza de tales interacciones, que pueden ser aditivas, sinérgicas o antagónicas (Goodwin, 1992; Lewis y Tanner, 2000; Chen *et al.*, 2008). Las interrelaciones entre los factores bióticos y abióticos pueden desempeñar un papel mucho más importante en las interacciones entre plantas que los factores individuales.

La radiación ultravioleta (UV) (280-400 nm) es un factor importante de estrés para las plantas (Paul y Gwynn-Jones, 2003). Las respuestas de las plantas a la

radiación UV incluyen cambios en la morfología (usualmente manifestados en forma de reducciones en altura, área foliar y longitud de la raíz), cambios en el número de hojas y ramas, y cambios en la distribución de la biomasa (Bassman *et al.*, 2001; Furness *et al.*, 2005; Caldwell *et al.*, 2007). Adicionalmente, la evidencia indica que la radiación UV puede cambiar el resultado de la competencia entre especies vegetales. Por ejemplo, Barnes *et al.* (1988) informan del cambio en el resultado de la competencia entre la avena loca (*Avena fatua* L.) y el trigo (*Triticum aestivum* L.), se reporta que el trigo se vuelve un mejor competidor cuando se incrementa la radiación UV-B, resultados similares fueron reportados por Yuan *et al.* (1999). Del mismo modo, Rinu (2007) informa que el aumento de la radiación UV-B cambió el resultado de la competencia de *Lolium perenne* con *Lotus corniculatus* a favor de *Lolium perenne*. Se han propuesto dos hipótesis para explicar los cambios inducidos por la radiación UV en la competencia entre plantas. La primera hipótesis propone una sensibilidad diferencial de las especies a la radiación UV, lo cual puede provocar que la especie más tolerante se beneficie en la competencia por los recursos limitados. La segunda hipótesis propone un efecto indirecto de la radiación UV-B en la competencia entre plantas mediante la alteración de la morfología de una o ambas especies sin influir directamente la fotosíntesis (Barnes *et al.*, 1988). Aunque los estudios mencionados anteriormente han dado claridad acerca de los efectos de la radiación UV-B en las interacciones competitivas entre plantas, hay aspectos interesantes acerca de la radiación UV y las interacciones entre plantas que deben ser abordados. Por ejemplo, no se conoce bien cómo afectan los niveles ambientales de radiación UV a la interacción entre plantas (Gold y Caldwell, 1983; Yuan *et al.*, 1999). Adicionalmente, la mayoría de los estudios sobre el efecto de la radiación UV-B en el crecimiento y la morfología de las plantas se centran en las respuestas interespecíficas y menos se sabe acerca de las respuestas intraespecíficas. Este aspecto

es interesante puesto que diferentes fenotipos pueden diferir en su respuesta a la radiación UV (Caldwell y Flint, 1994; Hofmann *et al.*, 2001).

Los objetivos del presente estudio fueron: (1) determinar cuáles son los efectos de la radiación UV y la competencia en el crecimiento vegetativo en plántulas de *Populus deltoides*; y (2) evaluar el efecto de la interacción de ambos factores en el crecimiento vegetativo en plántulas de *P. deltoides*.

En el desarrollo de este estudio se evaluaron tres hipótesis: (1) la exclusión de la radiación UV altera el crecimiento, la morfología y la distribución de biomasa en plántulas de *P. deltoides*; (2) la competencia entre plantas se traducirá en una reducción del crecimiento de éstas; y (3) aquellas plántulas que crecen en competencia y expuestas a la radiación UV crecerán menos que aquellas que crecen en competencia pero no expuestas a la radiación UV.

MATERIALES Y MÉTODOS

Populus deltoides Bartram. Ex Marsh (Salicáceae) es una especie arborecente nativa de América del Norte, su distribución geográfica comprende todo el este, centro y suroeste de los Estados Unidos, la parte más meridional del este de Canadá y el noreste de México. *P. deltoides* es uno de los árboles de más rápido crecimiento en América del Norte, es una especie muy intolerante a la sombra que requiere de sitios expuestos, generalmente en áreas ribereñas, para su establecimiento. Esta especie ha sido objeto de múltiples investigaciones las cuales incluyen la evaluación de su uso como una especie arborecente modelo (Bradshaw *et al.*, 2000).

