

**RESPUESTA DE AGROPIRO ALARGADO A DIFERENTES NIVELES DE
INUNDACIÓN DURANTE ETAPAS TEMPRANAS DE DESARROLLO**

MARÍA DEL ROSARIO ITURRALDE ELORTEGUI

**Trabajo de tesis presentado como requisito parcial para optar al título de
MAGISTER SCIENTIAE EN PRODUCCIÓN ANIMAL**

**PROGRAMA DE POSTGRADO EN CIENCIAS AGRARIAS
FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS
UNIVERSIDAD NACIONAL DE MAR DEL PLATA**

**ESTACIÓN EXPERIMENTAL AGROPECUARIA BALCARCE
INSTITUTO NACIONAL DE TECNOLOGÍA AGROPECUARIA**

Balcarce, Argentina

Agosto, 2018

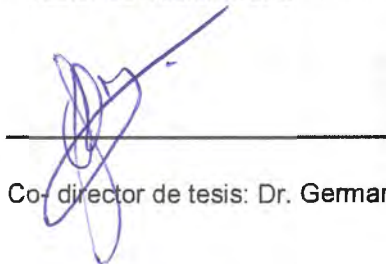
**RESPUESTA DE UN CULTIVAR DE AGROPIRO ALARGADO A DIFERENTES
NIVELES DE INUNDACIÓN DURANTE ETAPAS TEMPRANAS DE DESARROLLO**

MARÍA DEL ROSARIO ITURRALDE ELORTEGUI

Comité Consejero:

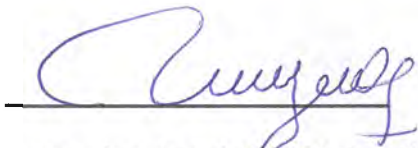


Director de Tesis: Dra. Silvia Graciela Assuero

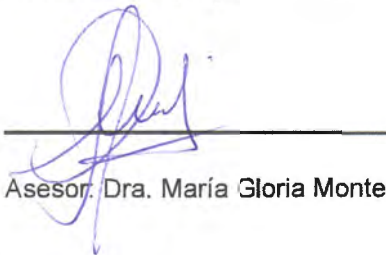


Co-director de tesis: Dr. German Darío Berone

Asesor: Dr. Gustavo Gabriel Striker



Asesor: Ing. Agr. (M.Sc.) María Julia Martinefsky

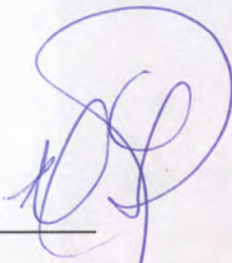


Asesor: Dra. María Gloria Monterubbianesi

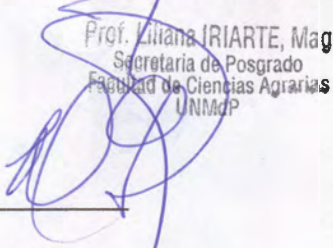
RESPUESTA DE UN CULTIVAR DE AGROPIRO ALARGADO A DIFERENTES
NIVELES DE INUNDACIÓN DURANTE ETAPAS TEMPRANAS DE DESARROLLO

MARÍA DEL ROSARIO ITURRALDE ELORTEGUI

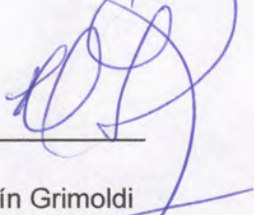
Aprobada por:

p/skype 

Evaluador: Ing. Agr. (M.Sc.) Marta R. Colabelli

p/skype 

Evaluador: Dra. Carla Di Bella

p/skype 

Evaluador: Dr. Agustín Grimoldi

Prof. Lilitana IRIARTE, Mag
Secretaria de Posgrado
Facultad de Ciencias Agrarias
UNMdP

DEDICATORIA

Este trabajo se lo dedico a mi familia, amigos y particularmente a mi pareja, Nacho, por apoyarme en todo momento.

También quiero agradecerle a mis mascotas, que llenaron las horas de trabajo en casa de compañía y felicidad: Feli (QEPD), Inca y Buba.

AGRADECIMIENTOS

A Silvia Assuero, directora, por su acompañamiento durante estos años, su consejo y su dedicación durante la realización de este trabajo.

A Germán Berone, co-director, por su acompañamiento durante estos años, por recibirme en el grupo Pasturas, y facilitar las herramientas necesarias para la realización de este trabajo.

A Gustavo Striker, asesor, por sus valiosos aportes durante todo el proceso de la maestría, siempre predisposto a responder a nuestras dudas a la brevedad.

A María Julia Martinefsky, asesora, por su imprescindible colaboración durante el período experimental, y su apoyo durante todo el proceso de la maestría.

A Gloria Monterubbianesi, asesora, por su ayuda en el análisis estadístico de los datos.

A Adriana Quiñones, por entrenarme en la realización de cortes histológicos.

A Máximo Lorenzo, por entrenarme en la determinación de azúcares.

Al Laboratorio de Fisiología Vegetal, por cederme amablemente un espacio, instrumentos y materiales para realizar la determinación de carbohidratos solubles.

A Mercedes Lloberas, Germán Cantón y Emilio Brambilla, por facilitarme herramientas de trabajo de sus respectivos laboratorios del Área de Producción Animal.

A los integrantes del Grupo Pasturas, por colaborar siempre en todo lo que necesité: Alejandra, Florencia, Jorge, Pablo, Pedro, Juan, Lalo y José.

A Silvita, Mónica y Estela, por ayudarme en todas las cuestiones administrativas.

A GENTOS por cedernos la semilla de agropiro cv Hulk.

A todos mis compañeros del postgrado y a las secretarías Cristina y Marita, por ayudarme y aconsejarme, haciendo que el paso por el posgrado fuera más ameno.

A las amigas que gané durante estos años: Caro, Juli, Gaby, Clari y Guille, hubiera sido imposible sin ellas.

Al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria por la Beca para la Formación de Postgrado, que financió este trabajo.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE GENERAL	vi
ÍNDICE DE CUADROS	ix
ÍNDICE DE FIGURAS	xi
RESUMEN	xvi
ABSTRACT	xviii
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1.Contexto general.....	1
1.2.Características de la especie bajo estudio	2
1.3.Características del estrés por inundación.....	4
1.4.Respuestas de adaptación al estrés por sumersión	5
1.5.Hipótesis y objetivos	8
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	9
2.1.Conducción de los experimentos	9
2.2.Determinaciones no destructivas	10
2.2.1. Supervivencia.....	10
2.2.2. Altura de la planta, longitud del pseudotallo y de la lámina verde de la hoja más joven completamente expandida	10
2.2.3. Número de macollos y número de hojas vivas	11
2.2.4. Índice de verdor foliar.....	11
2.2.5. Rendimiento cuántico del FOTOSISTEMA II	11
2.3.Determinaciones destructivas	11
2.3.1. Biomasa total y por compartimento	11
2.3.2. Tasa de crecimiento relativo.....	12
2.3.3. Área foliar.....	12
2.3.4. Longitud radical.....	13
2.3.5. Porcentaje de aerénquima	13
2.3.6. Concentración y contenido de carbohidratos solubles totales en pseudotallo.....	13
2.4.Diseño experimental y análisis estadístico	14
3. RESULTADOS.....	16
3.1.Experimento 1: Respuestas de plantas inundadas con 3 hojas expandidas..	16
3.1.1. Condiciones ambientales	16
3.1.2. Determinaciones no destructivas	17

