



Universidad Nacional de Córdoba
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Escuela para Graduados



**EFFECTO DE LA PROFUNDIDAD DE NAPA
FREÁTICA Y LA SALINIDAD SOBRE LA DINÁMICA
DE CRECIMIENTO DE GRAMA RHODES (*Chloris
gayana*)**

Sebastián Chiacchiera

Tesis

Para optar al Grado Académico de
Magister en Ciencias Agropecuarias
Mención: Producción Animal

Córdoba, 2017



EFECTO DE LA PROFUNDIDAD DE NAPA FREÁTICA Y LA SALINIDAD SOBRE LA DINÁMICA DE CRECIMIENTO DE GRAMA RHODES (*Chloris gayana*)

Sebastián Chiacchiera

Comisión Asesora de Tesis

Director: Ing. Agr. (M.Sc.) Nicolás Bertram
Asesores: Ing. Agr. (Ph.D.) Esteban Jobbágy (Codirector)
 Bióloga (Ph.D.) Edith Taleisnik

Tribunal Examinador de Tesis

 Bióloga (Ph.D.) Edith Taleisnik
 Ing. Agr. (Ph.D.) Américo Degioanni
 Ing. Agr. (Ph.D.) Eduardo Buffa

Presentación formal académica

10 de agosto de 2017
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Universidad Nacional de Córdoba

AGRADECIMIENTOS

A Cecilia, mi compañera de la vida, por su amor, su paciencia y su compañía incondicional durante todos estos años, fundamentalmente en los momentos difíciles que nos ha tocado atravesar.

A Francisco, mi hijo, por hacerme descubrir todos los días un nuevo mundo, de inconciencia y amor infinito, donde nada ni nadie es más importante que él.

A mi familia, abuelos, tíos, primos, sobrinos y fundamentalmente mis padres, por haberme guiado, aconsejado y escuchado desde pequeño, y estar en todo momento a mi lado.

A mis amigos, por estar siempre dispuestos a compartir su tiempo, ya sea para escuchar o dar un consejo como para realizar actividades recreativas.

A mi Director Nicolás y mis Asesores Esteban y Edith por aguantarme, aconsejarme y brindarme toda su capacidad técnica y humana para el desarrollo de este trabajo y de mi formación como profesional.

A mis compañeros de trabajo de INTA Marcos Juárez, que colaboraron de diversas formas con este trabajo, fundamentalmente a Fernando por el tiempo dedicado a la parte operativa del ensayo y a Belén por su predisposición y apoyo en el análisis de los datos.

A Mónica, Pedro, Alejandra, Jorge y Silvia de INTA Balcarce, por capacitarme y permitirme realizar las mediciones de raíces en su laboratorio, haciéndome sentir parte de su grupo de trabajo.

RESUMEN

Dependiendo de la profundidad a la que se encuentre, la napa freática puede tener un efecto *positivo*, a partir del aprovisionamiento de agua, *negativo* por anegamiento y/o salinización, o *neutro*, sobre las plantas. Grama Rhodes (*Chloris gayana*), es una forrajera tropical perenne adaptada a condiciones templadas, suelos salinos y alternancia de anegamiento y sequía, convirtiéndose en una alternativa para ambientes bajos de la región pampeana. El objetivo del trabajo fue describir la interacción existente entre las características del componente freático y la dinámica de acumulación de biomasa de grama Rhodes. El experimento se realizó en invernáculo y constó de 10 tratamientos, resultado de la combinación factorial de cinco profundidades de napa freática: 25, 75, 125, 175 y 225 cm, y dos niveles de salinidad (Conductividad Eléctrica (CE) 1.4 dS.m⁻¹ y 20.5 dS.m⁻¹). Se observó que plantas de grama Rhodes en presencia de una napa no salina a 25 cm produjeron cinco veces más biomasa aérea y presentaron un aumento de igual magnitud en el consumo de agua respecto de aquellas situaciones de mayor profundidad de napa. El incremento de biomasa aérea se asoció, principalmente, a la densidad de macollos y estolones, los cuales aumentaron 3,3 y 7,7 veces respectivamente, con napas a 25 cm comparado con los tratamientos de mayor profundidad. Adicionalmente, la eficiencia de uso de agua de napa fue un 30% superior en plantas creciendo con napas no salinas a 25 cm de profundidad, como también la longitud de las láminas, las cuales alcanzaron valores un 50% superior al resto de los tratamientos. Por el contrario, la presencia de una napa salina a 25 cm de profundidad, afectó negativamente la producción de biomasa y sus componentes, teniendo un efecto neutro con napas de 125, 175 y 225 cm de profundidad, independientemente de su concentración salina. Así, grama Rhodes se presenta como una especie que puede aprovechar productivamente los aportes de agua freática de ambientes bajos de la región pampeana, siempre que la misma presente bajo tenor salino.

Palabras Clave: grama Rhodes, componente freático, estrés hídrico, uso de agua.

ABSTRACT

Depending on their depth, water tables can have a positive effect on plants, by supplying water; a negative effect, by creating waterlogged and/or saline conditions or a neutral effect. Rhodes grass (*Chloris gayana*), a tropical perennial forage adapted to saline soils, floods and droughts, is a viable choice for the lowlands in the Pampas region of Argentina. The aim of the present study was to describe the interaction between water table conditions and Rhodes grass biomass production. The experiment was conducted in greenhouse and consisted of 10 treatments, resulting from the factorial combination of five water table depths: 25, 75, 125, 175 and 225 cm, and two salt treatments (Electric Conductivity (EC) 1.4 dS.m⁻¹ and 20.5 dS.m⁻¹). It was observed that Rhodes grass plant in presence of non-saline water tables at a depth of 25 cm, produced five times more biomass and showed an increase of equal magnitude in water consumption in comparison to situations with deeper water tables. The increase of shoot biomass was primarily explained by higher tiller and stolon density, which increased 3.3 and 7.7 times, respectively, at water tables which were 25 cm deep compared to deeper treatments. Furthermore, groundwater use efficiency was 30% higher in plants growing in non-saline water tables at 25 cm depth. Similarly, at this depth, the length of the leaf blades were 50% higher compared to the deepest water tables evaluated. In contrast, the presence of saline water tables at 25 cm depth had a detrimental effect on the production of biomass and its components, whereas the effect at 125 cm and greater depths was neutral. Therefore, Rhodes grass is a species that can take advantage of the widespread shallow water table environments of the Pampas region as long as the salinity levels are low.

Keywords: Rhodes grass, water table, water stress, water use.

TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS	III
RESUMEN	IV
ABSTRACT.....	V
TABLA DE CONTENIDOS	VI
LISTA DE TABLAS	VIII
LISTA DE FIGURAS.....	IX
LISTA DE ABREVIATURAS Y/O SÍMBOLOS.....	XI
CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVO GENERAL	4
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	4
HIPOTESÍS	5
CAPÍTULO 2: MATERIALES Y MÉTODOS	6
SITIO Y MATERIAL EXPERIMENTAL.....	6
TRATAMIENTOS Y DISEÑO EXPERIMENTAL.....	6
PROFUNDIDAD DE NAPA FREÁTICA.....	7
VARIABLES DE RESPUESTA.....	10
MEDIDAS EN LAS PLANTAS.....	10
NO DESTRUCTIVAS	10
DESTRUCTIVAS.....	11
MEDIDAS EN LA NAPA FREÁTICA	11
ANÁLISIS ESTADÍSTICO	12
CAPÍTULO 3: RESULTADOS.....	13
DEMOGRAFÍA DE MACOLLOS	13
DENSIDAD Y PESO DE MACOLLOS Y ESTOLONES.....	14

ELONGACIÓN FOLIAR	15
BIOMASA.....	17
CONSUMO Y EFICIENCIA DE USO DE AGUA DE NAPA FREÁTICA.....	23
CONDUCTIVIDAD ELÉCTRICA DE LA NAPA FREÁTICA	24
CAPÍTULO 4: DISCUSIÓN	26
CAPÍTULO 5: CONCLUSIONES	32
CAPÍTULO 6: BIBLIOGRAFÍA	34

LISTA DE TABLAS

Tabla 2.1 Características texturales de los distintos horizontes del perfil de suelo de la Serie Marcos Juárez en su composición natural (Serie MJ) y luego del agregado de 25% de arena (Serie MJ+25% arena).

Tabla 3.1 Distribución de la biomasa radical (%) para distintos estratos de suelo (0-10, 10-20, 20-40, 40-60 y 60-100 cm) en plantas de *Chloris gayana* (grama Rhodes) creciendo a expensas de napas de distintas profundidades (25, 75, 125, 175 y 225 cm) y niveles de salinidad (No sal 1,4 dS.m⁻¹, Sal 20,5 dS.m⁻¹).

LISTA DE FIGURAS

Fig. 2.1 Temperatura media diaria ($^{\circ}\text{C}$) y heliofanía efectiva diaria (horas) registradas entre el 28 de marzo y el 12 de mayo de 2011.

Fig. 2.2 Ensayo al momento de imposición de los tratamientos y comienzo de mediciones.

Fig. 2.3 Contenido de agua en el suelo (%) en función de la distancia a la napa freática (cm) registrada en cuatro momentos (02/03, 09/03, 19/03 y 21/03) durante el primer período de acumulación de biomasa.

Fig. 2.4 Contenido de agua en el suelo (%) en función de la distancia a la napa freática (cm) registrada en cuatro momentos (04/04, 11/04, 25/04 y 09/05) durante el segundo período de acumulación de biomasa.

Fig. 3.1 A) Incremento de macollos ($\text{macollo} \cdot \text{macollo marcado}^{-1}$) para el primer período de acumulación de biomasa, B) Incremento de macollos ($\text{macollo} \cdot \text{macollo marcado}^{-1}$) para el segundo período de acumulación de biomasa de *Chloris gayana* (grama Rhodes) en función del tiempo térmico para distintas profundidades (25, 75, 125, 175 y 225 cm) y niveles de salinidad de napa freática (símbolos negros 1,4 $\text{dS} \cdot \text{m}^{-1}$, símbolos blancos 20,5 $\text{dS} \cdot \text{m}^{-1}$). Las barras verticales representan el error estándar de la media.

Figura 3.2 A) Densidad de macollos ($\text{macollos} \cdot \text{maceta}^{-1}$), B) Peso seco de macollos ($\text{g MS} \cdot \text{macollos}^{-1}$) C) Densidad de estolones ($\text{estolones} \cdot \text{maceta}^{-1}$), D) Peso seco de estolones ($\text{g MS} \cdot \text{estolón}^{-1}$) de *Chloris gayana* (grama Rhodes) creciendo a distintas profundidades (25, 75, 125, 175 y 225 cm) y niveles de salinidad de napa freática (puntos negros 1,4 $\text{dS} \cdot \text{m}^{-1}$, puntos blancos 20,5 $\text{dS} \cdot \text{m}^{-1}$). Las barras verticales representan el error estándar de la media.

Fig. 3.3 Longitud foliar media (mm) en función del tiempo térmico, en plantas de *Chloris gayana* (grama Rhodes) creciendo con napas freáticas a distintas profundidades (25, 75, 125, 175 y 225 cm) y niveles de salinidad (símbolos negros 1,4 $\text{dS} \cdot \text{m}^{-1}$, símbolos blancos 20,5 $\text{dS} \cdot \text{m}^{-1}$). Las barras verticales representan el error estándar de la media.

Fig. 3.4 Tasa de elongación foliar ($\text{mm} \cdot \text{día}^{-1}$) en función del largo foliar (mm) para plantas creciendo a expensas de napas de diferentes profundidades (25, 75, 125, 175 y 225 cm) y concentraciones salinas (símbolos negros 1,4 $\text{dS} \cdot \text{m}^{-1}$, símbolos blancos 20,5 $\text{dS} \cdot \text{m}^{-1}$).

Fig. 3.5 Biomasa aérea acumulada ($\text{g MS} \cdot \text{maceta}^{-1}$) de *Chloris gayana* (grama Rhodes) creciendo con napa a distintas profundidades (25, 75, 125, 175 y 225 cm) y niveles de salinidad (puntos negros 1,4 $\text{dS} \cdot \text{m}^{-1}$, puntos blancos 20,5 $\text{dS} \cdot \text{m}^{-1}$). Las barras verticales representan el error estándar de la media.

Fig. 3.6 Efecto de las distintas profundidades (25, 75, 125, 175 y 225 cm) y niveles de salinidad (NS 1,4 $\text{dS} \cdot \text{m}^{-1}$ y S 20,5 $\text{dS} \cdot \text{m}^{-1}$) de la napa freática sobre la partición a biomasa aérea y biomasa radical de *Chloris gayana* (grama Rhodes).

Fig. 3.7 A) Densidad de raíces (cm raíz/cm³ suelo) de tratamientos no salinos, B) Densidad de raíces (cm raíz/cm³ suelo) de tratamientos salinos C) Peso seco de raíces (g) de tratamientos no salinos, D) Peso seco de raíces (g) de tratamientos salinos de *Chloris gayana* (grama Rhodes) para distintos estratos de suelo (0-10, 10-20, 20-40, 40-60 y 60-100 cm) creciendo a diferentes profundidades de napa freática (25, 75, 125, 175 y 225 cm).

Fig. 3.8 Densidad de raíces (cm raíz/cm³ suelo) de plantas de *Chloris gayana* (grama Rhodes) en función del diámetro radicular para distintas profundidades (25, 75, 125, 175 y 225 cm) y niveles de salinidad de napa freática (símbolos negros 1,4 dS.m⁻¹, símbolos blancos 20,5 dS.m⁻¹).