Cultivo de las plantas. Las semillas de *P. deltoides* se obtuvieron de diferentes localidades en Ames, Iowa, EE.UU. (42° 02'05" N y 93°37'12" W, 287 m de altitud). Semillas mixtas fueron sembradas en

macetas en forma de cono (Ray Leasch Contenedores cónicos: volumen 0,15 L, 205 mm de longitud, 40 mm de diámetro superior; Stuewe and Sons, Corvallis, Oregon, EE.UU.) que contenía una mezcla 1:1 de arena y suelo. La mezcla fue esterilizada con vapor durante 90 min. El diseño experimental consistió en un modelo factorial con dos niveles de radiación ultravioleta (con o sin UV) y dos densidades de crecimiento (una o dos plantas por contenedor), con ocho repeticiones. Los contenedores se dispusieron al azar y se rotaron una vez a la semana.

Debido a la atenuación parcial de la radiación UV producida por el vidrio del invernadero, fue necesario usar radiación UV-A/B suplementaria, dicha radiación se suministró diariamente por un período de 10 horas utilizando lámparas fluorescentes UV-A340Q-Panel (emiten radiación de 365 nm a 295 nm con un pico de emisión en 340 nm, Q-Panel, Cleveland, Ohio EE.UU.). Las lámparas estaban suspendidas 10 cm por encima de marcos de PVC de 6 m × 0,9 m que estaban cubiertos con plástico de diacetato de celulosa, este plástico permite el paso de la radiación UV-A/B. Para el tratamiento de exclusión de radiación UV (-UV), los contenedores se colocaron al interior de marcos de PVC similares a los arriba descritos pero en lugar de diacetato de celulosa se usó poliéster el cual no permite el paso de la radiación UV-A/B.

La radiación UV-A/B se midió con un medidor de radiación ultravioleta Solarmeter® modelo 5.7 UV A+B *Sensitive microvatio Version* (Solartech, Inc., Harrison Township, MI, EE.UU.), a la altura del dosel a mediodía. La intensidad de la radiación UV-A/B al interior de los marcos cubiertos con diacetato de celulosa tuvo un promedio de $15 \pm 0,9 \text{ Wm}^{-2}$ y al interior de los marcos cubiertos de poliéster fue 0 Wm^{-2} . La densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD, 400-700 nm) tomada al interior de los marcos cubiertos con diacetato de celulosa a mediodía y con cielo despejado tuvo un promedio de $1325 \pm 52 \text{ m}\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$. En el

caso de los marcos cubiertos con poliéster el promedio fue de $1438 \pm 97 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Análisis de crecimiento. El número de hojas y la altura de las plantas se midieron cada 15 días, las plantas se cosecharon después de doce semanas. En el momento de la cosecha, cada planta fue dividida entre hojas, tallo y raíces. Las hojas se escanearon y el área foliar se determinó usando el software *Compu Eye*, *Leaf & Symptom Area*® (Bakr, 2005). Las muestras se secaron a 70 °C durante 48 horas, luego se pesaron y se calcularon diferentes parámetros de crecimiento para cada una de las plantas (Cuadro 1). Para los análisis estadísticos se utilizó el software R-2.15.1, el nivel de significancia se fijó en 0,05. Se utilizó un análisis de varianza multivariado permutacional (PERMANOVA) para identificar los efectos significativos de la exclusión de la radiación UV, la competencia, y sus interacciones. Se realizaron pruebas de ANOVA permutacional (Manly, 2007) para ayudar a determinar las variables que contribuyeron a las diferencias significativas observadas en el análisis multivariado. Se empleó la prueba HSD de Tukey para probar las diferencias entre las medias.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los resultados del PERMANOVA mostraron que el conjunto de variables dependientes fueron afectados de forma significativa por la radiación UV y la competencia ($F_{2,90} = 17.8$, $P \leq 0,01$; $F_{2,90} = 9.9$, $P \leq 0,01$). En comparación con las plantas cultivadas en presencia de radiación UV, las plantas de *P. deltoides* cultivadas en ausencia de radiación UV tuvieron menor área foliar, área foliar específica, y relación de área foliar (Cuadro 2). En contraste, no hubo diferencias significativas en el peso seco de raíz para las plantas cultivadas en ausencia de radiación UV y aquellas cultivadas en presencia de esta. La radiación UV no tuvo efectos significativos sobre las variables: número de hojas, altura, peso seco aéreo, peso seco total o relación peso seco aéreo/raíz.