3.1.2.1.	Supervivencia	17
3.1.2.2.	Altura de la planta, longitud del pseudotallo y de la lámina de la hoja más joven completamente expandida	18
3.1.2.3.	Número de macollos y número de hojas vivas	19
3.1.2.4.	Índice de verdor foliar.....	19
3.1.2.5.	Rendimiento cuántico del Fotosistema II.....	20
3.1.3	Determinaciones destructivas	20
3.1.3.1.	Biomasa total y por compartimento	20
3.1.3.2.	Tasa de crecimiento relativo.....	22
3.1.3.3.	Área foliar.....	22
3.1.3.4.	Longitud radical.....	23
3.1.3.5.	Porcentaje de aerénquima	25
3.1.3.6.	Concentración y contenido de carbohidratos solubles en pseudotallo.....	25
3.2.	Experimento 2: Respuestas de plantas inundadas de 5 hojas expandidas ..	27
3.2.1.	Condiciones ambientales	27
3.2.2.	Determinaciones no destructivas.....	29
3.2.2.1.	Supervivencia	29
3.2.2.2.	Altura de la planta, longitud del pseudotallo y de la lámina de la hoja más joven completamente expandida	30
3.2.2.3.	Número de macollos y número de hojas vivas	31
3.2.2.4.	Índice de verdor foliar.....	31
3.2.2.5.	Rendimiento cuántico del Fotosistema II.....	32
3.2.3.	Determinaciones destructivas	33
3.2.3.1.	Biomasa total y por compartimento	33
3.2.3.2.	Tasa de crecimiento relativo.....	34
3.2.3.3.	Área foliar.....	35
3.2.3.4.	Longitud radical.....	36
3.2.3.5.	Porcentaje de aerénquima	38
3.2.3.6.	Concentración y contenido de carbohidratos solubles en pseudotallo.....	38
4.	DISCUSIÓN	40
4.1.	Respuestas de <i>Thinopyrum ponticum</i> a la sumersión parcial.....	41
4.2.	Respuestas de <i>Thinopyrum ponticum</i> a la sumersión completa.....	44
4.3.	Integración de los resultados obtenidos	47

5. CONCLUSIONES.....	49
6. BIBLIOGRAFÍA.....	51
7. APÉNDICE.....	64

ÍNDICE DE CUADROS

Tabla 1. Número de macollos y número de hojas vivas de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 3 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. * indican promedio de las plantas sobrevivientes (30%). Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0,05$). 19

Tabla 2. Biomasa de raíz, pseudotallo, lamina y material muerto (mg MS planta^{-1}) de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 3 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. * indican promedio de las plantas sobrevivientes (30%). Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0,05$). 21

Tabla 3. Área foliar (AF, $\text{cm}^2 \text{ planta}^{-1}$) y área foliar específica (AFE, $\text{cm}^2 \text{ g PS lámina}^{-1}$) de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 3 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. * indican promedio de las plantas sobrevivientes (30%). Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0,05$). § indica diferencias marginalmente significativas ($P < 0,10$). 23

Tabla 4. Largo de raíces finas (0 - 0,5 mm de diámetro), de diámetro intermedio (0.5 - 1 mm de diámetro) y gruesas (más de 1 mm de diámetro) de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 3 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. * indican promedio de las

plantas sobrevivientes (30%). Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0,05$). 24

Tabla 5. Número de macollos y número de hojas vivas en plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 5 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas ($P < 0,05$). 31

Tabla 6. Biomasa de raíz, pseudotallo, lámina y material muerto (mg MS planta^{-1}) de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 5 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas ($P < 0,05$). 34

Tabla 7. Área foliar (AF, $\text{cm}^2 \text{ planta}^{-1}$) y área foliar específico (AFE, $\text{cm}^2 \text{ g PS lámina}^{-1}$) de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 5 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas ($P < 0,05$). 36

Tabla 8. Largo de raíces finas (0 - 0,5 mm), intermedias (0,5 – 1 mm) y gruesas (diámetro > 1 mm) de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 5 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas ($P < 0,05$). 37

Tabla 9. Promedios \pm error estándar del peso seco total (PS total), número de hojas vivas (HV), área foliar (AF), contenido total de carbohidratos solubles en pseudotallo (CHS total) y largo total de raíces (LTR) de *Thinopyrum ponticum* en el estado de desarrollo de 3 hojas expandidas y de 5 hojas expandidas en C1. 41

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Esquema de manejo experimental. C1: cosecha inicial previa a la aplicación de los tratamientos capacidad de campo, sumersión parcial y sumersión completa; C2; final del período de sumersión; y C3: final del período de recuperación. 10
- Figura 2.** Evolución diaria de la temperatura media, máxima y mínima del aire en la base del pseudotallo de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 3 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos..... 16
- Figura 3.** Imágenes de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 3 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos..... 17
- Figura 4.** Altura de la planta, longitud del pseudotallo y de la lámina de la hoja más joven completamente expandida de todos los macollos de las plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 3 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. * indican promedio de las plantas sobrevivientes (30%). Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas ($P < 0,05$)..... 18
- Figura 5.** Biomasa total (mg MS planta^{-1}) de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 3 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. * indican promedio de las plantas sobrevivientes (30%). Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0,05$). 21

Figura 6. Tasa de crecimiento relativo (TCR) de plantas enteras de *Thinopyrum ponticum* y sus componentes (raíz, pseudotallo y lámina) mantenidas a capacidad de campo (CC) o sometidas en el estado de desarrollo de 3 hojas expandidas a sumersión parcial (SP) o sumersión completa (SC) por 14 días (S) y un posterior período de recuperación de 14 días a CC (R). Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. * indican promedio de las plantas sobrevivientes (30%). Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0,05$). 22

Figura 7. Largo total de raíces (LTR) de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 3 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. * indican promedio de las plantas sobrevivientes (30%). Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0,05$). 24

Figura 8. Porcentaje de aerénquima (a) y cortes transversales de raíces de plantas de *Thinopyrum ponticum* mantenidas a capacidad de campo (CC, b) o sometidas a sumersión parcial (SP, c) o sumersión completa (SC, d) en el estado de desarrollo de 5 hojas expandidas. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0,05$). * indica presencia de lagunas aerenquimáticas. 25

Figura 9. Concentración (a) y contenido total (b) de carbohidratos solubles (CHS) en el pseudotallo de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 3 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. * indican promedio de las plantas sobrevivientes (30%). Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0,05$). 26

Figura 10. Evolución diaria de la temperatura media, máxima y mínima del aire a la altura de la base del pseudotallo de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 5 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2,

final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos..... 27

Figura 11. Perfiles de radiación fotosintéticamente activa (RFAi) medida hasta los dos cm de la base de los pseudotallos de las plantas en 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa). La línea punteada indica altura del agua en SP y la línea sólida en SC. 28

Figura 12. Imágenes de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 5 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos..... 29

Figura 13. Altura de planta, longitud del pseudotallo y de la lámina de la hoja más joven completamente expandida en plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 5 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas ($P < 0,05$)..... 30

Figura 14. Biomasa total (mg MS planta^{-1}) de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 5 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas ($P < 0,05$)..... 33

Figura 15. Tasa de crecimiento relativo (TCR) de plantas enteras de *Thinopyrum ponticum* y sus componentes (raíz, pseudotallo y lámina) mantenidas a capacidad de campo (CC) o sometidas en el estado de 5 hojas expandidas a sumersión parcial (SP) o sumersión completa (SC) por 14 días (I) y un posterior período de recuperación de 14 días a CC (R). Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$)..... 35

Figura 16. Largo total de raíces (LTR) de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión

parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 5 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas ($P < 0,05$)..... 37

Figura 17. Porcentaje de aerénquima (a) y cortes transversales de raíces de plantas de *Thinopyrum ponticum* mantenidas a capacidad de campo (CC, b) o sometidas a sumersión parcial (SP, c) o sumersión completa (SC, d) en el estado de desarrollo de 5 hojas expandidas. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$). * indica presencia de lagunas arenquimáticas. 38

Figura 18. Concentración (a) y contenido total de carbohidratos solubles (CHS) en pseudotallo de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 5 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas ($P < 0,05$). 39