Fig. 3.9 Consumo de agua (ml.maceta.día⁻¹) de plantas de *Chloris gayana* (grama Rhodes) creciendo a distintas profundidades (25, 75, 125, 175 y 225 cm) y niveles de salinidad de napa freática (puntos negros 1,4 dS.m⁻¹, puntos blancos 20,5 dS.m⁻¹). Las barras verticales representan el error estándar de la media.

Fig. 3.10 Eficiencia de uso del agua de napa freática por *Chloris gayana* (grama Rhodes) para dos concentraciones salinas (puntos negros 1,4 dS.m⁻¹, puntos blancos 20,5 dS.m⁻¹).

Fig. 3.11 Conductividad eléctrica inicial y final (dS.m⁻¹) para las distintas profundidades de napa freática (25, 75, 125, 175 y 225 cm).

Fig. 4.1 Profundidad de napa freática óptima en función de la profundidad máxima de exploración radicular (cm) para diferentes especies (maíz, trigo, alfalfa, grama Rhodes, pasturas base gramíneas, especies de pantanos y raigrás) evaluadas en invernáculo (rombos negros) y a campo (rombos blancos).

LISTA DE ABREVIATURAS Y/O SÍMBOLOS

CE: Conductividad Eléctrica

cm: centímetro

DBCA: Diseño en bloques completamente aleatorizados

dS: decisiemens

MJ: Marcos Juárez

MS: Materia seca

NaCl: Cloruro de sodio

pl: planta

PVC: Policloruro de vinilo

INTRODUCCIÓN

La región pampeana representa una de las llanuras más planas del planeta y juega un papel de creciente importancia en la producción global de alimentos. La escasa pendiente regional, sumado a pobres redes de evacuación de agua superficial y sales hacia el océano (Taboada *et al.*, 1998), limitan la evacuación hídrica, provocando inundaciones y favoreciendo la presencia de napas freáticas cercanas a la superficie (Jobbagy *et al.*, 2008) y la preponderancia de movimientos verticales de agua (infiltración, drenaje profundo, ascenso capilar, transpiración y evaporación) (Lavado y Taboada, 2009). Estos efectos provocan una redistribución de sales en el perfil, dando origen a suelos salinos o salino-sódicos de distintas magnitudes (Gorgas y Bustos, 2008) con una gran heterogeneidad en su distribución espacial (Lavado y Taboada, 2009).

La profundidad de la napa freática y su concentración de sales son atributos dinámicos en espacio y tiempo que pueden influir diferencialmente a distintas especies. La baja cobertura superficial del suelo y las fluctuaciones climáticas, generan suelos desnudos y ascensos de napa freática, debido a bajos consumos de agua, y favorece la acumulación de sales en superficie (Cisneros *et al.*, 2008). Esto causa efectos directos sobre la vegetación (osmóticos y/o tóxicos) (Passioura y Munns, 2000; Munns, 2002), indirectos en el suelo (dispersión de arcillas, pérdida de materia orgánica, oclusión de macro poros y disminución de la infiltración) (Cisneros *et al.*, 1998; Cisneros *et al.*, 2008) o ambos, afectando el establecimiento y crecimiento de las plantas, lo cual genera baja cobertura en el suelo y crea así un círculo vicioso. En cambio, una correcta elección de la/s especies, en combinación a una adecuada implantación y manejo de la pastura, permite lograr mayor cobertura viva y desarrollo radicular, adecuado consumo de agua, aumento de la infiltración y del lavado de sales, así como disminución del ascenso capilar de sales hacia superficie (Cisneros *et al.*, 2008), generando un círculo virtuoso en la interacción napa-suelo-planta.

El componente freático puede alcanzar diferente grado de interacción con la vegetación, dependiendo de las profundidades a las que se encuentre: a- puede hallarse totalmente desacoplado de la vegetación, b- ser una valiosa fuente de agua, c- o bien transformarse en un agente de estrés por anegamiento y/o salinidad (Narain *et al.*, 1998; Mueller *et al.*, 2005; Nosetto *et al.*, 2009). Por otro lado los cambios en la vegetación pueden alterar el balance de agua y el flujo de sales en el ecosistema (Scanlon *et al.*, 2005) provocando en algunos casos concentración de sales y depresión de la napa freática (Jobbágy y Jackson, 2004). En dichos ambientes es frecuente encontrar plantas estresadas por escasez o exceso de agua, o por salinidad, donde el componente freático puede tener gran inferencia.

El estrés hídrico por sequía, puede limitar el crecimiento y desarrollo de las plantas, afectando inicialmente el crecimiento y la expansión celular y, por ende, la elongación foliar (Hsiao, 1973; Durand *et al.*, 1995; Frensch, 1997). Adicionalmente las deficiencias hídricas pronunciadas provocan reducción del área foliar, afectando la captura de radiación y la acumulación de biomasa aérea (Durand *et al.*, 1991). También el macollaje puede verse afectado, observando disminuciones en la aparición de macollos a medida que el estrés hídrico es más severo hasta casos extremos en que ocurre la muerte de los mismos (Chaturvedi *et al.*, 1981, Assuero *et al.*, 2000). A su vez la relación raíz-parte aérea puede aumentar debido a que las raíces continúan creciendo con el objetivo de mantener el aprovisionamiento de agua y nutrientes mientras que la parte aérea detiene completamente su crecimiento (Wu *et al.*, 1996).

El estrés hídrico por anegamiento puede provocar hipoxia (bajas concentraciones de oxígeno) en el suelo, debido a la escasa solubilidad y difusión del oxígeno en el agua y en los poros saturados respectivamente (Barrett-Lennard, 2003), afectando en primer lugar el crecimiento de la raíz y de la parte aérea, conduciendo posteriormente la senescencia de la punta de la raíz (Barrett-Lennard *et al.*, 1988). Luego se produce una disminución de la conductancia estomática y de la transpiración debido a una reducción en el potencial hídrico de las hojas (Bradford y Hsiao, 1982). Adicionalmente puede observarse una disminución en el macollaje (Cannell *et al.*, 1984; Sharma y Swarup, 1989). Los

anegamientos prolongados pueden anticipar la senescencia foliar, efecto que se potencia ante condiciones de salinidad (Barrett-Lennard, 2003).

La salinidad reduce la capacidad que tienen las plantas para tomar agua, y provoca una rápida disminución en las tasas de crecimiento de las mismas, junto con un conjunto de cambios metabólicos. La respuesta inicial se debe al efecto osmótico producido por las altas concentraciones salinas en la solución del suelo, semejante al que ocurre en condiciones de sequía (Munns, 2002). Estos efectos comienzan con una disminución del crecimiento celular, observando en algunos casos reducción del tamaño de las células (Passioura y Munns, 2000; Munns, 2002). Posteriormente se produce una disminución de la división celular que sumado a los efectos ya mencionados pueden causar menor tamaño final de las hojas, inhibición en la generación de tallos laterales y/o reducción en el número de los mismos (Zeng *et al.*, 2001; Munns, 2002; Castillo *et al.*, 2007). También es frecuente observar necrosis, la cual se ve acentuada en hojas viejas con posterior muerte de estas (Munns, 2002).

Existe información sobre profundidades óptimas de napa freática para determinadas especies, asociadas a la arquitectura radical, la exclusión de solutos y eficiencia de uso del agua, lo cual aporta conocimientos claves para ordenar el uso de la tierra y mejorar la eficiencia productiva tanto a escala de establecimiento como regional (Narain *et al.*, 1998; Jobbágy y Jackson, 2004; Mueller *et al.*, 2005; Noret y Jobbágy, 2009), donde en general las pasturas cultivadas no presentan el mismo caudal de información. Las pasturas perennes ofrecen períodos más prolongados de actividad y mayor exploración radicular que los cultivos anuales (Jobbágy *et al.*, 2008), lo cual les permite tener un mayor consumo de agua (Narain *et al.*, 1998; Mueller *et al.*, 2005). A su vez las especies C4 poseen mayor eficiencia de uso de agua, respecto de las especies C3 (Beale *et al.*, 1999). Grama Rhodes, es una especie C4, que poseen varias características favorables: un crecimiento inicial vigoroso lo cual resulta ventajoso para lograr una rápida implantación y establecimiento temprano, permitiendo mitigar la competencia de malezas, gran capacidad para propagarse naturalmente (a través de estolones y/o por semillas) y alta persistencia (Bogdan, 1969; FAO, 2011). A su vez puede adaptarse a ambientes salinos (Priano y Pillati, 1989; Bertram *et al.*, 2010) y a sequías temporarias (Bogdan, 1969; Taleisnik *et al.*, 1997). Estas

características posicionan a dicha especie como una alternativa apropiada para ambientes halo-hidromórficos.

La producción de biomasa de grama Rhodes establecida en suelos salinos en el área de Marcos Juárez puede variar entre 5 y 15 tn MS.ha⁻¹ (Bertram *et al.*, 2010). Este amplio rango puede ser parcialmente atribuido a la salinidad, lo cual ejerce efectos negativos sobre el establecimiento y la persistencia de las pasturas (Pérez *et al.*, 1999; Bertram *et al.*, 2010). En el presente, no existe información experimental que evalúe en qué medida la capacidad productiva de las pasturas puede estar influenciada por variaciones espacio temporales en la profundidad y salinidad de la napa freática. A partir de los datos generados en este trabajo, se podrían determinar ambientes en los cuales grama Rhodes expresaría su máximo potencial productivo, hasta aquellos donde no sería posible su supervivencia, debido principalmente a las características del componente freático.

OBJETIVO GENERAL

Describir la interacción existente entre las características del componente freático y la dinámica de acumulación de biomasa de grama Rhodes.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Cuantificar el efecto de la profundidad de la napa freática y la concentración salina sobre variables morfo-genéticas de grama Rhodes.

Describir el efecto que ejercen las plantas de grama Rhodes sobre parámetros de napa freática.

HIPÓTESIS

- 1- La principal variable que define la influencia de las napas freáticas sobre los cultivos es la profundidad. Napas freáticas demasiado profundas son inaccesibles y no ofrecen agua a los cultivos, napas freáticas muy superficiales generan anegamientos que limitan su productividad. H1: A profundidades de napa freática intermedias (entre 75 cm y 125 cm) se alcanzará la mayor tasa de crecimiento y acumulación de biomasa aérea de grama Rhodes. Adicionalmente, profundidades de napa freática extremas (entre 25 cm y 75 cm y entre 125 cm y 225 cm) incrementarán la mortandad de individuos de la especie.

- 2- Ante una baja disponibilidad hídrica en el suelo, las raíces de algunas especies vegetales son capaces de sostener su crecimiento y explorar capas de suelo más profundas y así mantener el aprovisionamiento de agua y nutrientes. H2: Se encontrará una relación directa entre la profundidad de napa freática y la profundidad de exploración radical de grama Rhodes.

- 3- La elevada salinidad limita los efectos beneficiosos e incrementa los efectos perjudiciales de las napas freáticas sobre las plantas dependiendo de su tolerancia. H3: Un alto contenido de sales en la napa freática tendrá un efecto negativo sobre la tasa de crecimiento y acumulación de biomasa aérea de grama Rhodes, cuando ésta se encuentre cercana a la superficie y neutro cuando se encuentre a mayor profundidad.

- 4- La absorción de agua subterránea y la exclusión de sales por parte de las raíces pueden aumentar la salinidad de la napa freática. H4: Incrementos en el consumo de agua por parte de plantas de grama Rhodes aumentará la concentración de sales en la napa freática.

MATERIALES Y MÉTODOS

SITIO Y MATERIAL EXPERIMENTAL

El ensayo se realizó en condiciones semi-controladas dentro de un invernáculo en la Estación Experimental Agropecuaria INTA Marcos Juárez (32°43'S - 62°06'W) entre el 28 de marzo y el 12 de mayo de 2011. La temperatura media diaria promedio del período de evaluación fue 22,7 °C (Fig. 2.1), mientras que la heliofanía efectiva diaria promedio presentó un valor de 7,7 horas.

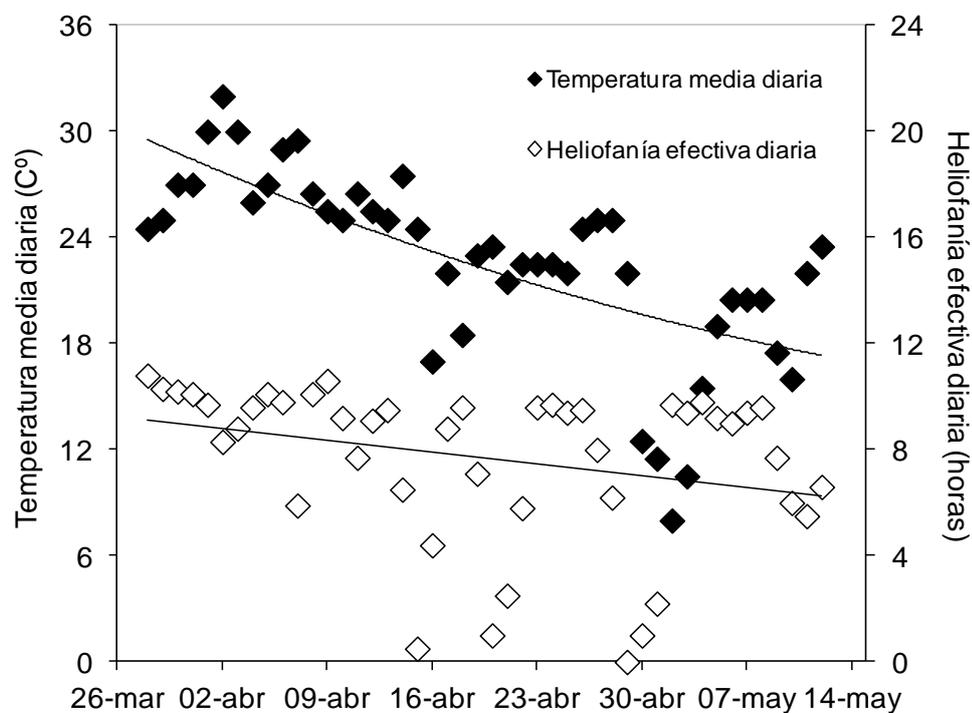


Fig. 2.1 Temperatura media diaria (°C) y heliofanía efectiva diaria (horas) registradas entre el 28 de marzo y el 12 de mayo de 2011.