Al momento de la cosecha las plantas que crecieron bajo condiciones de competencia tuvieron menor área foliar, altura, biomasa total y número de hojas comparadas con aquellas plantas que crecieron de forma individual. No hubo diferencias en la RAF o AFE entre plantas que crecieron en competencia y las que crecieron individualmente (Cuadro 2).

Cuadro 1. Parámetros de crecimiento, morfología y asignación de biomasa evaluados, abreviaturas utilizadas y las unidades en que estos se expresan.

Abreviatura	Significado	Unidades
A	Altura	cm
NH	Número de hojas	Sin unidades
AF	Área foliar	cm ²
DT	Diámetro del tallo	mm
PSH	Peso seco de hojas	g
PSA	Peso seco aéreo	g
PSR	Peso seco de raíz	g
PST	Peso seco total	g
T:R	Relación peso seco aéreo/raíz (PSR / PSA)	g.g ⁻¹
AFE	Área foliar específica (AF/PSH)	cm ² .g ⁻¹
RAF	Relación de área foliar (AF/PST)	cm ² .g ⁻¹

Cuadro 2. Resumen de los análisis estadísticos de los efectos de la radiación UV en plántulas de *P. deltoides* crecidas en competencia.

Parámetro	UV (1)	Comp (1)	UV x Comp(1)
Altura	3.88	41.09**	14.5*
NH	0.36	2.56	3.1
DT	4.3	1.32	3.11
AF	3.83	39.82**	2.42
PSR	4.04	29.8**	2.67
PSH	0.01	35.05**	14.58*
PSA	0.85	56.63**	17.48*
PST	1.84	40.85**	14.4*
AFE (cm ² .g ⁻¹)	22.06**	1.05	0.18
RAF (cm ² .g ⁻¹)	23.06**	0.24	0.12
T: R	1.57	0.11	0.14

Los valores estadísticos tabulados son los valores de *F* de las pruebas de ANOVA para el efecto principal de la radiación UV (UV) y presencia o ausencia de un competidor (Comp) y la interacción entre ellos (UV x Comp), los grados de libertad están entre paréntesis. Niveles de significancia con corrección de Bonferroni para análisis de varianza (***) $p < 0,0001$; ** $p < 0,001$; * $P < 0,005$).

Hubo un efecto interactivo entre radiación UV y competencia para la variable altura (Figura 1), peso seco aéreo, peso en seco de hojas y peso seco total (Figura 2, Cuadro 2). Aquellas variables tuvieron mayores valores cuando las plantas crecieron individualmente y sin radiación UV seguidas de plantas crecidas individualmente y en presencia de radiación UV. Finalmente los parámetros de crecimiento de las plantas que crecieron en competencia no fueron afectados por la radiación UV.

En el presente experimento el crecimiento y la morfología de las hojas fue afectada por la radiación UV. Aquellas plantas crecidas en ausencia de radiación UV presentaron menores valores de AFE y RAF comparadas con las plantas crecidas en presencia de radiación UV. Estos resultados apoyan parcialmente la hipótesis (1) de que la exclusión de la radiación UV puede afectar el crecimiento, morfología y distribución de recursos de plántulas de *P. deltoides*. Los resultados indican que los niveles ambientales de la radiación UV tienen un efecto significativo en la morfología de la hoja en plántulas de *P. deltoides*.

Las plantas cultivadas en condiciones de competencia tuvieron menor área foliar, peso seco total, altura, peso seco de hojas, peso seco aéreo, peso seco de raíz y número de hojas en comparación con plantas crecidas individualmente. Este resultado apoya la hipótesis (2) de que la competencia se traduciría en una reducción del crecimiento de las plantas. Los índices AFE, RAF, y la relación peso seco aéreo/raíz no se vieron afectados por la competencia. El AFE es un índice que se asocia con aspectos importantes del crecimiento y la supervivencia de la planta y se ha propuesto como un indicador del uso de los recursos de la planta (Li *et al.*, 2005). La falta de un efecto significativo de la competencia en el AFE está acorde con otros experimentos que muestran que el AFE no se ve afectado de manera significativa por las interacciones competitivas (Knezevic *et al.*, 1999). En general, el AFE es un índice que es afectado por la intensidad lumínica y la temperatura bajo la cual se cultivan las plantas (Knezevic *et al.*, 1999 y las referencias allí citadas). Los resultados de este ensayo mostraron que la competencia no produjo un cambio en la relación peso seco aéreo/raíz en comparación con aquellas plantas que

crecieron individualmente. Si bien es generalmente aceptado que las plantas aumentan la asignación de recursos a las raíces como una respuesta a la competencia (Wilson y Tilman, 1993), algunos estudios también indican que dichos cambios se deben a cambios en el tamaño de la planta (Müller *et al.*, 2000; Cahill, 2003).