Figura 19. Esquema de las principales respuestas observadas en plantas de *Thinopyrum ponticum*, en el estado de desarrollo de 3 y de 5 hojas expandidas, a intensidades crecientes de inundación: capacidad de campo (líneas negras), sumersión parcial (líneas verdes) y sumersión completa (líneas rojas). Los círculos de los esquemas indican la magnitud de las respuestas en relación al mayor valor registrado para cada una de las variables consideradas (PSt: peso seco total; PSr: peso seco de raíz, PSp: peso seco de pseudotallo, PSI: peso seco de lámina; Alt: altura de planta; Lvai: longitud de pseudotallo; Llam: longitud de lámina; AF: área foliar; AFE: área foliar específica; LRt: largo de raíces total; [CHS]: concentración de carbohidratos solubles en pseudotallo; CHS: carbohidratos solubles totales en pseudotallo; VF: verdor foliar; Φ PSII: rendimiento cuántico del fotosistema II; %A: porcentaje de aerénquima. 47

Figuras del Apéndice

Figura I. Longitud del pseudotallo y de la lámina de la hoja más joven completamente expandida del macollo principal de las plantas de *Thinopyrum*

ponticum sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 3 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. * indican promedio de las plantas sobrevivientes (30%). Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas ($P < 0,05$)..... 64

Figura II. Longitud del pseudotallo y de la lámina de la hoja más joven completamente expandida del macollo principal de las plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 5 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. * indican promedio de las plantas sobrevivientes (30%). Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas ($P < 0,05$)..... 64

RESUMEN

En suelos dedicados a la ganadería de la Pampa Deprimida las inundaciones son eventos recurrentes que pueden perjudicar la supervivencia y el crecimiento de las gramíneas forrajeras. Los efectos de la inundación en plantas de una misma especie en diferente estado de desarrollo han sido poco explorados. El objetivo del trabajo fue evaluar las respuestas de *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Barkw. & Dewey, cv Hulk, especie ampliamente difundida en la región, a la sumersión parcial y completa en etapas tempranas de desarrollo. En un invernáculo de la Unidad Integrada Balcarce se cultivaron plantas en contenedores plásticos hasta el estado de desarrollo de 3 hojas expandidas (Experimento 1) y de 5 hojas expandidas (Experimento 2), momento en el que se sometieron a 3 tratamientos: capacidad de campo (CC), sumersión parcial (SP) y sumersión completa (SC). En ambos experimentos la sumersión duró 14 días, período seguido por otros 14 días a CC para evaluar la recuperación de las plantas; y se realizaron 3 cosechas: previo a la aplicación de los tratamientos (C1, 3 ó 5 hojas expandidas), al final de la sumersión (C2) y al final del período de recuperación (C3). En cada cosecha se determinó el porcentaje de supervivencia, la altura de las plantas, la longitud del pseudotallo y de las láminas, el número hojas vivas y macollos, la biomasa seca total y por compartimento, el área foliar y el área foliar específica, la longitud radical, la concentración y el contenido de carbohidratos solubles (CHS) en pseudotallo. En C2 se midió, además, el rendimiento cuántico del fotosistema II y el porcentaje de aerénquima, en C2 y C3 se midió el índice de verdor foliar. Se calculó la tasa de crecimiento relativo (TCR) correspondiente a los períodos de inundación y recuperación. Todas las variables se analizaron utilizando ANOVA y comparación de medias con Tukey ($P < 0,05$). Los resultados de ambos experimentos indican que bajo SP las plantas incrementaron la longitud del pseudotallo y de las láminas, y la proporción de tejido aerenquimático. En el Experimento 1 la producción de biomasa, hojas, macollos y la longitud de raíces se afectaron negativamente por la SP, tanto en C2 como en C3. En el Experimento 2, dichas variables presentaron valores similares o mayores al tratamiento CC. Bajo condiciones de SC las plantas resultaron severamente afectadas, especialmente en el estado de 3 hojas expandidas en el que el 70% de las mismas murieron durante el período de recuperación. En ambos experimentos las TCR fueron negativas durante la SC. En C2 los valores de longitud radical, número de hojas y macollos, y el contenido de CHS fueron similares o inferiores a los registrados en C1. Durante la recuperación las plantas SC

sobrevivientes de ambos experimentos presentaron TCR positivas. Para ambas intensidades de sumersión, se pudo observar que las plantas presentaron un mejor desempeño en el estado de desarrollo de 5 hojas expandidas, que en el de 3. En conclusión, los resultados obtenidos sugieren que durante el período de implantación de pasturas de agoproiro alargado, plantas en estado de 3 a 5 hojas soportarían de manera exitosa 14 días con exceso hídrico, siempre y cuando la lámina de agua no cubra la totalidad de las mismas. Por el contrario, si la sumersión fuera completa durante un período similar, las plantas en estado de 3 hojas presentarían una alta tasa de mortalidad y, por lo tanto, resultaría seriamente afectado el establecimiento de la pastura.

Palabras clave: sumersión parcial, sumersión completa, recuperación, desarrollo, supervivencia.

ABSTRACT

Submergence is a major factor affecting seedling recruitment and growth of forage grasses in the grasslands of the Flooding Pampas (Argentina). Information on the effects of flooding on plants of the same species at different developmental stages is scarce. This work aimed at evaluating the responses of *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Barkw. & Dewey, cv. Hulk, the most important forage species sown in the region, to partial and complete submergence in early stages of development. The experiments were carried out in a greenhouse at the Unidad Integrada Balcarce. Plants were grown in plastic containers until reaching three expanded leaves for the Experiment 1, and five expanded leaves for the Experiment 2. At these developmental stages three treatments were applied: field capacity (CC), partial submergence (SP), and complete submergence (SC). In both experiments, the submergence lasted 14 days, followed by a subsequent recovery period of 14 days at CC. Three harvests were carried out: before submergence (C1, 3 or 5 expanded leaves), at the end of the submergence (C2) and at the end of the recovery period (C3). At each harvest, the percentage of surviving plants, plant height, lamina and pseudostem length, live leaves and tiller number, total dry biomass, leaf surface area and specific leaf area, root length, soluble carbohydrates (CHS) in pseudostem were determined. In addition, the quantum yield of photosystem II and the percentage of aerenchyma in root cross sections were also determined in C2, and greenness (SPAD units) was measured in C2 and C3. The relative growth rates (RGR) corresponding to the submergence and recovery periods were calculated for shoots and roots. Data were analyzed by ANOVA plus Tukey test ($P < 0.05$). The results of both experiments indicate that under SP plants increased the length pseudostem and lamina length, and the proportion of root aerenchyma. In Experiment 1, biomass production, and lengths of leaves, tillers and root were negatively affected by SP, both in C2 and C3. In Experiment 2, these variables presented similar or even higher values in SP than in CC when assessed at the end of the stress period. Under SC conditions the plants were severely affected, 70% of the plants died during the recovery period of Experiment 1. In both experiments, negative RGR values were found during the application of SC. In C2 root length, leaves and tillers number, and CHS content values were similar or lower than those recorded in C1. During the recovery period, surviving plants from complete submergence in both experiments showed positive RGRs. In general and for both intensities of

submergence, plants performed better in five-leaf than in three-leaf developmental stage. In conclusion, these results suggest that during the implantation of tall wheatgrass pastures, plants at the 3- to 5-leaf stage tolerate successfully 14 days of water excess, providing that the water film does not cover the whole plant. Conversely, for a similar period of complete submergence, plants at the 3-leaf stage would present high mortality rates and, therefore, the establishment of the pasture would result seriously affected.