TRATAMIENTOS Y DISEÑO EXPERIMENTAL

El ensayo se realizó en macetas bajo invernáculo utilizando plantas individuales de grama Rhodes del cultivar Topcut. Las macetas (tubos plásticos de PVC de 20 cm de

diámetro y 50, 100, 150, 200, y 250 cm de altura) se rellenaron con suelo Argiudol típico serie Marcos Juárez representando los diferentes horizontes del perfil, que se mezcló con arena (relación de volumen 3:1 suelo:arena), para reducir la alta capacidad de retención hídrica que presenta este suelo por sus características arcillo-limosas disminuyendo así la cantidad de mesoporos y aumentando los macroporos, con el objetivo de facilitar las mediciones de la fracción radical (Tabla 2.1). Posteriormente se trasplantaron plantas enteras de grama Rhodes de 2 años de edad desde parcelas de campo a las macetas, manteniéndolas un período de 60 días aproximadamente a capacidad de campo hasta el comienzo del ensayo con el objetivo de restablecer la capilaridad del sustrato, estabilizar el espacio poroso y permitir un nuevo crecimiento radicular. La superficie de cada maceta se cubrió con una capa de 4 cm de residuo vegetal seco para minimizar la evaporación.

Tabla 2.1 Características texturales de los distintos horizontes del perfil de suelo de la Serie Marcos Juárez en su composición natural (Serie MJ) y luego del agregado de 25% de arena (Serie MJ+25% arena).

Horizontes		Serie MJ	Serie MJ+25% arena
A (0-20 cm)	Arcilla (%)	25,1	20,1
	Limo (%)	68,9	55,1
	Arena (%)	6,0	24,8
B (20-80 cm)	Arcilla (%)	29,7	23,8
	Limo (%)	61,4	49,1
	Arena (%)	8,9	27,1
C (+ 80 cm)	Arcilla (%)	18,9	14,9
	Limo (%)	70,8	56,7
	Arena (%)	10,3	28,4

PROFUNDIDAD DE NAPA FREÁTICA

La simulación de napa freática se realizó mediante la inmersión de las macetas en baldes que contenían una columna de 25 cm de agua potable de red ($CE\ 1,4\ dS.m^{-1}$), o una solución salina, agregando al agua potable de red $10\ g.L^{-1}\ NaCl$ ($CE\ 20,5\ dS.m^{-1}$),

obteniendo 10 tratamientos, resultantes de la combinación factorial de cinco profundidades de napa freática: 25, 75, 125, 175 y 225 cm, y dos concentraciones salinas (Fig. 2.2).



Fig. 2.2 Ensayo al momento de imposición de los tratamientos y comienzo de mediciones.

La duración total del ensayo fue de 1082 °C días (71 días), período en el cual se realizaron mediciones semanales de contenido de agua del suelo con el propósito de identificar el momento en el cual gran parte del perfil se encontraba por debajo del PMP (aproximadamente 14% para la Serie de suelo Marcos Juárez), y así inferir que las plantas se encontraban consumiendo exclusivamente agua de napa freática. Las mediciones se llevaron a cabo a través de orificios realizados previamente en las macetas, los cuales se encontraban a lo largo de toda la columna a 30 cm de distancia entre sí. Inicialmente se

registró el peso húmedo de las muestras, las cuales luego se llevaron a estufa a 60 °C hasta peso constante para obtener el peso seco, y así obtener por diferencias de peso el contenido de agua del suelo.

Durante el período de ensayo se evaluó acumulación de biomasa en dos oportunidades. La primera fue a los 498 °C días (27 días), cuando las plantas habían consumido toda el agua del perfil de suelo (Fig. 2.3), y la segunda a los 584 °C días (44 días), período en el cual las plantas solamente adquirieron agua de la napa freática (Fig. 2.4), siendo este período el objeto del estudio. El diseño del experimento se realizó en bloques completamente aleatorizados (DBCA), donde cada tratamiento constó de 4 repeticiones.

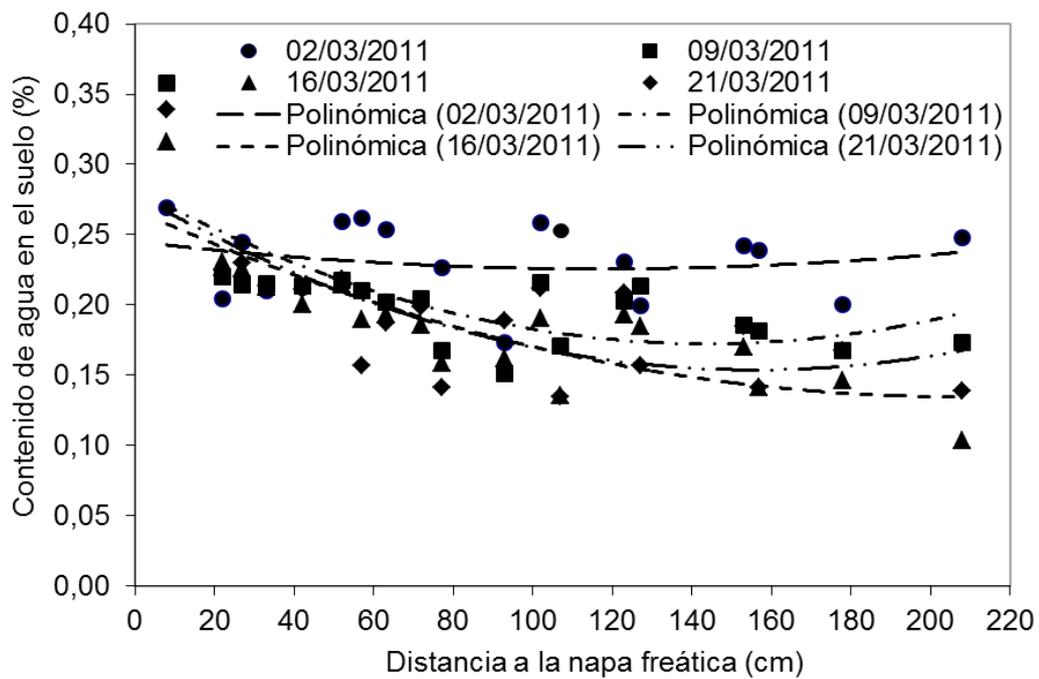


Fig. 2.3 Contenido de agua en el suelo (%) en función de la distancia a la napa freática (cm) registrada en cuatro momentos (02/03, 09/03, 19/03 y 21/03) durante el primer período de acumulación de biomasa.

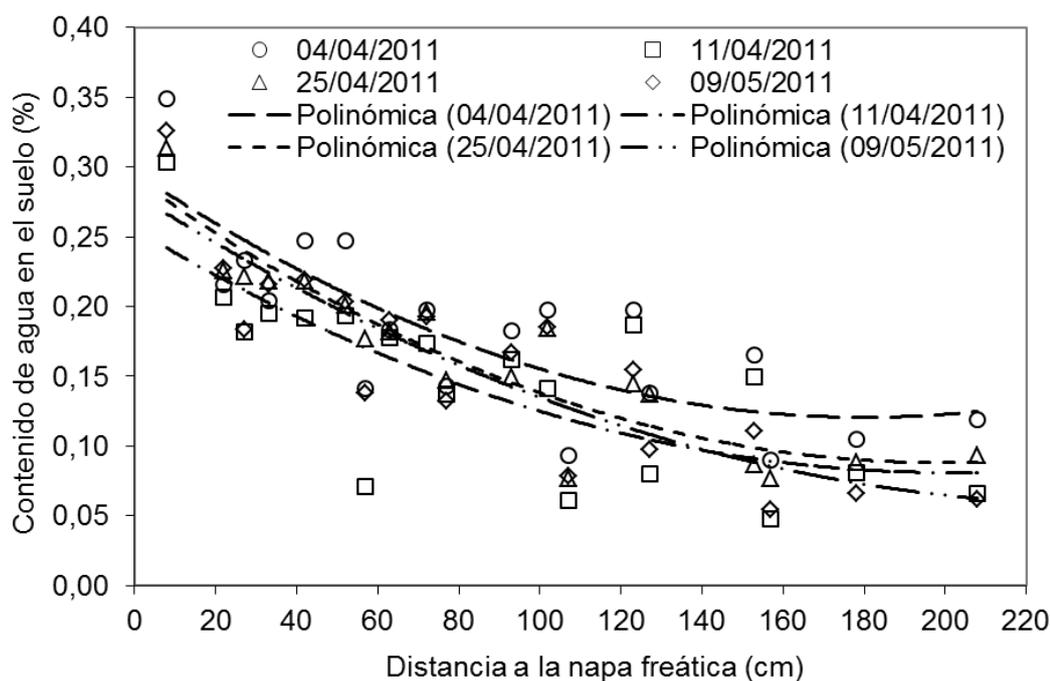


Fig. 2.4 Contenido de agua en el suelo (%) en función de la distancia a la napa freática (cm) registrada en cuatro momentos (04/04, 11/04, 25/04 y 09/05) durante el segundo período de acumulación de biomasa.

VARIABLES DE RESPUESTA

MEDIDAS EN LAS PLANTAS

NO DESTRUCTIVAS

-*Elongación foliar.* Se seleccionaron macollos representativos de cada tratamiento, se los marcó y cada tres días se midió la longitud de todas las láminas, para luego determinar las tasas de elongación foliar.

-*Demografía de macollos.* Se seleccionaron macollos representativos de cada tratamiento, se los marcó y cada tres días se midió la aparición y muerte de macollos.

DESTRUCTIVAS

-Biomasa acumulada. Se realizaron cortes de biomasa a una altura de 9 cm desde la superficie al finalizar cada período de acumulación (el primero fue a los 498 °C días (27 días) del inicio del ensayo y el segundo a los 584 °C días (44 días) posteriores al primer corte). La biomasa cosechada se llevó a estufa a 60 °C hasta peso constante.

-Componentes de la biomasa. La biomasa acumulada se separó en tres componentes: inflorescencias, macollos y estolones. Se contó el número de inflorescencias, macollos y estolones. En estos dos últimos se obtuvo el peso de vainas, tallos y láminas, y se estimó el peso total por individuo.

-Biomasa radical. Al finalizar el ensayo se cortaron las macetas longitudinalmente quedando las mismas divididas en dos mitades sin dañar la columna de tierra, luego se procedió a retirar una cara de las macetas y a extraer el sustrato por estratos (0 a 10 cm, 10 a 20 cm, 20 a 40 cm, 40 a 60 cm y 60 a 100 cm), despreciando el valor de raíces generadas inferior al metro de profundidad. El suelo se lavó con una mesa lavadora de corriente centrífuga para obtener la totalidad de las raíces de cada estrato, las cuales una vez extraídas se colocaron en un recipiente de 500 ml con una solución de agua y alcohol (10%) y se almacenaron a 4-5 °C. Luego las muestras se trasladaron al laboratorio de la Estación Experimental Agropecuaria INTA Balcarce donde se realizó el segundo lavado sobre un tamiz de 0,25 mm. Posteriormente, se colocaron en una bandeja transparente de 30 x 40 cm con una película de agua en su base y se extrajeron las impurezas restantes. Por último, la muestra se procesó en un escáner HP 1000 para luego realizar el análisis de las imágenes en el programa WinRhizo Pro 2007. A partir de este análisis se estimaron las siguientes variables: largo, superficie, volumen y densidad de raíces. Las muestras ya escaneadas se llevaron a estufa a 60 °C hasta peso constante para obtener el peso seco.

MEDIDAS EN LA NAPA FREÁTICA

-Conductividad eléctrica. Se realizó una medición de conductividad eléctrica del agua de napa al comienzo y a la finalización del ensayo utilizando un conductímetro Hana.

-Consumo de agua. Semanalmente se midió la cantidad de agua consumida por planta registrando el agua agregada a cada balde por medio de un recipiente graduado. Cabe destacar aquí que se pudo atribuir este consumo a la transpiración ya que la evaporación directa de las macetas se redujo a niveles despreciables a partir del agregado de una capa de residuo vegetal seco sobre la parte superior de la maceta alrededor de toda la planta.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Se utilizaron modelos lineales mixtos en SAS, contemplando la posible heterogeneidad de variancias para las variables biomasa total, aérea y radical, componentes de la biomasa aérea, porcentaje de raíces por estrato de suelo y conductividad eléctrica de napa freática, y teniendo en cuenta la correlación entre medidas repetidas en el tiempo para las variables elongación foliar y demografía de macollos. Para analizar las relaciones entre biomasa y consumo de agua y entre tasa de elongación y longitud foliar se utilizó regresión lineal simple por tratamiento. Para la comparación de medias se utilizó el test LSD Fisher ($P < 0,05$).