Se presentaron interacciones entre los tratamientos de exclusión de radiación UV y competencia para las variables altura, peso seco de hojas, peso seco aéreo y peso seco total. Cuando las plantas crecieron en competencia esas variables no fueron afectadas por la radiación UV, pero cuando

las plantas se cultivaron individualmente la presencia de la radiación UV resultó en valores más bajos para dichas variables. Estos resultados no soportan la hipótesis (3) de que las plantas cultivadas en competencia y expuestas a radiación UV crecerían menos que aquellas plantas crecidas en competencia pero en ausencia de radiación UV. Por lo tanto no hubo un efecto aditivo entre la competencia y la radiación UV para las plantas de *P. deltoides*. Estos resultados sugieren que las intensas tensiones fisicoquímicas debido a la competencia pueden anular los efectos perjudiciales del estrés producido por la radiación UV en plantas de *P. deltoides*.

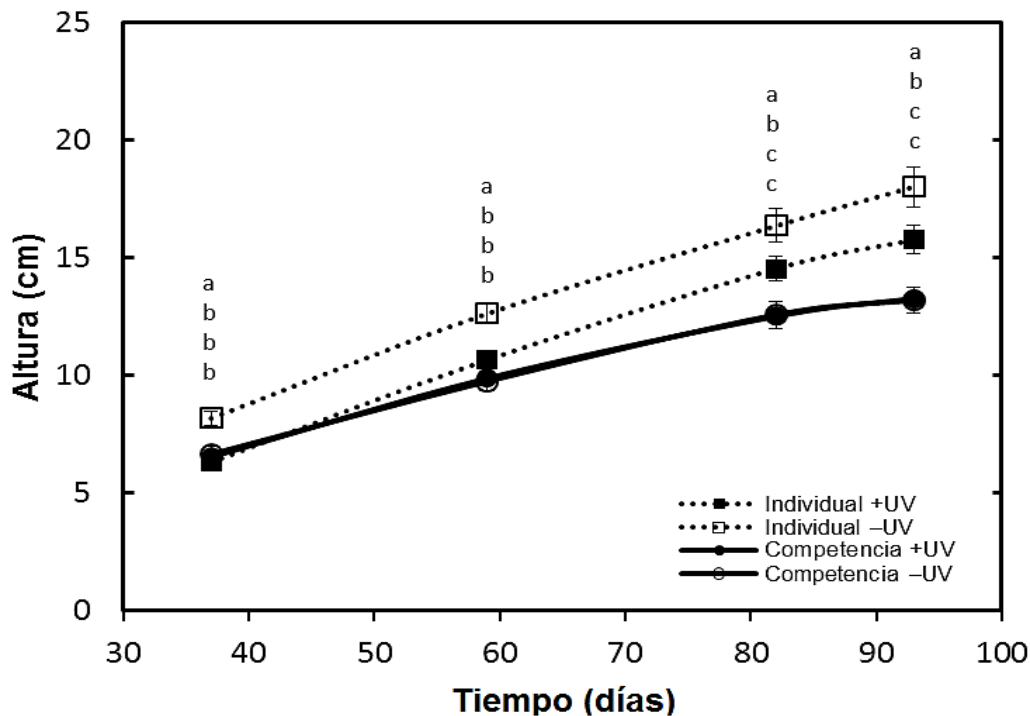


Figura 1. Efectos de la radiación ultravioleta y la presencia de un competidor en la altura de plántulas de *P. deltoides*. Las plántulas cultivadas individualmente y en ausencia de radiación UV tuvieron mayor altura a través durante todo el período de crecimiento. No hubo diferencia en alturas entre los tratamientos de radiación UV para las plántulas cultivadas en competencia. Cada punto representa la media; las barras verticales denotan \pm ES. Diferentes letras debajo de la misma fecha indican diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,005$ prueba HSD de Tukey).