Keywords: partial submergence, complete submergence, recovery, development, plant survival.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Contexto general

Las inundaciones son disturbios naturales frecuentes que afectan el crecimiento de las plantas (Pedersen *et al.*, 2017). Estudios realizados a nivel mundial indican que más de 17 billones de km² de la superficie terrestre se ven afectados por inundaciones cada año, lo que resulta en un daño estimado anual superior a 60 billones de Euros (Voeselek y Sasidharan, 2013). A su vez, se espera un aumento significativo en la cantidad de precipitaciones durante el invierno y la primavera como consecuencia del cambio climático global (Kreuzwieser y Gessler, 2010; IPCC, 2014). En Argentina, la expansión de la frontera agrícola, ha presionado a los sistemas ganaderos a ocupar los ambientes más marginales, los cuales se caracterizan por tener suelos con problemas de drenaje, salinidad y/o alcalinidad (Agnusdei *et al.*, 2011). Uno de los ejemplos más relevantes es el de la Pampa Deprimida, en la cual la principal actividad productiva es la cría bovina a base de pastizales naturales y pasturas implantadas. Esta llanura se extiende hacia el noreste y sudoeste de las sierras de Tandilia en la provincia de Buenos Aires e incluye las áreas denominadas Cuenca del Salado (Vervoorst, 1967) y Depresión de Laprida (Etchevehere, 1961). Los suelos más comunes de esta región son los Natracuoles, que forman asociaciones con Natracualfes y Natralboles; los mismos poseen un horizonte arcilloso, de baja permeabilidad y alto contenido de sales sódicas (Lavado, 1991). Los excesos de lluvia durante el invierno y los déficits hídricos en verano, el drenaje lento, y el carácter salino sódico de los suelos determinan que, en las comunidades de media loma, bajo dulce y bajo salino de la Pampa Deprimida, sea frecuente la alternancia de períodos de anegamiento, inundaciones y sequías que imponen un estrés abiótico a las plantas que los habitan (Perelman *et al.*, 2001; Batista *et al.*, 2005; Di Bella *et al.*, 2016). En ese sentido estudios realizados para la cuenca baja del río Salado han registrado eventos extremos de precipitación acumulada en todas las estaciones del año, los anegamientos acontecidos en otoño e invierno han sido más prolongados que los ocurridos durante primavera y verano. Si bien el otoño e invierno son estaciones donde las áreas han permanecido anegadas por períodos de tiempo similar, la mayor recurrencia de los eventos se da en abril y mayo (Vásquez *et al.*, 2009; Di Bella *et al.*, 2016). Estos meses coinciden con los de implantación y el establecimiento temprano de pasturas templadas. La implantación es el período en el cual se deposita la semilla

en el suelo y comienza el proceso de imbibición, y el establecimiento es el proceso en el cual la plántula ya emergida deja de depender de las reservas seminales y comienza a depender de los asimilados generados a partir de la fotosíntesis (Harper, 1977; Robson *et al.*, 1988). Ambas etapas son clave para el desarrollo futuro de la pastura (Mc William *et al.*, 1970) y son consideradas de extrema susceptibilidad a cualquier tipo de estrés, debido al tamaño reducido de las plantas (Taboada *et al.*, 1998; Scheneiter, 2007).

En los últimos años se ha generado conocimiento sobre las respuestas y los mecanismos vinculados a la tolerancia a excesos hídricos que poseen especies presentes en los pastizales naturales (Insausti *et al.*, 1999; Grimoldi *et al.*, 1999; Insausti *et al.*, 2001; Grimoldi *et al.*, 2005; Striker *et al.*, 2006; 2007; 2010), leguminosas forrajeras del género *Lotus* (Striker *et al.*, 2005; 2006; Manzur *et al.*, 2009; Striker *et al.*, 2011; 2011b; Striker y Colmer, 2016) y gramíneas megatérmicas (Imaz *et al.*, 2012; 2015; Striker *et al.*, 2017). Sin embargo, son escasos los estudios realizados en las gramíneas templadas más utilizadas en la implantación de pasturas de la Pampa Deprimida como son *Schedonorus arundinaceus* y *Thinopyrum ponticum* (INDEC, 2002; Ploschuk *et al.*, 2017). Particularmente, *T. ponticum* es una especie que persiste en los ambientes marginales de la Pampa Deprimida, en los que la probabilidad de sufrir excesos hídricos es alta (Mazzanti *et al.*, 1992). A continuación se describirán las características de dicha especie, los efectos que producen los excesos hídricos en el sistema suelo-planta y las respuestas de las plantas vinculadas con la tolerancia a la inundación.

1.2. Características de la especie bajo estudio

Thinopyrum ponticum (Podp.) Barkw. & Dewey denominada comúnmente por su nombre vulgar agropiro alargado, es también conocida como grama alargada (Parodi, 1972; Nicora, 1978) y en lengua inglesa como *tall wheatgrass* (Whyte *et al.*, 1959). Pertenece a la familia de las gramíneas o Poaceae, subfamilia de las Pooideae, tribu Triticeae (Gould y Shaw, 1992). Esta especie es originaria de la región del Mediterráneo occidental, sur de Europa, Península de los Balcanes, Sur de Asia y Asia Menor (Mazzanti *et al.*, 1992). Está adaptada a diversos regímenes de humedad y temperatura que, en condiciones no limitantes, le permiten crecer activamente en otoño, primavera y verano (Agnusdei *et al.*, 2011). Fue introducida en Argentina a comienzos de la década de 1950 de materiales provenientes de los EEUU (Mazzanti *et al.*, 1992), desde entonces su cultivo se ha extendido en la región pampeana;

principalmente, en la Pampa Semiárida y en la Pampa Deprimida (Maddaloni *et al.* 2005). Según el último Censo Nacional Agropecuario en Argentina se encuentra cultivada en una superficie mayor a las 300.000 ha (INDEC, 2002), ocupando por lo general posiciones en el paisaje bajas, que poseen suelos alcalino-sódicos y con problemas de drenaje. Actualmente en el país se encuentran registrados 18 cultivares (INASE, 2018). Otras regiones del mundo en las cuales esta especie se utiliza como recurso forrajero son el sur de Australia (Smith, 1996) y el oeste de los Estados Unidos (Berdahl y Redfearn, 2007).

Thinopyrum ponticum es frecuentemente considerada una forrajera de calidad nutritiva regular (Oram, 1990, Vogel y Moore, 1998). Sin embargo, cuando crece en condiciones no limitantes y se maneja adecuadamente la defoliación para evitar que se exprese el estado reproductivo, puede alcanzar niveles de proteína bruta, de digestibilidad *in vitro* de la materia seca y respuestas animales similares a los obtenidos con raigrás perenne y festuca alta (Smith *et al.*, 1994; Pascuet, 2003; Di Marco *et al.*, 2013; Planisich 2014; Insúa y Berone, 2016). Es una especie longeva y de lenta implantación, que dada su rusticidad es capaz de persistir en ambientes que sufren sequías estivales, inundaciones invernales y poseen suelos con alto contenido de salinidad y alcalinidad (Gómez *et al.*, 1981; Maas, 1986; Mazzanti *et al.*, 1992; Vogel y Moore, 1998; Borrajo 1998). Debido a ello es considerada tolerante o resistente a dichas condiciones ambientales. Sin embargo, existen escasos antecedentes tanto a nivel nacional como internacional, que expliquen los mecanismos por los que las plantas de esta especie son capaces de sobrevivir a diversos tipos de estrés abiótico. Uno de los factores de estrés más estudiados sobre esta especie es la salinidad. En diversos experimentos, se demostró que *T. ponticum* crece sin disminuir el rendimiento, a valores de conductividad eléctrica (CE) de 5 dS m⁻¹, el cual es restrictivo para la mayoría de las especies cultivadas, y que su crecimiento disminuye un 50% a aproximadamente 14 dS m⁻¹ (Dewey, 1960; Roundy, 1983; Jenkins *et al.*, 2010). Esta capacidad para crecer en ambientes salinos se ha asociado al mantenimiento de la turgencia celular, a una menor relación Na⁺/K⁺ y a mecanismos de exclusión parcial del Na⁺ en hojas (Johnson, 1991; Jenkins *et al.*, 2010). En cuanto a sus estadios iniciales, Carter y Peterson (1962) hallaron que *T. ponticum* es capaz de germinar en suelos con valores de pH de hasta 9,7 y de crecer, una vez establecida la planta, a pH de 10. Los antecedentes relacionados al estudio de la tolerancia a excesos hídricos indican que es una especie moderadamente tolerante a condiciones de anegamiento en suelos salinos (Bennet *et al.*, 2009). Un estudio mostró que, en

condiciones de hipoxia, *T. ponticum* disminuye su tolerancia a la salinidad (Jenkins *et al.*, 2010). No se han hallado antecedentes al momento en los que se estudien los mecanismos por los que es capaz de sobrevivir en ambientes que sufren inundaciones parciales y completas, ni de cómo varían estas respuestas en los distintos estados de desarrollo de la especie.