RESULTADOS

Previo a iniciar con el desarrollo de este capítulo, es importante aclarar que los tratamientos con influencia de napa freática cercana a la superficie (25 cm de profundidad), independientemente de su salinidad, presentaron un 50% de mortandad de plantas debido a efectos de anegamiento.

DEMOGRAFÍA DE MACOLLOS

El número de macollos se incrementó a partir de los 100 °C.día⁻¹ de acumulación térmica del primer crecimiento (Fig. 3.1A), presentando los tratamientos con napas no salinas de 25 cm de profundidad entre tres y diez veces más macollos que el resto de los tratamientos, manteniendo esas diferencias entre los 250 y los 500 °C.día⁻¹.

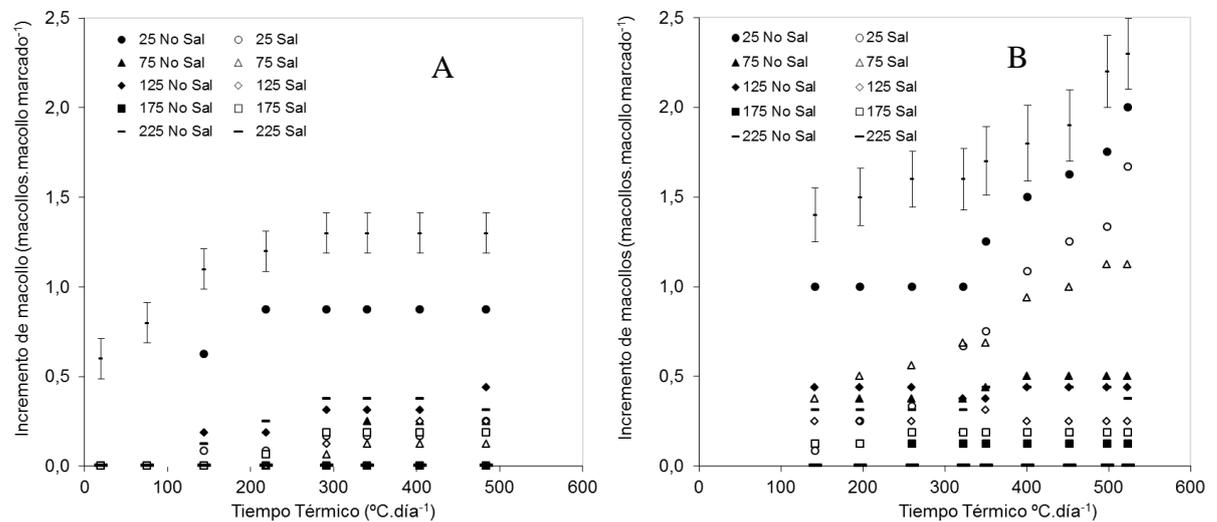


Fig. 3.1 A) Incremento de macollos (macollo.macollo marcado⁻¹) para el primer período de acumulación de biomasa, B) Incremento de macollos (macollo.macollo marcado⁻¹) para el segundo período de acumulación de biomasa de *Chloris gayana* (grama Rhodes) en función del tiempo térmico para distintas profundidades (25, 75, 125, 175 y 225 cm) y niveles de salinidad de napa freática (símbolos negros 1,4 dS.m⁻¹, símbolos blancos 20,5 dS.m⁻¹). Las barras verticales representan el error estándar de la media.

En el segundo período de acumulación, donde todas las plantas dependían exclusivamente de aporte de agua de napa, el número de macollos continuó incrementándose en tratamientos con napas más superficiales (25 y 75 cm) (Fig. 3.1B), llegando a duplicarse, en el caso de las napas no salinas, y a aumentar entre 5 y 6 veces en napas salinas durante dicho período.

Los datos presentados a continuación corresponden al segundo período de crecimiento en el que las plantas de grama Rhodes dependían exclusivamente del aporte de agua de napa freática.

DENSIDAD Y PESO DE MACOLLOS Y ESTOLONES

Las plantas que crecieron con napa a 25 cm de profundidad presentaron 3,3 veces más macollos que el resto de los tratamientos (Fig. 3.2A). Por otro lado, el tratamiento salino redujo la densidad de individuos a la mitad cuando la napa se encontró cercana a la superficie (25 a 75 cm), sin tener efectos negativos cuando esta se ubicaba a mayor profundidad.

En presencia de napas cercanas (25 y 75 cm) las plantas de grama Rhodes produjeron macollos que duplicaron en tamaño a los de los tratamientos con napas más profundas (Fig. 3.2B), mientras que el tamaño de macollos no difirió para los diferentes tenores salinos de la napa.

Las napas cercanas a la superficie (25 y 75 cm) también favorecieron la generación de estolones, hallando en promedio 7,7 veces mayor densidad respecto a las demás profundidades (Fig. 3.2C), mientras que los tratamientos no salinos presentaron 2,8 veces más estolones que los salinos, encontrando un comportamiento similar en el peso de los estolones, que a 25 cm de profundidad alcanzó valores 3,3 superiores a los de plantas en presencia de napas a 125, 175 y 225 cm (Fig. 3.2D), mientras que en los tratamientos no salinos se halló un peso de estolones un 66% superior respecto de los salinos.

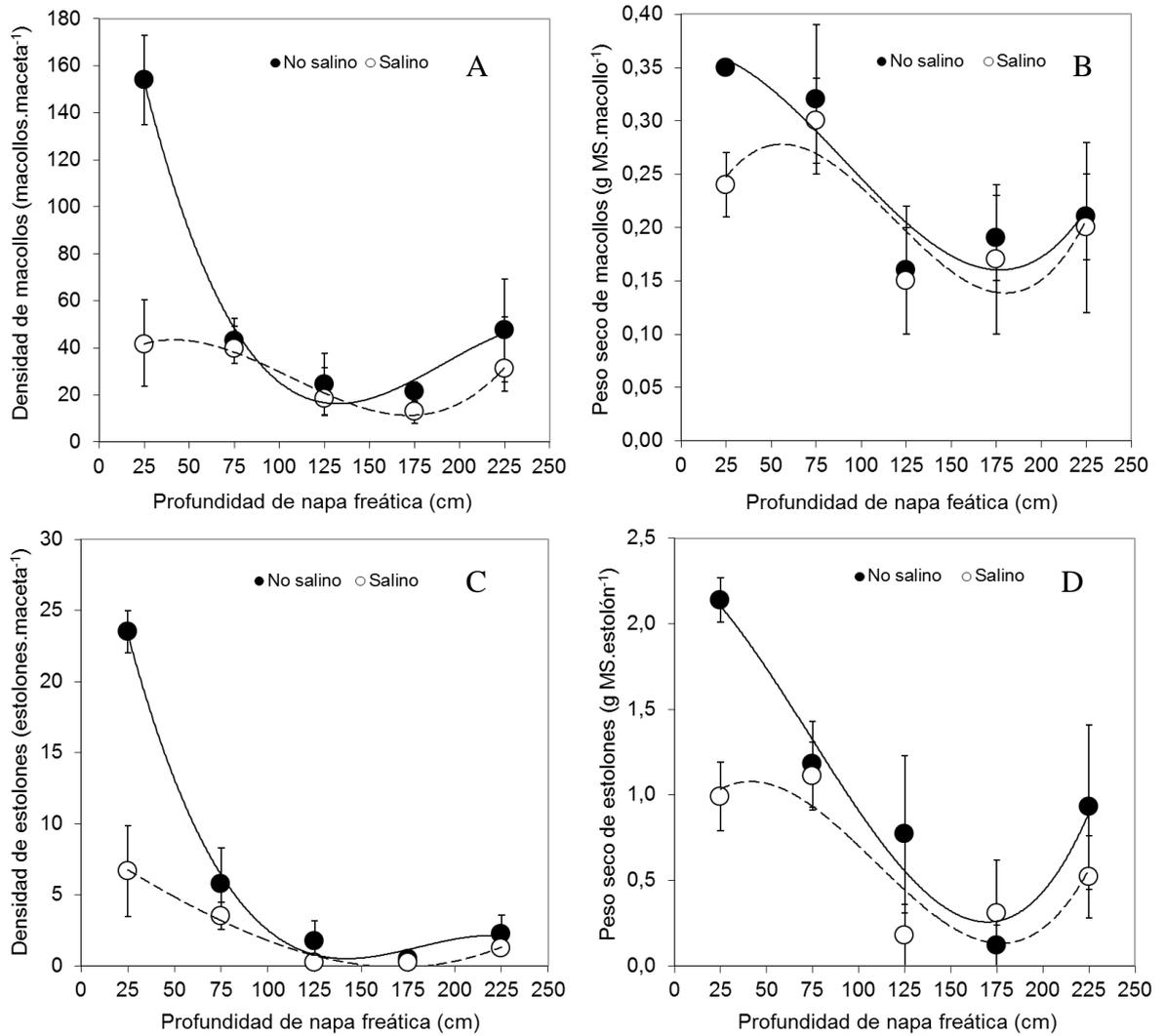


Fig. 3.2 A) Densidad de macollos (macollos.maceta⁻¹), B) Peso seco de macollos (g MS.macollo⁻¹) C) Densidad de estolones (estolones.maceta⁻¹), D) Peso seco de estolones (g MS.estolón⁻¹) de *Chloris gayana* (grama Rhodes) creciendo a distintas profundidades de napa freática (25, 75, 125, 175 y 225 cm) y niveles de salinidad de napa freática (puntos negros 1,4 dS.m⁻¹, puntos blancos 20,5 dS.m⁻¹). Las barras verticales representan el error estándar de la media.

ELONGACIÓN FOLIAR

A su vez, se observó que grama Rhodes en presencia de napas no salinas cercanas a la superficie (25 y 75 cm de profundidad) generó láminas con longitud entre un 25 y 50% superior que con napas salinas superficiales (25 y 75 cm) (Fig. 3.3), o de profundidades superiores a 75 cm independientemente del tenor salino. Así, los tratamientos no salinos

cercanos a la superficie (25 y 75 cm) mostraron tasas de elongación foliar (2 mm por cada °C) del doble y cuatro veces más en relación a aquellos salinos cercanos a la superficie y a los de napas más profundas (superiores a 75 cm) respectivamente, hasta estabilizarse aproximadamente a los 500 °C.día⁻¹ acumulados.

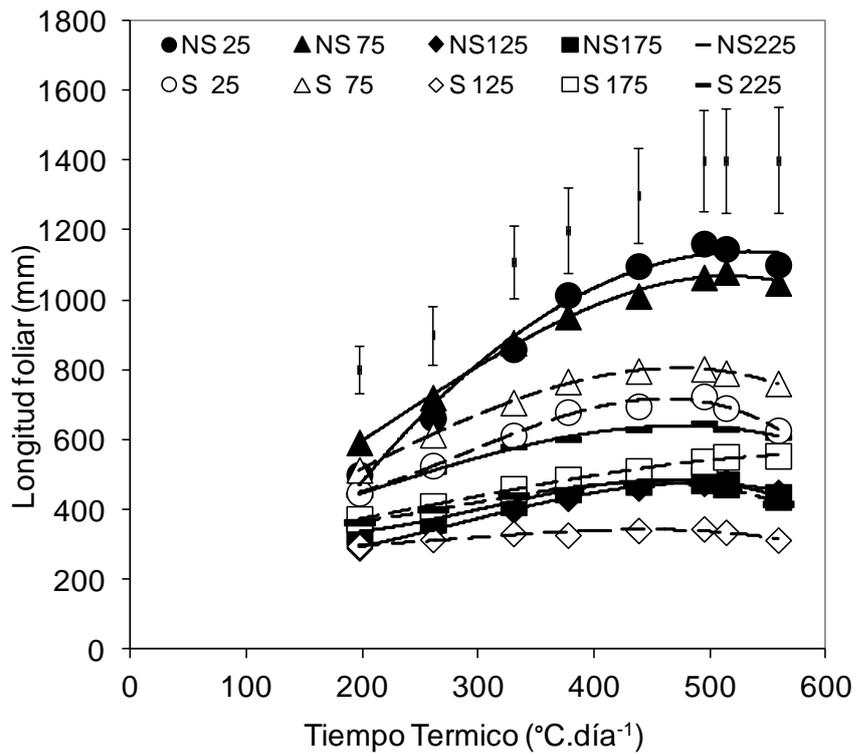


Fig. 3.3 Longitud foliar media (mm) en función del tiempo térmico, en plantas de *Chloris gayana* (grama Rhodes) creciendo con napas freáticas a distintas profundidades (25, 75, 125, 175 y 225 cm) y niveles de salinidad (símbolos negros 1,4 dS.m⁻¹, símbolos blancos 20,5 dS.m⁻¹). Las barras verticales representan el error estándar de la media.

Cuando analizamos la relación entre tasa de elongación y largo foliar, encontramos que en todos los tratamientos se produjo una disminución de la tasa de elongación foliar a medida que se incrementaba el largo foliar hasta aproximadamente los 450-500 °C.día⁻¹ (Fig. 3.4), deteniéndose el crecimiento, para posteriormente dar comienzo a la senescencia (presentando tasas de elongación foliar negativas). Observando que los tratamientos que presentaron tasas de elongación más altas tienden a concentrarse a la derecha y los de menores tasas a la izquierda, en asociación con la disponibilidad de recursos y/o la intensidad del estrés.

Las plantas que crecieron con napas cercanas a la superficie (25 cm) y no salinas registraron valores iniciales de tasa de elongación y largo foliar que duplicaron a las que crecieron con napas salinas de 25 cm y a las de 75 cm salinas y no salinas, cuadruplicando al promedio de los tratamientos restantes para tasa de elongación foliar al inicio del crecimiento, alcanzando los tratamientos no salinos de 25 y 75 cm, en el momento donde se logra la máxima longitud foliar (500°Cd), 2,4 y 9 veces mayores longitudes y tasas de elongación foliar respectivamente, que el resto de los tratamientos.