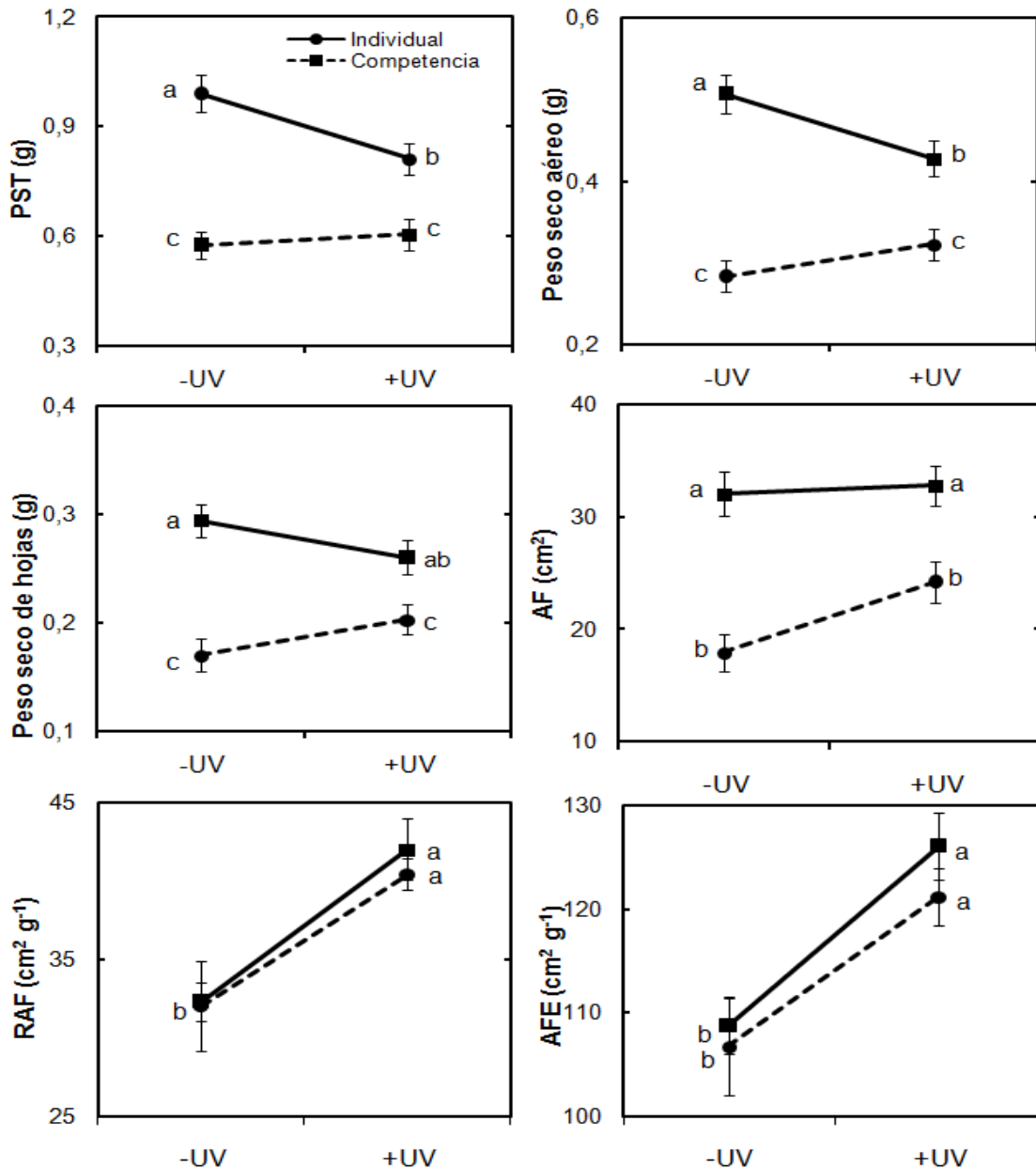


Figura 2. Efectos de la radiación ultravioleta y la presencia de un competidor en los parámetros de crecimiento de plántulas de *P. deltoides* 3 meses después de la siembra. Cada valor es la media \pm ES. Medias con letras diferentes son significativamente diferentes ($P < 0,005$, prueba post-ANOVA Tukey).

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación se realizó en cumplimiento de un requisito parcial para optar por el título de PhD. en el Departamento de Ecología, Evolución y Biología de Organismos de Iowa State

University. El autor desea agradecer a los doctores James Raich, Thomas Jurik, y Brian Wilsey por la revisión del manuscrito. Igualmente el autor expresa agradecimiento al Department of Ecology Evolution and Organismal Biology de Iowa State University.