1.3. Características del estrés por inundación

El término inundación, aplicado al estudio de las plantas, se refiere a un tipo de estrés en el que el exceso de agua reemplaza los espacios de aire que rodean las raíces y/o brotes ocasionando condiciones de anaerobiosis, es decir una deficiencia de oxígeno en la raíz o en toda la planta (Voeselek y Bailey-Serres, 2015). Esta condición es consecuencia de la formación de una película de agua sobre el suelo que provoca una caída abrupta en la tasa de intercambio de gases entre el suelo y la atmósfera (Armstrong, 1980). La falta de oxígeno en las plantas genera lo que se denomina comúnmente “crisis energética”, la cual es provocada por un déficit de energía (ATP) a nivel de planta entera, como consecuencia de la inhibición de la respiración mitocondrial y de la promoción de las vías fermentativas y de la glicólisis (Colmer y Voeselek; 2009). Estas últimas son menos eficientes en la producción de ATP que la vía aeróbica (Bailey-Serres y Voeselek, 2008). A su vez, la baja disponibilidad de ATP conduce a daño celular, debido al deterioro de los componentes celulares, como el de las membranas, y/o acidosis citoplasmática en las especies sensibles (Gibbs y Greenway 2003; Xia y Roberts, 1996).

Existen diferentes términos a fin de caracterizar con mayor detalle los tipos de eventos asociados a excesos hídricos que pueden ocurrir ya sea en forma natural o experimental (Sasidharan *et al.*, 2017). El anegamiento o encharcamiento, implica que el exceso de agua se encuentra en la zona radical ocupando el espacio de los poros que normalmente se llenan de aire. En estas condiciones, se suele observar en plantas sensibles el marchitamiento en los órganos aéreos. Esta respuesta está mediada por una disminución de la conductividad hidráulica de las raíces (Holbrook y Zwieniecki, 2003). Además, en algunos suelos pueden formarse compuestos reducidos potencialmente perjudiciales para las plantas (Ponnamperuma, 1984). Además los iones Mn^{2+} , Fe^{2+} y S^{2-} pueden acumularse a niveles tóxicos en los tejidos de la raíz (Jackson y Drew, 1984). Por otro lado, los ácidos orgánicos volátiles, como el propiónico y el butírico, también pueden acumularse en suelos anegados y dañar las raíces (Armstrong y Armstrong, 1999; Greenway *et al.*, 2006; Colmer y Voeselek,

2009; Bailey-Serres y Voeselek, 2008). Otro daño importante se puede generar por estrés oxidativo (Hossain et al., 2015) debido a la formación excesiva de ROS (radicales hidróxilos, anión superóxido, peróxido de hidrógeno, oxígeno singlete) que usualmente se producen en plantas sometidas a condiciones de baja disponibilidad de oxígeno y posterior aireación (Blokhuin et al., 2003).

La sumersión se refiere a la situación en que la parte aérea de las plantas queda parcial o completamente debajo del agua. Esto impide el intercambio directo de gases entre la parte aérea de la planta y la atmósfera, lo que resulta en la reducción tanto de los niveles de oxígeno, como de dióxido de carbono. Cuando las plantas se encuentran completamente sumergidas la radiación disponible también suele verse muy reducida. Por lo tanto, bajos niveles de dióxido de carbono y/o poca luz dificultan las tasas de fotosíntesis cuando las plantas se encuentran debajo del agua (Bailey-Serres y Voeselek, 2008). Bajo estas condiciones las plantas deben utilizar sus reservas de carbohidratos (azúcares solubles y almidón) para mantener la glicólisis y la generación de ATP (Bailey-Serres y Voeselek, 2008). Si las mismas se agotan, se producirá la muerte de células y de órganos (Bailey-Serres y Voeselek, 2008).

1.4. Respuestas de adaptación al estrés por sumersión

Si bien el entorno que rodea a una planta que se encuentra sumergida impone un gran conjunto de problemas, las especies tolerantes pueden responder a través de diferentes procesos de aclimatación que incluyen cambios anatómicos, morfológicos y fisiológicos relacionados con la supervivencia y crecimiento bajo tales condiciones (Colmer y Voeselek, 2009). Dichos cambios suelen ser afectados por características propias de la inundación, tales como la duración, la frecuencia y la intensidad de la misma (Anderson, 1972; 1974; Chen *et al.*, 2011). Con respecto a esta última, las plantas de una misma especie pueden responder de manera diferente en función de si se encuentran parcial o completamente sumergidas (Manzur *et al.*, 2009; Imaz *et al.*, 2012).

Bajo condiciones de sumersión parcial, las plantas deben hacer frente a la falta de oxígeno, como resultado de la muy baja difusión del mismo en el agua (Colmer y Voeselek, 2009). A nivel morfológico, las plantas incrementan su altura a través de la elongación de distintos órganos aéreos (láminas foliares, pseudotallos, pecíolos, etc., dependiendo de la especie). En consecuencia aumentan la cantidad de área foliar por encima del nivel de agua (Insausti *et al.*, 2001; Grimoldi *et al.*, 1999; Striker *et al.*, 2012b). Esta respuesta permite a las plantas mantener el nivel de fotosíntesis aérea y

facilitar la captura de oxígeno por las hojas, favoreciendo de este modo la oxigenación de tejidos sumergidos (Laan *et al.*, 1990; Striker *et al.*, 2005; Colmer y Voesenek, 2009). Dicha oxigenación es posible ya que se producen cambios a nivel anatómico. En ese sentido, las plantas pueden incrementar su capacidad de conducción de oxígeno a través de la generación de aerénquima en la corteza de la raíz o, incluso, lograr incrementarlo si ya tenían aerénquima constitutivo (Justin y Armstrong, 1987; Grimoldi *et al.*, 2005; Striker *et al.*, 2007). Los tejidos primarios tienen dos tipos de aerénquima, el esquizógeno y el lisígeno (Jackson y Armstrong, 1999). El aerénquima esquizógeno implica separación de células formando lagunas aerenquimáticas sin provocar la muerte de las mismas, mientras que el aerénquima lisígeno se genera por medio de la muerte de células de la corteza radical, y el posterior colapso de las paredes celulares (Justin y Armstrong, 1987; Seago *et al.*, 2005). La proporción de aerénquima en una planta depende del genotipo (especie y cultivar) y de las condiciones ambientales que inducen su generación (*i.e.* temperatura y tiempo de exposición a la anoxia; Armstrong 1979; Justin y Armstrong 1987; Colmer, 2003). En la Pampa Deprimida el estudio de esta respuesta ha sido ampliamente reportado en especies tanto nativas como exóticas que componen los pastizales naturales (Insausti *et al.* 2001; Grimoldi *et al.* 2005; Striker *et al.*, 2006). Grimoldi *et al.* (2005) observaron que la porosidad constitutiva de la raíz de diferentes especies evaluadas (*Paspalidium paludivagum*, *Paspalum dilatatum*, *Bothriochloa laguroides*, *Eryngium ebracteatum*, *Eclipta bellidioides*, *Mentha pulegium* y *Plantago lanceolata*) se correlacionó positivamente con la tolerancia a la inundación. Por otra parte, la generación de aerénquima adicional fue mayor en las especies que presentaban mayor porosidad constitutiva en la raíz.