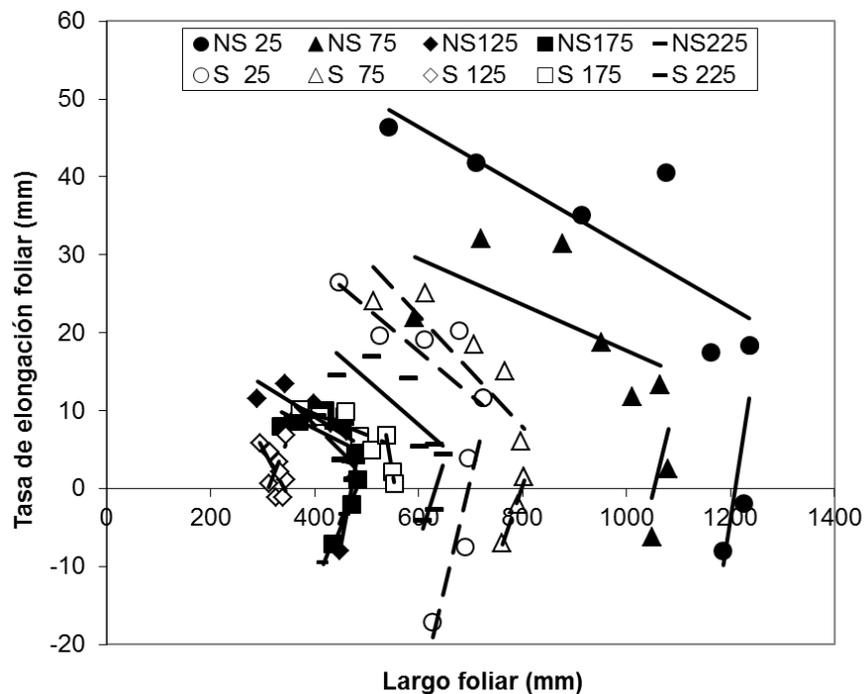


Fig. 3.4 Tasa de elongación foliar (mm.día⁻¹) en función del largo foliar (mm) para plantas creciendo a expensas de napas de diferentes profundidades (25, 75, 125, 175 y 225 cm) y concentraciones salinas (símbolos negros 1,4 dS.m⁻¹, símbolos blancos 20,5 dS.m⁻¹).

BIOMASA

Se observó que las plantas que se encontraban en presencia de napas freáticas cercanas a la superficie (25 cm de profundidad) de bajo tenor salino (1,4 dS.m⁻¹) mostraron las máximas tasas de crecimiento, produciendo cinco veces más biomasa que el resto de los tratamientos (Fig. 3.5). La presencia de napas freáticas salinas a profundidades mayores

a 75 cm no afectó significativamente el crecimiento de las plantas de grama Rhodes, mostrando un efecto neutro de la napa sobre la especie a estas profundidades.

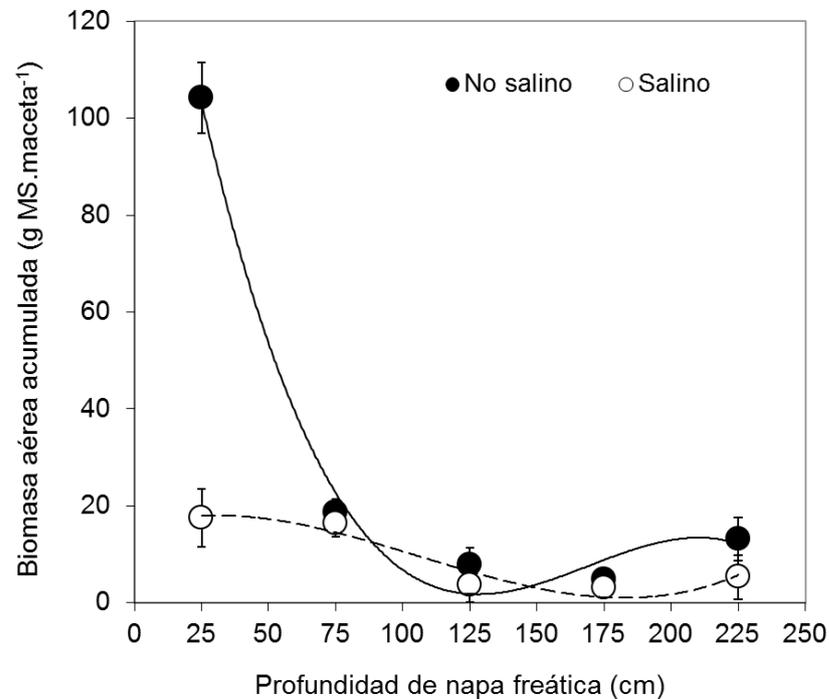


Fig. 3.5 Biomasa aérea acumulada (g MS.pot⁻¹) de *Chloris gayana* (grama Rhodes) creciendo con napa a distintas profundidades (25, 75, 125, 175 y 225 cm) y niveles de salinidad (puntos negros 1,4 dS.m⁻¹, puntos blancos 20,5 dS.m⁻¹). Las barras verticales representan el error estándar de la media.

Respecto del crecimiento radical hasta el metro de profundidad, se pudo observar que la relación parte aérea-raíz fue disminuyendo a medida que aumentaba la profundidad del componente freático (Fig. 3.6) siendo esta caída más pronunciada en presencia de napas salinas.

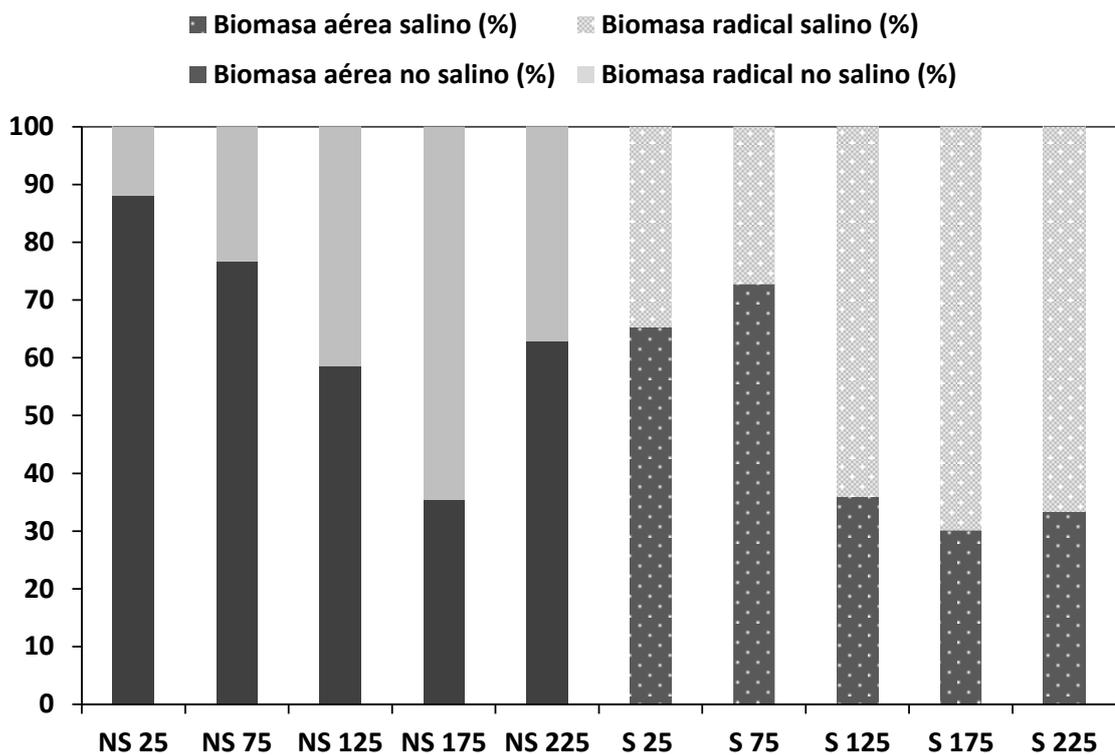


Fig. 3.6 Efecto de las distintas profundidades (25, 75, 125, 175 y 225 cm) y niveles de salinidad (NS 1,4 dS.m⁻¹, S 20,5 dS.m⁻¹) de la napa freática sobre la partición a biomasa aérea y biomasa radical de *Chloris gayana* (grama Rhodes).

Adicionalmente se encontró que en todos los tratamientos las plantas concentraron el mayor porcentaje de raíces en el estrato 0-10 cm, con valores que en promedio superaban el 70% (Tabla 3.1). Solo en el estrato 10-20 cm se observaron diferencias entre tratamientos, donde las plantas que crecieron con napas no salinas a 25 cm de profundidad presentaron porcentajes un 50 % superiores a aquellas que se encontraban con napas salinas a 25 cm y quintuplicaron al promedio del resto de los tratamientos.

Vale destacar que en el último estrato (60-100 cm), se observó un mayor porcentaje de raíces a medida que se incrementó la profundidad de napa, independientemente de la salinidad del componente freático.

Tabla 3.1 Distribución de la biomasa radical (%) para distintos estratos de suelo (0-10, 10-20, 20-40, 40-60 y 60-100 cm) en plantas de *Chloris gayana* (grama Rhodes) creciendo a expensas de napas de distintas profundidades (25, 75, 125, 175 y 225 cm) y niveles de salinidad (No sal 1,4 dS.m⁻¹, Sal 20,5 dS.m⁻¹).

Tratamiento	0-10 cm	10-20 cm	20-40 cm	40-60 cm	60-100 cm	
No sal	25	57,62	30,62	11,75		
	75	75,46	9,78	11,51	2,78	0,47
	125	71,40	6,26	11,11	6,26	4,98
	175	80,84	5,14	5,75	3,40	4,88
	225	73,26	5,06	9,37	6,83	5,48
Sal	25	75,34	19,64	5,03		
	75	74,07	8,60	12,98	3,49	0,87
	125	71,84	4,33	8,89	9,12	5,82
	175	81,38	5,52	8,97	3,07	1,07
	225	74,27	5,29	3,18	11,27	6,00

En cuanto a la densidad de raíces, en los estratos 0-10 y 10-20 cm las plantas crecidas sobre napas no salinas mostraron, a la profundidad 25 cm, valores 2,5 y 5 veces superiores al promedio del resto de los tratamientos (Fig. 3.7A), sin registrarse diferencias entre tratamientos en los estratos mas profundos (20-40, 40-60 y 60-100 cm). Por el contrario, en las crecidas sobre napas salinas sólo se hallaron diferencias asociadas a las profundidades de napa en el estrato 10-20 cm donde las plantas que se encontraban con napas a 25 cm de profundidad duplicaron en densidad de raíces al promedio del resto (Fig. 3.7B). En el análisis general de ambas figuras, se observa una mayor densidad de raíces del tratamiento de 25 cm no salino respecto de los demás tratamientos para los estratos superiores (0-10 y 10-20 cm), duplicando aproximadamente la densidad observada con napa salina, existiendo en los estratos inferiores una abrupta disminución de la densidad de raíces donde no se registran diferencias. Vale mencionar que en los tratamientos de napas salinas y no salinas a profundidades superiores a 75 cm no se hallaron diferencias en la densidad a lo largo de todo el perfil.

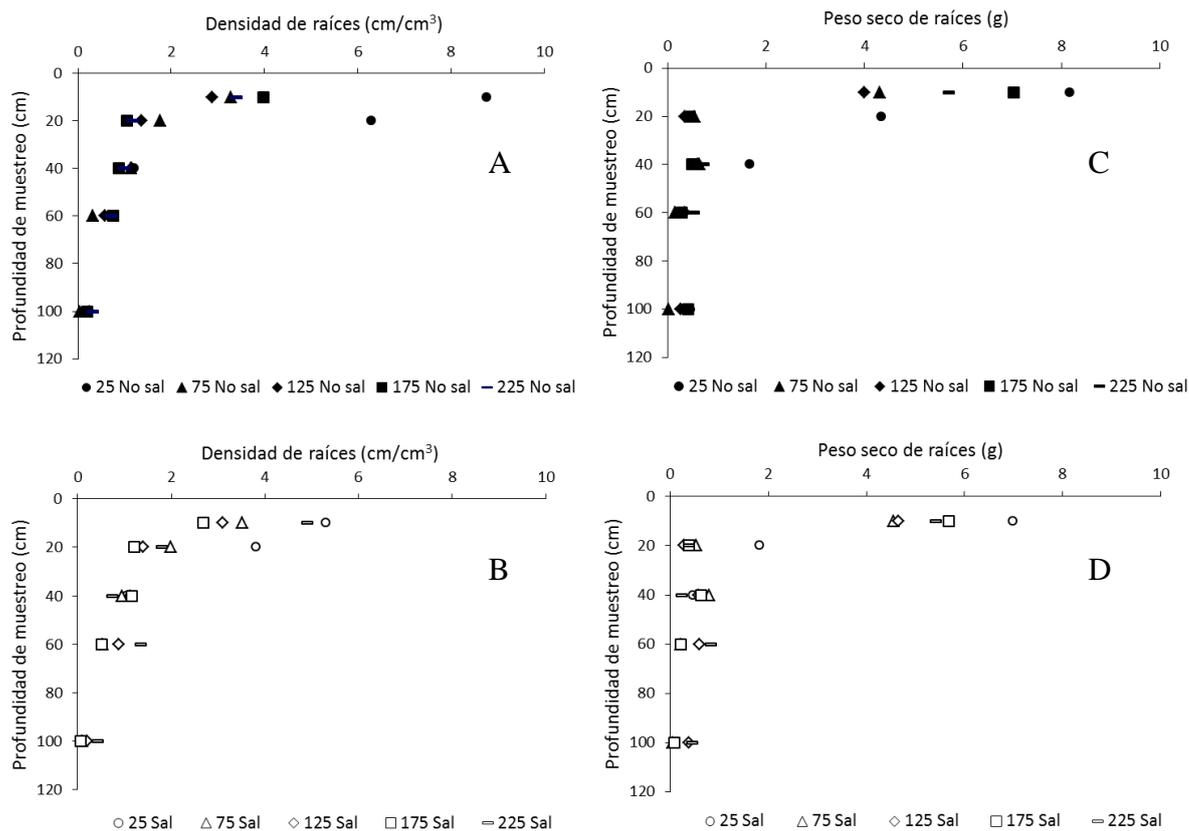


Fig. 3.7 A) Densidad de raíces ($\text{cm raíz}/\text{cm}^3$ suelo) de tratamientos no salinos, B) Densidad de raíces ($\text{cm raíz}/\text{cm}^3$ suelo) de tratamientos salinos C) Peso seco de raíces (gr) de tratamientos no salinos, D) Peso seco de raíces (gr) de tratamientos salinos de *Chloris gayana* (grama Rhodes) para distintos estratos de suelo (0-10, 10-20, 20-40, 40-60 y 60-100 cm) creciendo a diferentes profundidades de napa freática (25, 75, 125, 175 y 225 cm).