LITERATURA CITADA

- Bakr, E.M. 2005. A new software for measuring leaf area, and area damaged by *Tetranychus urticae* Koch. J Appl Entomol 129:173-175.
- Barnes, P.W., P.W. Jordan, W.G. Gold, S.D. Flint and M.M. Caldwell. 1988. Competition, morphology and canopy structure in wheat (*Triticum aestivum* L.) and wild oat (*Avena fatua* L.) exposed to enhanced ultraviolet-B radiation. Funct Ecol 2:319-330.
- Bassman, J.H., R. Robberecht, G.E. Edwards. 2001. Effects of enhanced UV-B radiation on growth and gas exchange in *Populus deltoides* Bartr. ex Marsh. Int J Plant Sci 162:103-110.
- Bradshaw, H.D., R. Ceulemans, J. Davis, R. Stettler. 2000. Emerging Model Systems in Plant Biology: Poplar (*Populus*) as A Model Forest Tree. J Plant Growth Regul 19:306-313.
- Cahill, J.F. 2003. Lack of relationship between below-ground competition and allocation to roots in 10 grassland species. J Ecol 91:532-540.
- Caldwell, M.M., J.F. Bornman, C.L. Ballaré. 2007. Terrestrial ecosystems, increased solar ultraviolet radiation, and interactions with other climate change factors. Photochem Photobiol Sci 6: 252-66.
- Caldwell, M.M. and S.D. Flint. 1994. Stratospheric ozone reduction, solar UV-B radiation and terrestrial ecosystems. Clim Change 28: 375-394.
- Chen, Y-J, F. Bongers, K-F Cao, Z. Cai. 2008. Above- and below-ground competition in high and low irradiance: tree seedling responses to a competing liana *Byttneria grandifolia*. J Trop Ecol 24: 517-524.
- Furness, N.H., P. A. Jolliffe, M.K. Upadhyaya. 2005. Competitive interactions in mixtures of broccoli and *Chenopodium album* grown at two UV-B radiation levels under glasshouse conditions. Weed Res 45: 449-459.
- Gold, W. and M. Caldwell. 1983. The effects of ultraviolet-B radiation on plant competition in terrestrial ecosystems. Physiol Plant 58: 435-444.
- Goodwin, J. 1992. The role of mycorrhizal fungi in competitive interactions among native bunchgrasses and alien weeds: a review and synthesis. Northwest Sci 66: 251-260.
- Hofmann, R.W., B.D. Campbell, D.W. Fountain. 2001. Multivariate analysis of intraspecific responses to UV-B radiation in white clover (*Trifolium repens* L.). 917-927.
- Knezevic, S. Z., M.J. Horak and R.L. Vanderlip. 1999. Estimates of physiological determinants for *Amaranthus retroflexus*. Weed Sci 47: 291-296.
- Lewis, S.L. and E.V.J. Tanner. 2000. Effects of above and belowground competition on growth and survival of rain forest tree seedlings. Ecology 81: 2525-2538.
- Li, Y., D.A. Johnson, Y. Su. 2005. Specific leaf area and leaf dry matter content of plants growing in sand dunes. Bot Bull Acad Sin 45: 127-134.
- Manly, B.F.J. 2007. Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology, 3rd ed. London.
- Müller, I., B. Schmid, J. Weiner. 2000. The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. Perspect Plant Ecol Evol Syst 3: 115-127.
- Paul, N.D. and D. Gwynn-Jones. 2003. Ecological roles of solar UV radiation : towards an integrated approach. Trends Ecol Evol 18: 48-55.
- Rinu, G. 2007. The effects of enhanced UV-B on plant competition: an application of Metabolic Fingerprinting. Institute of Biology and Environmental Rural Sciences.
- Shimono, Y., and G. Kudo. 2003. Intraspecific variations in seedling emergence and survival of *Potentilla matsumurae* (Rosaceae) between alpine fellfield and snowbed habitats. Ann Bot 91: 21-9.
- Wilson, S.D., and D. Tilman. 1993. Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. Ecology 74: 599.
- Yuan, L., Y. Ming, W. Xun-Ling, H. Zhi-De. 1999. Competition and sensitivity of wheat and wild oat exposed to enhanced UV-B radiation at different densities under field conditions. Environ Exp Bot 41: 47-55.