La sumersión completa provoca un escenario de mayor estrés para las plantas, ya que los órganos aéreos se encuentran totalmente cubiertos por el agua (Mommer y Visser 2005; Colmer y Voesenek, 2009). Además de la privación de oxígeno a nivel radical, las plantas sometidas a condiciones de sumersión completa presentan restricciones para obtener suficiente oxígeno para la aireación de sus tejidos, aunque en algunas especies el oxígeno puede suministrarse a partir de la fotosíntesis subacuática (Vashisht *et al.*, 2011). Además, dependiendo de la turbidez del agua, la reducción de la luz puede limitar la fijación de carbono (Sand-Jensen, 1989; Colmer y Pedersen, 2008). Algunas plantas hacen frente a la sumersión completa utilizando una de las dos principales estrategias reconocidas (Bailey-Serres y Voesenek, 2008; 2010). La primera es la denominada estrategia de escape (LOES, *low-oxygen escape*

syndrome) y la segunda es la estrategia de quiescencia (LOQS, *low-oxygen quiescence syndrome*). El escape implica la elongación de órganos aéreos para restaurar el contacto de las hojas con la atmósfera, mientras que la quiescencia se basa en el uso conservativo de las reservas sin elongación de órganos aéreos (Colmer y Voeselek, 2009). La estrategia de escape resultaría beneficiosa en situaciones de sumersión extensa pero poco profunda; mientras que la estrategia de quiescencia lo sería en condiciones de sumersión corta pero profunda, donde es poco probable que las plantas alcancen la superficie del agua, por lo cual el ahorro de energía y carbohidratos mejoraría las posibilidades de supervivencia y facilitaría la generación de nuevos tejidos finalizado el período de sumersión (Bailey-Serres y Voeselek, 2008; Colmer y Voeselek, 2009). Ambas estrategias han sido estudiadas principalmente en *Oryza sativa* (Setter y Laureles 1996; Fukao *et al.*, 2006; Hattori *et al.*, 2009; Bailey-Serres y Voeselek 2010), en especies del género *Rumex* (Voeselek y *et al.*, 1990; Chen *et al.*, 2009; 2011) y en especies forrajeras como *Lotus tenuis* (Manzur *et al.*, 2009) y *Chloris gayana* (Imaz *et al.*, 2012; Striker *et al.*, 2017).

Por otro lado, para evaluar la tolerancia de las plantas a la sumersión es necesario también considerar la habilidad que las mismas tienen para recuperarse (retomar el crecimiento) durante el período post-sumersión (Striker, 2012a). Por ejemplo, una baja producción de biomasa durante el período de sumersión no implica necesariamente una tolerancia reducida a dicho estrés, ya que las plantas en ese momento pueden priorizar el ahorro de energía y carbohidratos para reanudar vigorosamente el crecimiento durante la recuperación, tal como sucede en *L. tenuis* (Manzur *et al.*, 2009). Por el contrario, el aumento en el crecimiento de órganos aéreos durante un período de sumersión puede implicar un agotamiento de las reservas y, en consecuencia, limitar el crecimiento futuro de la planta (Striker, 2012a).

Las respuestas a la sumersión en plantas de una misma especie, pero de distinto estado de desarrollo han sido poco estudiadas (Crawford, 2003). Un ejemplo es el de *O. sativa*, la cual es capaz de germinar bajo condiciones de anoxia, pero las plántulas no pueden seguir creciendo a menos que su altura supere el nivel de agua existente. A su vez, el crecimiento de plantas adultas puede incrementarse cuando crecen bajo condiciones de sumersión (Colmer *et al.*, 2003). Particularmente, son muy escasos los estudios realizados en estadíos iniciales de desarrollo de las plantas (Setter y Laureles, 1996; Imaz *et al.*, 2012), en los que las mismas poseen menos reservas que en la adultez y, a su vez, tienen más posibilidades de quedar completamente sumergidas durante un evento de inundación, debido a su menor tamaño y altura.

1.5. Hipótesis y objetivos

En base a los antecedentes mencionados, se plantean las siguientes hipótesis y objetivos:

Hipótesis 1: La tolerancia a la sumersión parcial de las plantas de *Thinopyrum ponticum* está asociada con el desarrollo de raíces con alto contenido de aerénquima y el incremento de la longitud del pseudotallo y de las láminas foliares, sin una disminución en el nivel de carbohidratos de reserva.

Hipótesis 2: La tolerancia a la sumersión completa de las plantas de *Thinopyrum ponticum* está relacionada con la expresión de una estrategia de escape basada en la de-sumersión de las hojas, consecuencia de un incremento de la longitud del pseudotallo y de las láminas foliares, asociado al consumo de carbohidratos de reserva.

Hipótesis 3: La tolerancia a la sumersión de plantas de *Thinopyrum ponticum*, parcial y completa, se relaciona positivamente con su estado de desarrollo.

Objetivo general:

- Evaluar durante etapas tempranas de establecimiento, las respuestas de plantas de *Thinopyrum ponticum* ante distintos niveles de sumersión (parcial y completa).

Objetivos específicos:

- Estudiar en plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a sumersión parcial y completa, respuestas productivas (producción de biomasa y supervivencia), cambios morfológicos (producción de raíces, hojas y macollos) y anatómicos (proporción de aerénquima).
- Estudiar en plantas de *Thinopyrum ponticum* las respuestas productivas, los cambios morfológicos y anatómicos en dos estados de desarrollo: 3 y 5 hojas expandidas.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Conducción de los experimentos

Semillas de *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Barkw. & Dewey cv Hulk se pregerminaron en cámara (25°C) utilizando cajas plásticas conteniendo vermiculita saturada con agua destilada. Luego de 72 horas 3 semillas germinadas se trasplantaron a cada uno de los 140 contenedores plásticos (1 L) con un sustrato mezcla (1:1 v/v) de arena de río y tierra del horizonte superficial (0-20 cm) de un suelo Natracuaf. Se aplicó fósforo (P) y nitrógeno (N) a una dosis equivalente a 50 kg/ha antes del trasplante para evitar deficiencias nutricionales. Los contenedores se ubicaron en cajones plásticos de 64 x 45 x 41 cm en un invernáculo de la Unidad Integrada Balcarce (latitud: 37° 45' 48" S; longitud: 58° 17' 51" O; altitud: 130 m sobre el nivel del mar). A los 14 días se efectuó un raleo dejando una planta por contenedor buscando obtener individuos homogéneos. Se realizaron dos experimentos. Experimento 1: al estado de 3 hojas expandidas (día = 0) la mitad de los contenedores se utilizó para evaluar 3 intensidades de sumersión: capacidad de campo (CC), sumersión parcial (SP, altura del agua hasta la mitad de la altura inicial de las plantas), y completa (SC, altura del agua de 1,5 veces la altura inicial). Experimento 2: la otra mitad de las plantas se dejó crecer hasta que el macollo principal presentó 5 hojas expandidas (día 0) y se aplicaron los mismos tratamientos. En ambos experimentos la sumersión duró 14 días, seguidos por otros 14 días a capacidad de campo para evaluar la recuperación de las plantas (Figura 1). Se realizaron 3 cosechas: C1, previo a la sumersión (3 ó 5 hojas expandidas; día 0); C2, al final de la sumersión (día 14); y C3 al final del período de recuperación (día 28). Durante ambos experimentos se registró la temperatura cada 15 minutos mediante el uso de sensores (Cavadevices.com, C.A.B.A, Argentina) ubicados en proximidad de la base de las plantas en los distintos tratamientos, y cada diez días la irradiancia a la altura del borde superior del cajón plástico con un ceptómetro de barra (Cavadevices.com, C.A.B.A, Argentina). En el Experimento 2 en todos los tratamientos se caracterizó el perfil de extinción de la radiación fotosintéticamente activa con un sensor PAR subacuático (LI-192 Underwater Quantum Sensor; Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA). Las mediciones se realizaron desde una altura de 28 cm y avanzando en profundidad hacia la base de las plantas.