En el caso del peso seco de raíces, al igual que en densidad, el estrato 0-10 cm es el que presentó los mayores valores de biomasa radical, quintuplicando en peso al resto de los estratos. En este estrato superficial no se hallaron diferencias entre tratamientos para la biomasa radical.

Hacia profundidad (10-20 y 20-40 cm), el tratamiento no salino a 25 cm de profundidad produjo 10 y 4 veces más biomasa radical que el promedio del resto de los tratamientos con napa no salina, para cada una de los estratos mencionados, respectivamente (Fig. 3.7C).

En cuanto a los tratamientos salinos, se observó para el estrato 10-20 cm, que a la profundidad de napa 25 cm se cuadruplicó el peso de raíces con respecto a las demás profundidades (Fig. 3.7D). Mientras que en la comparación general de tratamientos, sólo el estrato 10-20 cm en la profundidad 25 cm mostró diferencias, en donde la biomasa radical de las plantas bajo influencia de napa no salina fue 2,3 veces más pesada que la de las plantas creciendo con napas salinas.

Además en el tratamiento no salino de 25 cm de profundidad de napa se produjeron en promedio un 50% más de raíces finas que el tratamiento salino de 25 cm de profundidad y tres veces más que los demás tratamientos (Fig. 3.8), no encontrando diferencias entre los mismos en raíces de mayor diámetro.

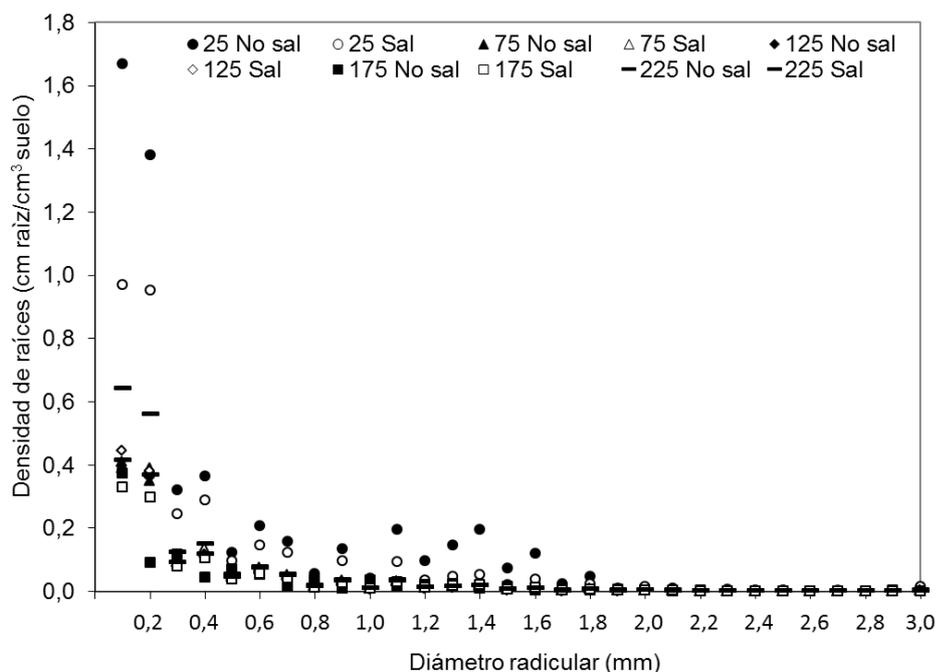


Fig. 3.8 Densidad de raíces (cm raíz/cm³ suelo) de plantas de *Chloris gayana* (grama Rhodes) en función del diámetro radicular para distintas profundidades (25, 75, 125, 175 y 225 cm) y niveles de salinidad de napa freática (símbolos negros 1,4 dS.m⁻¹, símbolos blancos 20,5 dS.m⁻¹).

CONSUMO Y EFICIENCIA DE USO DE AGUA DE NAPA FREÁTICA

En consumo de agua se destacaron las plantas que tuvieron influencia de napas no salinas a 25 cm de profundidad, presentando consumos que quintuplicaron al promedio del resto de los tratamientos (Fig. 3.9).

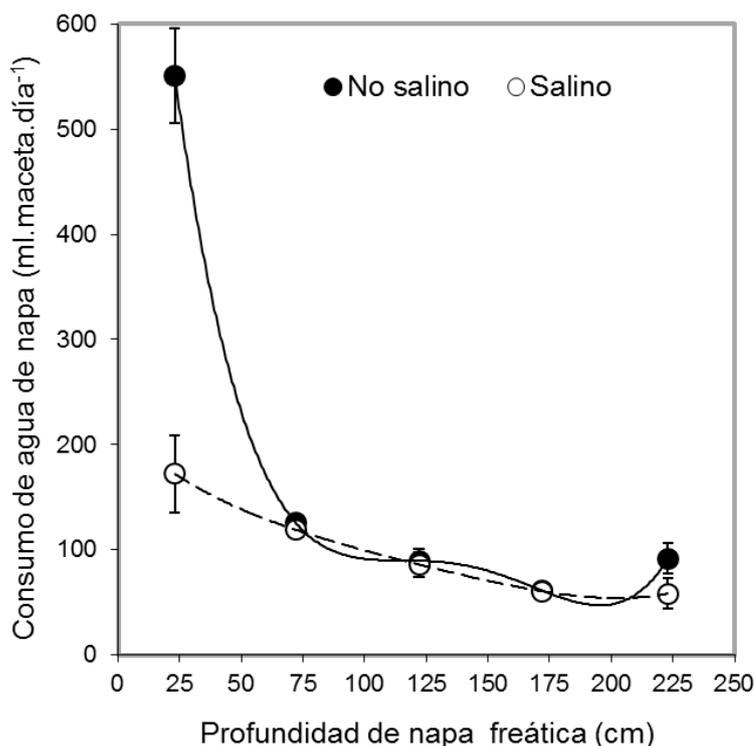


Fig. 3.9 Consumo de agua (ml.maceta.día⁻¹) de plantas de *Chloris gayana* (grama Rhodes) creciendo a distintas profundidades (25, 75, 125, 175 y 225 cm) y niveles de salinidad de napa freática (puntos negros 1,4 dS.m⁻¹, puntos blancos 20,5 dS.m⁻¹). Las barras verticales representan el error estándar de la media.

Adicionalmente grama Rhodes mostró una mayor eficiencia en el uso del agua de napas (EUAn) cuando ésta fue no salina, mostrando valores 30% superiores respecto de los hallados en los tratamientos con napas salinas, (Fig. 3.10). Se observó un incremento de 4,62 g MS de grama por cada litro de agua consumida por planta. Vale resaltar que las plantas que crecieron en ambientes con napa no salina consumieron en valores absolutos 3 veces más agua con la que alcanzaron producciones de biomasa 6 veces superiores que aquellos tratamientos que crecían sobre napas salinas.

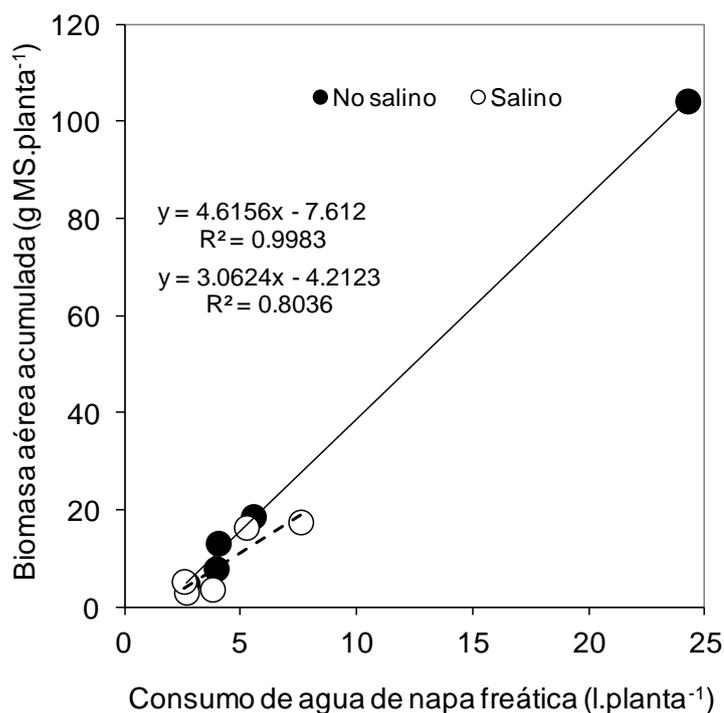


Fig. 3.10 Eficiencia de uso del agua de napa freática por *Chloris gayana* (grama Rhodes) para dos concentraciones salinas (puntos negros 1,4 dS.m⁻¹, puntos blancos 20,5 dS.m⁻¹).

CONDUCTIVIDAD ELÉCTRICA DE LA NAPA FREÁTICA

Por último, analizando el efecto de las plantas sobre el componente freático, se observó un incremento en la concentración salina de la napa en todos los tratamientos (Fig. 3.11), presentando las napas no salinas un aumento en la concentración salina que fue desde 0,4 a 2,4 dS.m⁻¹ durante el periodo de evaluación, observando un incremento de 2 puntos y en promedio la conductividad eléctrica final, fue 6 veces superior a la inicial, mientras que cuando las plantas crecieron con napas salinas provocaron que la conductividad eléctrica se incrementara de 17 a 24 dS.m⁻¹, observando un aumento de 7 dS.m⁻¹, o sea un 40% mayor respecto de la inicial.

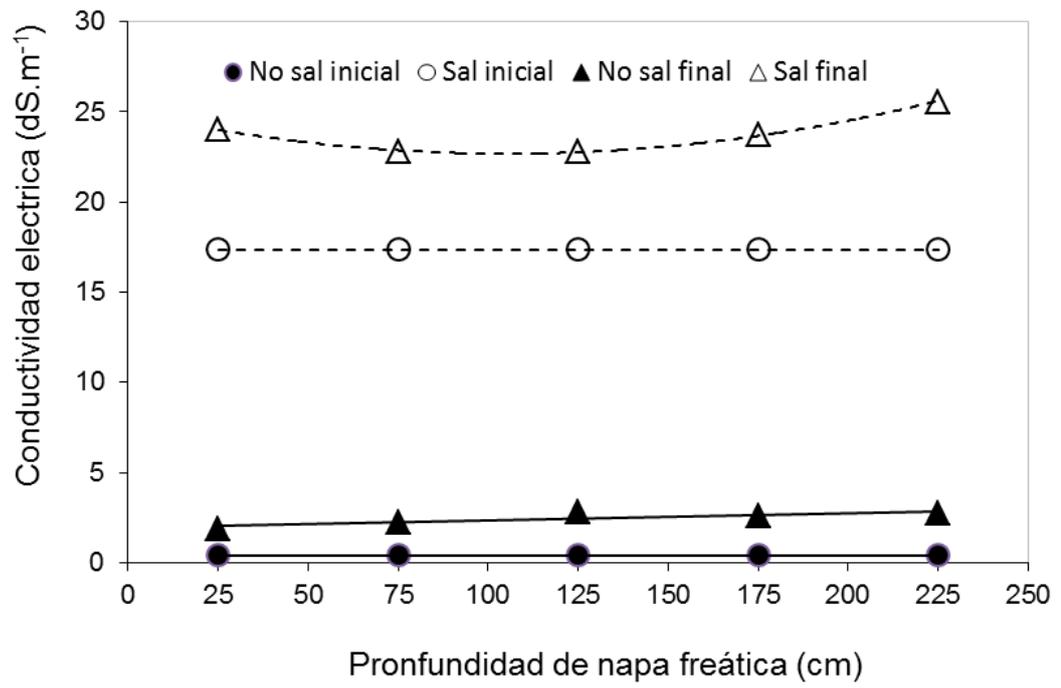


Fig. 3.11 Conductividad eléctrica inicial y final (dS.m⁻¹) para las distintas profundidades de napa freática (25, 75, 125, 175 y 225 cm).