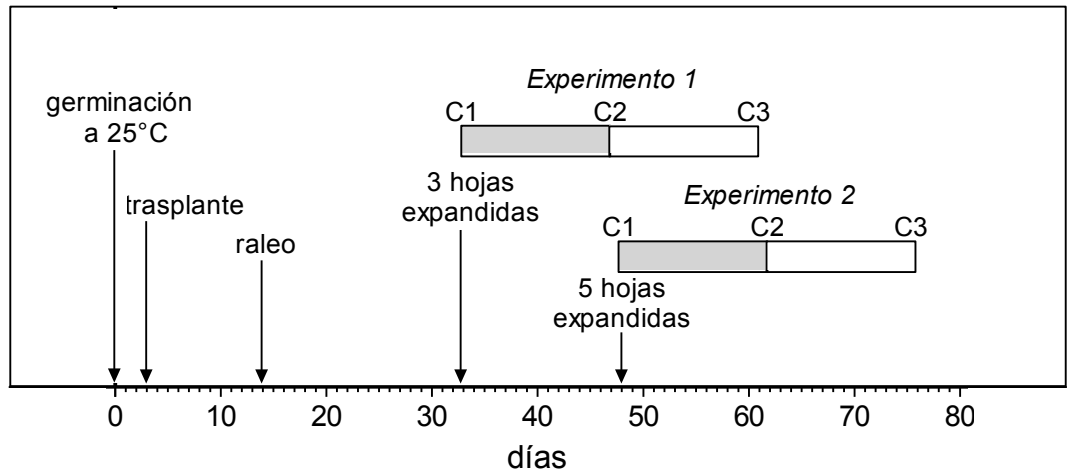


Figura 1. Esquema de manejo experimental. C1: cosecha inicial previa a la aplicación de los tratamientos capacidad de campo, sumersión parcial y sumersión completa; C2: final del período de sumersión; y C3: final del período de recuperación.

2.2. Determinaciones no destructivas

2.2.1. Supervivencia

Finalizado cada período de inundación (C2) y recuperación (C3) en ambos experimentos (Experimento 1 y Experimento 2) se determinó el porcentaje de plantas sobrevivientes.

2.2.2. Altura de la planta, longitud del pseudotallo y de la lámina verde de la hoja más joven completamente expandida

En cada una de las cosechas (C1, C2 y C3) de ambos experimentos (Experimento 1 y Experimento 2) se midió la altura de todas las plantas dentro de los cajones plásticos, en C2 la medición se realizó previo a retirar el agua en los tratamientos de sumersión. Posteriormente, se midió la longitud del pseudotallo y de la lámina verde de la hoja más joven completamente expandida de todos los macollos de todas las plantas, que en el caso de la C2 y la C3 corresponde a láminas que crecieron durante los períodos de sumersión y recuperación, respectivamente. La medición de la longitud del pseudotallo (conjunto vainas, láminas no emergidas y tallo verdadero) se realizó desde la base del mismo hasta la lígula, y la de lámina verde se realizó desde la lígula hasta el ápice o, si presentaba senescencia, hasta el límite entre tejido clorótico y no

clorótico. Para estas dos últimas variables la medición en C2 se realizó al retirar el agua.

2.2.3. Número de macollos y número de hojas vivas

En cada una de las cosechas (C1, C2 y C3) de ambos experimentos (Experimento 1 y Experimento 2) se registraron la cantidad los macollos y la cantidad de hojas vivas en cada planta evaluada.

2.2.4. Índice de verdor foliar

En las cosechas C2 y C3 de ambos experimentos (Experimento 1 y Experimento 2), se determinó el valor de verdor foliar en unidades SPAD (Soil Plant Analysis Development) de la hoja más joven completamente expandida de las plantas. Para ello se empleó un medidor de clorofila Minolta SPAD-502 (Minolta Camera Co. Ltd., Osaka, Japón).

2.2.5. Rendimiento cuántico del Fotosistema II

En la cosecha C2 de ambos experimentos (Experimento 1 y Experimento 2), se midió el rendimiento cuántico del Fotosistema II (Φ PSII) de la hoja más joven completamente expandida de cada planta empleando un fluorómetro portátil Z990 FluorPen (Qubit Systems Inc., Canada). Este parámetro se correlaciona con el número de centros de reacción del Fotosistema II, por lo cual puede ser utilizado para cuantificar el grado de fotoinhibición de las plantas que se encuentran sometidas a una situación de estrés (Maxwell y Johnson, 2000).

2.3. Determinaciones destructivas

2.3.1. Biomasa total y por compartimento

En las cosechas C1, C2, y C3 de ambos experimentos (Experimento 1 y Experimento 2) las plantas muestreadas de cada tratamiento se dividieron en cuatro compartimentos: lámina, pseudotallo, raíz y material muerto, y cada una de ellas se pesó en fresco (PF) con una balanza analítica. En el caso de la raíz el PF se repitió luego de extraer la submuestra que se empleó para la determinación de aerénquima.

Una vez realizadas otras determinaciones requeridas en las diferentes fracciones (*i.e.* área foliar, longitud y diámetro de raíces, etc.) las cuatro fracciones se secaron en estufa a 60°C hasta peso constante, durante 48 h aproximadamente, y se pesaron con una balanza analítica para obtener el peso seco (PS) final. En el caso de las raíces, la determinación de PS total se realizó empleado el PF total y el porcentaje de materia seca a partir de la muestra remanente luego de extraer la submuestra para determinar aerénquima (ver Punto 2.3.5.).

2.3.2. Tasa de crecimiento relativo

En cada una de las cosechas C1, C2, C3 de los experimentos (Experimento 1 y Experimento 2), la biomasa viva de las plantas y los compartimentos (raíz, pseudotallo y lámina) se transformaron a logaritmo natural (\ln) para calcular las correspondientes tasas de crecimiento relativo (TCR) de los períodos de inundación (entre C1 y C2) y recuperación (entre C2 y C3). Las TCR se calcularon como el promedio de todas las combinaciones posibles de valores de peso inicial y final de las plantas de cada tratamiento en cada bloque (ver Punto 2.4.) usando el enfoque clásico de Hunt (1982), que se basa en la ecuación $TCR = (\ln(PS_f) - \ln(PS_i)) / (T_f - T_i)$, donde PS_f y PS_i son el peso seco de las plantas (o compartimento) del correspondiente tratamiento y bloque en los tiempos final e inicial (respectivamente), y $T_f - T_i$ es el número de días entre cosechas (en este caso 14 días).

2.3.3. Área foliar

Las láminas foliares de las plantas muestreadas en cada cosecha (C1, C2 y C3) y experimento (Experimento 1 y Experimento 2), se colocaron dentro una bolsa plástica y se mantuvieron refrigeradas a 4-6°C hasta el momento de ser escaneadas. Las láminas foliares se pasaron por un escáner (Multifunción Epson Stylus TX125, Seiko Epson Corp., China). Las imágenes se tomaron en color, con una resolución de 200 ppp, y se almacenaron en formato TIFF (Tagged Image File Format). Posteriormente se procesaron con el programa Fiji-ImageJ (Schindelin *et al.*, 2012) para medir el área foliar por planta.

2.3.4. Longitud radical

Las raíces de las plantas muestreadas en cada cosecha (C1, C2 y C3) y experimento (Experimento 1 y Experimento 2), se lavaron cuidadosamente con agua corriente empleando una malla de 1 mm y se conservaron a 4-6°C en agua para ser analizadas un par de horas posterior a la cosecha. Al momento del análisis se sumergieron dentro de bandejas de acrílico transparente con agua y se pasaron por un escáner de alta resolución EPSON Expression 10000XL-Photo® (Seiko Epson Corp., Japón) equipado con una unidad de transparencia. Las imágenes se obtuvieron en escala de grises, con una resolución de 400 ppp, y se almacenaron en formato TIFF. Se procesaron, posteriormente, con el programa WinRhizo® (Régent Instruments, Inc.; Canadá) para determinar, en cada planta, la longitud radical total, la longitud radical por clases de diámetro.