DISCUSIÓN

El trabajo permitió identificar la existencia de la relación entre la profundidad y la salinidad de la napa freática, y la producción de biomasa de grama Rhodes. Si bien al igual que otras especies forrajeras, se registró una mortandad de plantas de un 50% en napas freáticas superficiales (Vignolio *et al.*, 1994), se observó que cuando dichas napas presentaban baja salinidad tanto la producción de biomasa como el consumo de agua de napa quintuplicaba a aquellas situaciones de mayor profundidad del componente freático (Fig. 3.5, 3.9 y 3.10), lo cual puede explicarse por una retroalimentación positiva en la interacción napa-suelo-planta, donde a partir de mayor cobertura viva y desarrollo de raíces se logra aumentar el consumo de agua, mejorar la aireación del suelo y disminuir el ascenso capilar de sales hacia superficie (Cisneros *et al.*, 2008).

Los componentes de rendimiento que mayor peso tuvieron en la biomasa acumulada, fueron la densidad de macollos y de estolones (Fig. 3.2A y 3.2C), mostrando los máximos valores con napas no salinas superficiales y disminuyendo en presencia de salinidad (Zeng *et al.*, 2001; Castillo *et al.*, 2007), o de estrés hídrico debido al nulo aporte de napas más profundas (Chaturvedi *et al.*, 1981, Assuero *et al.*, 2000). A su vez, el mayor número de macollos fue observado con napas superficiales, lo cual puede ser explicado por el aumento en la demografía de macollos registrado en dichos tratamientos (Fig. 3.1A y 3.1B), destacándose entre ellos las plantas que crecieron con napas no salinas cercanas a la superficie (25 cm), probablemente debido a una mayor disponibilidad hídrica (Begg and Turner, 1976), ya que tanto las plantas que crecieron con napas profundas, como las que lo hicieron con elevado tenor salino, destinaron sus esfuerzos a la absorción de agua no pudiendo afrontar el elevado costo energético que implica la generación de nuevos individuos (macollos y estolones) (Parsons, 1988).

Esto indica que si bien grama Rhodes se describe como una especie que presenta la capacidad de tolerar sales como una de sus características principales (Bogdan, 1969), ante la presencia de napas superficiales con alta concentración salina, tanto la producción de

biomasa, sus componentes, como el consumo de agua de napa sufren severas reducciones, hallando el potencial de producción de la especie en estos ambientes, en presencia de napas freáticas de bajo tenor salino y cercanas a la superficie, de forma similar a lo encontrado para otras gramíneas forrajeras (Mueller *et al.*, 2005), difiriendo de lo hallado para cultivos anuales (Nosetto *et al.*, 2009).

Las modificaciones anatómicas y morfológicas que se manifiestan en algunas especies, ante situaciones de estrés podrían explicar las respuestas observadas en grama Rhodes. Así, la tasa de elongación foliar se mostró afectada de forma negativa por napas salinas (Bernstein *et al.*, 1993, Passioura y Munns, 2000; Munns, 2002) y fue sensiblemente menor con el incremento de la profundidad de napa (Fig. 3.4), donde las plantas no habrían tenido la posibilidad de acceder al agua (Hsiao, 1973; Durand *et al.*, 1995; Frensch, 1997). Esto influyó directamente sobre la longitud foliar (Durand *et al.*, 1991), siendo las plantas que crecieron con napas cercanas a la superficie las que presentaron láminas más largas, lo cual se tradujo en mayor tamaño de macollos y por ende en mayor producción de biomasa (Begg and Turner, 1976).

Por otro lado, frente a deficiencias de oxígeno, provocadas por saturación de poros en el perfil de suelo, la especie puede incrementar el diámetro de las raíces y la presencia de aerénquima (Imaz *et al.*, 2012). Adicionalmente, las especies pueden mostrar otras vías de escape como el ajuste arquitectural existentes en los sistemas radicales, existiendo especies que tienden a concentrar la mayor parte de sus raíces en las capas más superficiales del suelo (Beale *et al.*, 1999; Craine *et al.*, 2002; Gonzalez-Dugo *et al.*, 2005; Durand *et al.*, 2009), mientras que otras presentan una mayor exploración (Pagés and Pellerin, 1994; Canadell *et al.*, 1996; Palta and Watt, 2009).

Así, para el caso de grama, se observó una concentración de raíces en los primeros 20 cm de suelo, superior al 80% tanto en densidad como en peso seco (Tabla 3.1), cuando las plantas crecieron con napas de 25 cm de profundidad, superando al resto de los tratamientos para ambas variables, siendo la única profundidad que mostro reducciones, tanto en densidad como en peso, ante la presencia de salinidad (Jenkins *et al.*, 2010) (Fig. 3.7A, 3.7B, 3.7C y 3.7D). Las plantas con influencia de napas no salinas a 25 cm de

profundidad produjeron un 50% más de raíces finas que las que crecían con napas salinas de 25 cm de profundidad y triplicaron a los demás tratamientos (Fig. 3.8), mostrando cierta plasticidad de la especie por adaptarse a napas superficiales/anegamientos temporarios, ya que las plantas podrían aumentar la transpiración de agua a partir del crecimiento del sistema radicular mediante un aumento en la generación de raíces finas (Bennett *et al.*, 2009). Por otro lado, cabe destacar el cambio en la relación biomasa aérea- biomasa radical (Fig. 3.6), observando que independientemente de la concentración salina del componente freático, en tratamientos con napas profundas, la porción radicular fue mayor a la aérea (Sharp *et al.*, 1988; Wu *et al.*, 1996), mostrando un mayor gasto energético de las plantas para obtener agua, hallando una relación contraria para napas superficiales.

Analizando el crecimiento radicular de diferentes especies (Pagés and Pellerin, 1994; Canadell *et al.*, 1996; Beale *et al.*, 1999; Craine *et al.*, 2002; Gonzalez-Dugo *et al.*, 2005; Durand *et al.*, 2009; Palta and Watt, 2009), y a la información obtenida en el ensayo, encontramos una relación positiva entre la profundidad máxima de exploración radicular y la profundidad óptima de napa con la cual se obtienen rendimientos potenciales para diferentes forrajeras y cultivos anuales (Fig. 4.1). A pesar de hallar esta generalidad, en grama algunas plantas presentaron activo crecimiento aéreo en ambientes con napas profundas (125 y 225 cm), mostrando un posible acople con el componente freático.

Se observó en todos los casos que la profundidad óptima se encuentra en zona de presencia de raíces, destacando que los trabajos realizados en invernáculo presentan profundidades de napa óptima más cercana a la superficie que aquellos realizados a campo, depositando aquellos ensayos realizados en macetas, en promedio el 70% de la longitud final de su sistema radicular dentro de la napa, mientras que los ensayos hechos en condiciones de campo solo lo hacen en un 15%. Estas diferencias podrían estar asociadas a la presencia de flujos laterales que favorecen la recarga y descarga de agua, y a los procesos de humedecimiento y desecamiento que se manifiestan a campo en presencia de una napa fluctuante, los cuales no se dan en ensayos en macetas donde la profundidad de napa no se modifica durante el período de evaluación (Mueller *et al.*, 2005). Por ello, más allá de que el ensayo pueda colaborar con la comprensión de la interacción de la forrajera con la napa freática (disminuyendo la mortandad de individuos por anegamiento, y

favoreciendo la producción de biomasa), es de esperar que en condiciones de campo la profundidad óptima para grama Rhodes sea menos superficial que la encontrada en este trabajo realizado en condiciones semi-controladas (Mueller *et al.*, 2005).

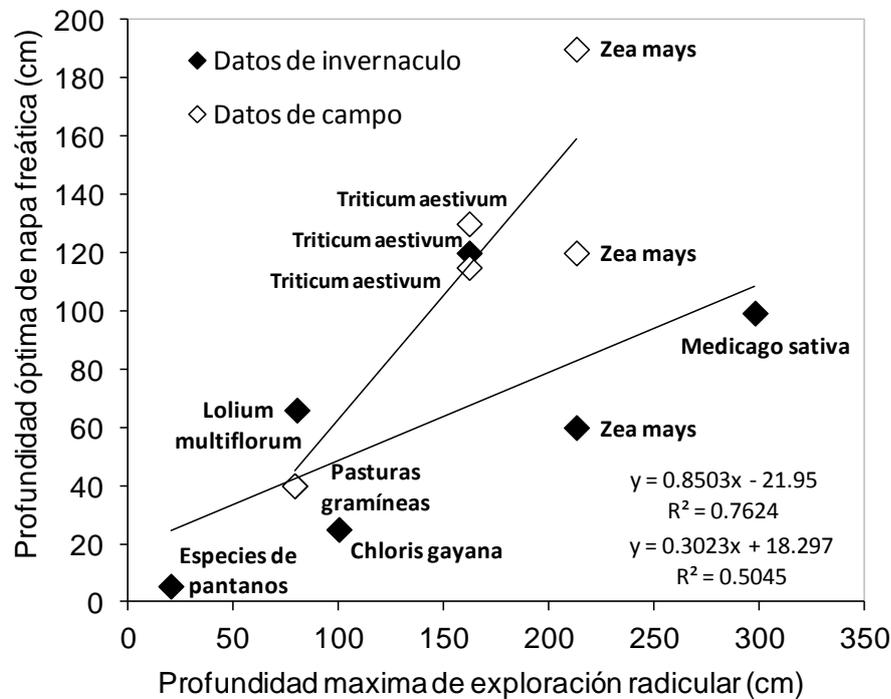


Fig. 4.1 Profundidad de napa freática óptima en función de la profundidad máxima de exploración radicular (cm) para diferentes especies (maíz, trigo, alfalfa, grama Rhodes, pasturas base gramíneas, especies de pantanos y raigrás) evaluadas en invernáculo (rombos negros) y a campo (rombos blancos).

Además, grama Rhodes provocó un aumento en la concentración salina de la napa freática tanto para el tratamiento salino como para el no salino (Jobbágy y Jackson, 2004) (Fig. 3.11), efecto que podría explicarse debido a mecanismos de exclusión de sales o consumos preferenciales de agua similares a lo encontrado en otras especies halófitas (Waisel and Pollak, 1969; Waisel, 1985; Moller *et al.*, 2009; Jha *et al.*, 2010), lo cual dejaría una napa con mayor tenor salino para otras especies e incluso llegar a ser contraproducente para esta gramínea a futuro.

Utilizar grama Rhodes en ambientes con presencia de napa freática de bajo tenor salino cercanas a la superficie, los cuales son comunes de encontrar en la región pampeana,

daría la oportunidad de hacer un uso más eficiente de cada paisaje creando un círculo virtuoso en condiciones de una alta fragilidad ambiental, ya que la especie permitiría una mayor infiltración debido a la presencia de raíces vivas, una disminución del ascenso capilar de la napa (mermando el aporte de sales hacia superficie) dado por un mayor consumo de agua, y favorecería también el lavado de sales obteniendo como resultado una mayor producción de biomasa (Cisneros *et al.*, 2008). Por el contrario en ambientes con napas superficiales de elevada salinidad, grama Rhodes lograría sobrevivir, pero sostendría consumos de agua y producciones de biomasa muy bajos, lo cual sugeriría que otras especies con mayor tolerancia a sales podrían obtener mejores resultados.

Por último, es importante destacar que en ambientes con napas freáticas profundas, ubicadas por debajo de los 75 cm, las contribuciones de la napa a la producción de biomasa de grama Rhodes podrían ser despreciables, efecto similar al encontrado en otras gramíneas forrajeras (Mueller *et al.*, 2005). Vale mencionar que más allá de no encontrarse beneficios sobre la biomasa producida con profundidades de napa superiores a los 75 cm no se pueden arrojar conclusiones firmes respecto a la supervivencia, ya que todas las plantas sobrevivieron a pesar de transcurrir más del 50% del periodo de ensayo (35 días aproximadamente) con un suelo por debajo del Punto de Marchitez Permanente (PMP) a profundidades donde la especie concentraba más del 90% de su sistema radical. Ello podría indicar que las raíces finas más profundas de grama Rhodes, habrían accedido a estratos con mayor contenido hídrico, siendo determinantes en la supervivencia de la especie (Craine *et al.*, 2002).

El manejo de la especie una vez establecida, podría ser crítico, ya que si bien un ambiente con napas superficiales de baja salinidad sería beneficioso para la misma, se presentaría como un problema al momento del aprovechamiento, debido a que frecuentemente se generaría una condición de falta de piso causado por la saturación del perfil, afectando los tiempos ideales de utilización (aproximadamente $500\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{día}^{-1}$), reduciendo la densidad de macollos, comprometiendo la calidad y la perennidad de la especie (Bertram y Chiacchiera, 2011). En consecuencia, grama Rhodes en presencia de napas freáticas de baja salinidad es una alternativa para estabilizar la producción de biomasa de los ambientes halo-hidromorficos de la región pampeana, contribuyendo con la

regulación de la hidrología y disminuyendo el riesgo de inundación de zonas bajas donde se acumula agua excedente de posiciones topográficas más altas, ajustando el manejo de la especie en función a dicho objetivo.

CONCLUSIONES

Gramma Rhodes es una especie que puede aprovechar los aportes de agua freática cuando esta se encuentra cercana a la superficie (menos de 75 cm), mostrando mayores tasas de crecimiento y producción de biomasa que si se localiza a mayor profundidad, siempre que la misma presente bajo tenor salino. La salinidad afectó negativamente a las plantas cuando la napa se encontraba cercana a la superficie y no influyó en el crecimiento de las mismas con napas de mayor profundidad. A su vez, ante la presencia de napas superficiales no salinas, grama se encuentra en una situación ambigua, donde por un lado se observan individuos que no toleran el anegamiento y mueren, y por otro, individuos que no solo sobreviven sino que quintuplican su producción respecto de aquellos que no disponen de esta fuente de agua, a partir de la densidad y peso de individuos (macollos y estolones).

La especie muestra una gran plasticidad, pudiendo utilizar el recurso hídrico de manera estratégica, siendo menos eficiente en el uso del agua, cuando este se encuentre ampliamente disponible (aumentando densidad de macollos y estolones) o muy conservadora ante la baja disponibilidad del mismo, mermando el número de macollos y la estolonización o disminuyendo el largo foliar, sin afectar la supervivencia en el corto y mediano plazo, regulando así el consumo hídrico en función de la disponibilidad, hasta que las condiciones ambientales se estabilicen. Dicha plasticidad también fue observada en el crecimiento radical, ya que si bien fueron las napas freáticas cercanas a la superficie (menores a 75 cm) las que generaron mayor biomasa radical, los incrementos en la profundidad del componente freático modificaron la relación parte aérea-radical, estimulando el crecimiento y cambiando la distribución de la biomasa radical de grama Rhodes hacia profundidad.

Por otro lado, el consumo de agua ejercido por las plantas de grama Rhodes incrementó la concentración salina de la napa freática, generando una situación que puede

llegar a ser contraproducente para la supervivencia futura de grama, como para la inclusión de otras especies a este tipo ambiente.

Esta información sería de utilidad para determinar los ambientes en los que grama podría utilizarse como una opción para expresar su máximo potencial productivo, cuestión que toma mayor relevancia en situaciones de halo-hidromorfismo en donde existe una gran heterogeneidad edafo-climática. Alternativas forrajeras orientadas a responder a las situaciones ambientales de cada lote o sector, capaces de maximizar la producción tanto aérea como radical, mejoran la infiltración, reducen la concentración de sales en superficie, y disminuyen los riesgos de inundaciones. Puede generarse así un círculo virtuoso que comienza con la correcta elección de la especie para cada situación.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Assuero S. G., Matthew C. and Kemp P. D. 2000. Morphological and physiological effects of water deficit and endophyte infection on contrasting tall fescue cultivars. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 43: 49-61.
- Barrett-Lennard E. G., Leighton P. D., Buwalda F., Gibbs J., Armstrong W., Thomson C. J. and Greenway H. 1988. Effects of growing wheat in hypoxic nutrient solutions and of subsequent transfer to aerated solutions. I. Growth and carbohydrate status of shoots and roots. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 585-598.
- Barrett-Lennard E. G. 2003. The interaction between waterlogging and salinity in higher plants: causes, consequences and implications. *Plant and Soil* 253: 35-54.
- Beale C. V., Morison J. I. L. and Long S. P. 1999. Water use efficiency of C4 perennial grasses in a temperate climate. *Agricultural and Forest Meteorology* 96:103-115.
- Begg L. and Turner N. C. 1976. Crop water deficit. *Advance Agronomy* 28: 161-217.
- Bennett S. J., Barrett-Lennard E. G. and Colmer T. D. 2009. Salinity and waterlogging as constraints to saltland pasture production: a review. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 129:349-360.
- Bernstein N., Silk W. K. and Läuchli A. 1993. Growth and development of sorghum leaves under conditions of NaCl stress. *Planta* 191: 433-439.
- Bertram N. A., Chiacchiera S., Elorriaga S., Sampaoli F., Salgado V. y Kloster A. M. 2010. Estrategias de fertilización nitrogenada en grama rhodes (*Chloris gayana*) en suelos halo-hidromorficos y ambiente templado. *Revista Argentina de Producción Animal*, Vol. 30, Supl. 1, 370-371.
- Bertram N. A. y Chiacchiera S. 2011. Los ambientes no agrícolas de la región centro y la potencialidad forrajera. Informe de actualización técnica N° 22. INTA Marcos Juárez.
- Bogdan A. 1969. Rhodes grass. *Herbage Abstracts* 39: 1-13.
- Bradford K. J. and Hsiao T. C. 1982. Stomatal Behavior and Water Relations of Waterlogged Tomato Plants. *Plant Physiology* 70: 1508-1513.
- Cannell R. Q., Belford R. K., Gales K., Thomson R. J. and Webster C. P. 1984. Effects of waterlogging and drought on winter wheat and winter barley grown on a clay and a sandy loam soil. I. Crop growth and yield. *Plant and Soil* 80: 53-66.
- Canadell J., Jackson R. B., Ehleringer J. R., Mooney H. A., Sala O. E. and Schulze E. D. 1996. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* 108: 583-595.
- Castillo E. G., Tuong T. P., Ismail A. M. and Inubushi K. 2007. Response to Salinity in Rice: Comparative Effects of Osmotic and Ionic Stresses. *Plant Production Science* 10: 159-170.
- Chaturvedi G. S., Aggarwal P. K., Singh A. K., Joshi M. G. and Sinha S. K. 1981. Effect of irrigation on tillering in wheat, triticale and barley in a water-limited environment. *Irrigation Science* Vol. 2 N° 4, 225-235.
- Cisneros J. M., Cantero J. J. y Cantero A. G. 1998. Vegetation, soil hydrophysical properties, and grazing relationships in saline-sodic soils of Argentina. *Canadian Journal of Soil Science* 79: 399-409.

- Cisneros J. M., Degioanni A., Cantero A. y Cantero J. J. 2008. Caracterización y manejo de suelos salinos en el Área Pampeana Central. En: La salinización de suelos en la Argentina: su impacto en la producción agropecuaria. Taleisnik E., Grunberg K. y Santa Maria G. (eds). EDUCC, Córdoba, Argentina, 118 pp. Pp 17-46.
- Craine J. M., Wedin D. A., Chapin F. S. III and Reich P. B. 2002. Relationship between the structure of root systems and resource use for 11 North American grassland plants. *Plant Ecology* 165: 85–100.
- Durand J. L., Varlet-Grancher C., Lemaire G., Gastal F. and Moulia B. 1991. Carbon partitioning in forage crops, *Acta Biotheoretica* 39: 213–224.
- Durand J. L., Onillon B., Schnyder H. and Rademacher I. 1995. Drought effects on cellular and spatial parameters of leaf growth in tall fescue. *Journal of Experimental Botany* Vol. 46 N° 290, 1147-1155.
- Durand J. L., Gonzalez-Dugo V. and Gastal F. 2009. How much do water deficits alter the nitrogen nutrition status of forage crops? *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 88: 231–243.
- FAO. 2011. Grassland species profiles. *Chloris gayana* Kunth. Publicado en internet, disponible en <http://www.fao.org/ag/AGP/AGPC/doc/GBASE/data/Pf000199.HTM> Activo Diciembre 2011.
- Frensch J. 1997. Primary responses of root and leaf elongation to water deficits in the atmosphere and soil solution. *Journal of Experimental Botany* Vol. 48 N° 430, 985-999.
- Gonzalez-Dugo V., Durand J. L., Gastal F. and Picon-Cochard C. 2005. Short-term response of the nitrogen nutrition status of tall fescue and Italian ryegrass swards under water deficit. *Australian Journal of Agricultural Research* 56: 1269–1276.
- Gorgas J. y Bustos M. 2008. Dinámica y evaluación de los suelos de Córdoba con problemas de drenaje, salinidad y alcalinidad. En: La salinización de suelos en la Argentina: su impacto en la producción agropecuaria. Taleisnik E., Grunberg K. y Santa Maria G. (eds). EDUCC, Córdoba, Argentina, 118 pp. Pp 17-46.
- Hsiao T. C. 1973. Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology* 24: 519-570.
- Imaz J.A., Giménez D. O., Grimoldi A. A., Striker G. G. 2012. The effects of submergence on anatomical, morphological and biomass allocation responses of tropical grasses *Chloris gayana* and *Panicum coloratum* at seedling stage. *Crop and Pasture Science* 63: 1145–1155.
- Jenkins S., Barrett-Lennard E. G. and Rengel Z. 2010. Impacts of waterlogging and salinity on puccinellia (*Puccinellia ciliata*) and tall wheatgrass (*Thinopyrum ponticum*): zonation on saltland with a shallow water-table, plant growth, and Na⁺ and K⁺ concentrations in the leaves. *Plant Soil* 329: 91–104.
- Jha D., Shirley N., Tester M. and Roy S. J. 2010. Variation in salinity tolerance and shoot sodium accumulation in *Arabidopsis* ecotypes linked to differences in the neutral expression levels of transporters involved in sodium transport. *Plant, Cell and Environment* 33: 793-804.
- Jobbágy E. G. and Jackson R. B. 2004. Groundwater use and salinization with grassland afforestation. *Global Change Biology* 10, 1299–1312.
- Jobbágy E. G., Nosetto M. D., Santoni C. y Baldi G. 2008. El desafío eco-hidrológico de las transiciones entre sistemas leñosos y herbáceos en la Llanura Chaco-pampeana. *Ecología Austral* 18: 305-322.

- Lavado R. S. y Taboada M. A. 2009. Los procesos de salinización globales y específicos de la pampa húmeda. En Resúmenes Primer Congreso de la Red Argentina de salinidad, Córdoba, Argentina. Pp. 11.
- Moller I. S., Gilliam M., Jha D., Mayo G. M., Roy S. J., Coates J. C., Haseloff J. and Tester M. 2009. Shoot Na⁺ exclusion and increased salinity tolerance engineered by cell type-specific alteration of Na⁺ transport of *Arabidopsis*. *The Plant Cell* 21: 2163-2178.
- Mueller L., Behrendt A., Schalitz G. and Schindler U. 2005. Above ground biomass and water use efficiency of crops at shallow water tables in a temperate climate. *Agricultural Water Management* 75:117–136.
- Munns R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment* 25: 239-250.
- Narain P., Singh N. K., Sindhwal N. S. and Joshie P. 1998. Water balance and water use efficiency of different land uses in western Himalayan valley region. *Agricultural Water Management* 37: 225-240.
- Nosetto M. D., Jobbágy E. G., Jackson R. B. and Sznaider G. A. 2009. Reciprocal influence of crops and shallow ground water in sandy landscapes of the Inland Pampas. *Field Crops Research* 113: 138–148.
- Pagés L. and Pellerin S. 1994. Evaluation of parameters describing the root system architecture of field grown maize plants (*Zea mays* L.). *Plant and Soil* 164: 169–176.
- Palta J. A. and Watt M. 2009. Crop roots systems form and function: improving the capture of water and nutrients with vigorous root systems. In ‘Crop physiology: applications for genetic improvement and agronomy’. Sadras V. and Calderini D. (Eds) Academic Press: San Diego, CA. Pp. 309–325.
- Parsons A. J. 1988. The effect of season and management on the growth of grass sward. In: *The grass crop: The physiological basis of production*. Jones M. B. and Lazenby A. (Ed). Chapman and Hall. Pp. 129-178.
- Passioura J. B. and Munns R. 2000. Rapid environmental changes that affect leaf water status induce transient surges or pauses in leaf expansion rate. *Australian Journal of Plant Physiology* 27: 941-948.
- Pérez H., Bravo S., Ongaro V., Castagnaro A., García Seffino L. and Taleisnik E. 1999. *Chloris gayana* cultivars: RAPD polymorphism and field performance under salinity. *Grass and Forage Science* 54: 289-296.
- Priano L. J. y Pilatti M. A. 1989. Tolerancia a la salinidad de forrajeras cultivadas. *Ciencia del Suelo*. Vol. 7 N° 1-2.
- Scanlon B. R., Reedy R. C., Stonestrom D. A., Prudic D. E. and Dennehy K. F. 2005. Impact of land use and land cover change on groundwater recharge and quality in the southwestern US. *Global Change Biology* 11: 1577-1593.
- Sharma D. P. and Swarup A. 1989. Effects of short-tern waterlogging on growth yield and nutrient composition of wheat in alkaline soils. *The Journal of Agricultural Science* 112: 191-197.
- Sharp R. E., Silk W. K. and Hsiao T. C. 1988. Growth of the Maize Primary Root at Low Water Potentials. *Plant Physiology* 87: 50-57.
- Taboada M. A., Rubio G., Lavado R. 1998. The deterioration of tall wheatgrass pastures on saline sodic soils. *Range Management* 51: 241–246.
- Taleisnik E., Peyrano G. and Arias C. 1997. Response of *Chloris gayana* cultivars to salinity. *Tropical Grasslands Volume* 31: 232–240.

- Vignolio O. R., Maceira N. O., Fernández O. N. 1994. Efectos del anegamiento en invierno y verano sobre el crecimiento y la supervivencia de *Lotus tenuis* y *Lotus corniculatus*. *Ecología Austral* 4: 19–28.
- Waisel Y. and Pollak G. 1969. Estimation of water stresses in the active root zone of some native halophytes in Israel. *Journal of Ecology* 57: 789-794.
- Waisel Y. 1985. The stimulating effects of NaCl on root growth of Rhodes grass (*Chloris gayana*). *Plant Physiology* 64: 519-522.
- Wu Y., Sharp R. E., Durachko D. M. and Cosgrove D. J. 1996. Growth maintenance of the maize primary root at low water potentials involves increases in cell-wall extension properties, expansin activity, and wall susceptibility to expansions. *Plant Physiology* 111: 765–772.
- Zeng L., Shannon M. C. and Lesch S. M. 2001. Timing of salinity stress affects rice growth and yield components. *Agricultural Water Management* 48: 191-206.