2.3.5. Porcentaje de aerénquima

La cuantificación de aerénquima en raíces se realizó al final del período de sumersión (C2) en ambos experimentos. Posteriormente a la obtención de las imágenes a las que se hizo referencia en el punto 2.3.3., se tomaron muestras de raíces que se preservaron en FAA (10% de formol, 50% de alcohol etílico, 5% de ácido acético glacial y 35% de agua destilada) hasta su análisis. Se seleccionaron aleatoriamente 3 raíces por planta, y se cortaron a manoalzada secciones ubicadas a 2 cm del ápice radical. Las mismas se deshidrataron con soluciones de concentración creciente de alcohol, se tiñeron con safranina y fast Green y se montaron con agua-glicerina (1:1). Se tomaron fotografías de cortes transversales de raíz con una cámara (Olympus C-5060, Tokio, Japón) montada a un microscopio óptico (Olympus CX31, Tokio, Japón) y se guardaron en formato TIFF para ser analizadas con Fiji-ImageJ (Schindelin *et al.*, 2012) y estimar el porcentaje de aerénquima en el total de la sección transversal.

2.3.6. Concentración y contenido de carbohidratos solubles totales en pseudotallo

La concentración de carbohidratos solubles totales (CHS) en pseudotallo de las plantas muestreadas en cada cosecha (C1, C2 y C3) y experimento (Experimento 1 y

Experimento 2), fue cuantificado por el método del fenol sulfúrico (Dubois *et al.*, 1956). Los pseudotallos muestreados y secados en estufa a 60°C fueron molidos con mortero. Una fracción de entre 5 y 50 mg de la molienda se transfirió a un tubo de ensayo y se agregó agua destilada manteniendo una relación 1 ml de agua cada 10 mg de materia seca (MS) de pseudotallo. Para la extracción de CHS los homogenatos se calentaron en baño maría a 100°C durante 10 minutos, posteriormente las muestras se centrifugaron (Heraeus Megafuge 1.0, Kendro Laboratory Products GmbH, Hanau, Germany) a 2500 rpm durante 5 minutos. Este procedimiento se repitió 3 veces. Una alícuota de entre 30 y 250 µl dependiendo del material disponible para el análisis en cada experimento, cosecha y tratamiento, se colocó en un tubo de ensayo y se llevó a volumen final de 1 ml con agua destilada. Se agregaron 1 ml de solución de fenol al 5% p/v y 5 ml de ácido sulfúrico concentrado. Inmediatamente se agitó durante 30 segundos para homogeneizar. Se dejaron enfriar las muestras en baño maría a 25°C durante 20 minutos, y a temperatura ambiente durante 15 minutos más. Se midió la absorbancia de cada muestra a 490 nm de longitud de onda en espectrofotómetro (Spectronic 20, Baush y Lomb. USA) utilizando una solución blanca de 1 ml de agua, 1 ml de fenol 5% p/v y 5 ml de ácido sulfúrico concentrado. Paralelamente se construyó una curva estándar con solución de glucosa de 100 µg.ml⁻¹. A partir de la pendiente de la curva estándar se determinó la concentración de CHS de cada muestra. Con el dato de concentración de CHS y el peso seco del pseudotallo se calculó el contenido de CHS en cada muestra.

2.4. Diseño experimental y análisis estadístico

El diseño experimental utilizado fue en bloques completos aleatorizados, con unidades experimentales múltiples por tratamiento en cada bloque (Kuehl, 2001). El criterio de bloqueo utilizado fue la ubicación espacial de las plantas dentro del invernáculo, ya que se utilizaron dos mesadas con un cajón plástico por tratamiento en cada una (mesada 1 = bloque 1, mesada 2 = bloque 2), en los cuales se muestrearon 5 plantas por cosecha (n = 10). Las variables que involucraron proporciones (*i.e.* aerénquima de raíces) se transformaron con arcoseno (\sqrt{x}), previo al análisis. El análisis estadístico se realizó utilizando el paquete R para Windows (R Core team, 2014). Las diferentes variables se analizaron separadamente en cada cosecha utilizando ANOVA y se aplicó la prueba de Tukey para determinar diferencias significativas entre las medias de los tratamientos. En todos los casos se verificó la normalidad y homogeneidad de varianzas previo a los análisis descriptos. Los

resultados se presentan como medias no transformadas de 5 repeticiones por cada uno de los dos bloques ($n = 10$) \pm error estándar.

3. RESULTADOS

3.1. Experimento 1: Respuestas de plantas inundadas con 3 hojas expandidas

3.1.1. Condiciones ambientales

En la Figura 2 se muestra la dinámica de la temperatura máxima, media y mínima del aire en el Experimento 1. Durante los 14 días transcurridos entre C1 y C2 (período de inundación), las temperaturas medias del aire registradas en la base de las plantas de *T. ponticum* fueron: $13,1 \pm 0,53$ °C para el tratamiento capacidad de campo, $14,3 \pm 0,57$ °C para el de sumersión parcial y $13,2 \pm 0,5$ °C para el de sumersión completa, las mismas no presentaron diferencias significativas entre sí ($P = 0,32$). En los 14 días posteriores, transcurridos entre C2 y C3 (período de recuperación), las temperaturas medias registradas también fueron similares ($P = 0,60$), siendo los valores $13,6 \pm 0,61$ °C para el tratamiento capacidad de campo, $14,2 \pm 0,68$ °C para el de sumersión parcial y $14,5 \pm 0,63$ °C para el de sumersión completa. La RFAi determinada al mediodía en el interior del invernáculo, a la altura del borde superior de los cajones fue, en promedio, un 45% inferior a la del exterior (921 vs 1696 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente).

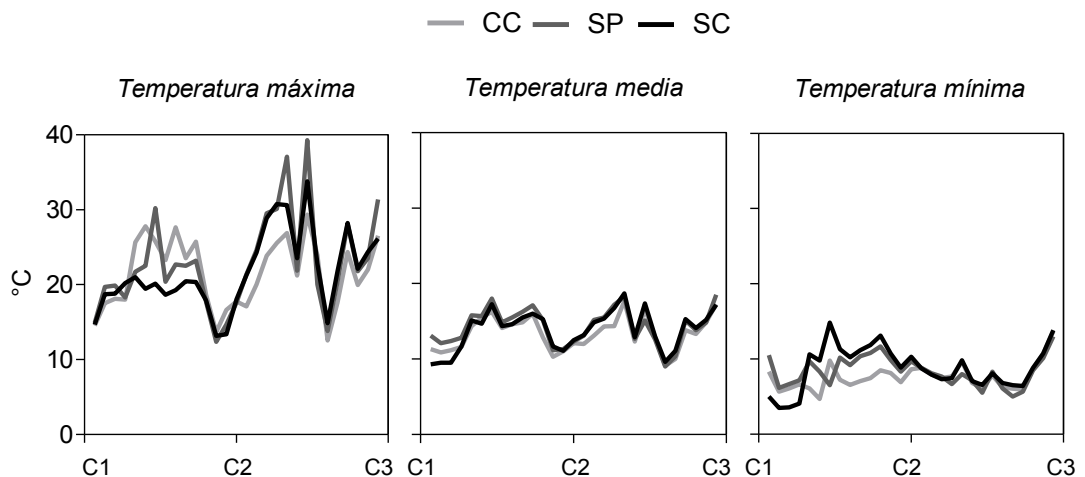


Figura 2. Evolución diaria de la temperatura media, máxima y mínima del aire en la base del pseudotallo de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 3 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos.

3.1.2. Determinaciones no destructivas

3.1.2.1. Supervivencia

La supervivencia de las plantas de *T. ponticum* resultó afectada únicamente al final del experimento (C3) en el tratamiento de sumersión completa, ya que sólo el 30% de plantas sobrevivieron. En la

Figura 3 se pueden observar imágenes de las plantas de cada tratamiento y en cada cosecha.

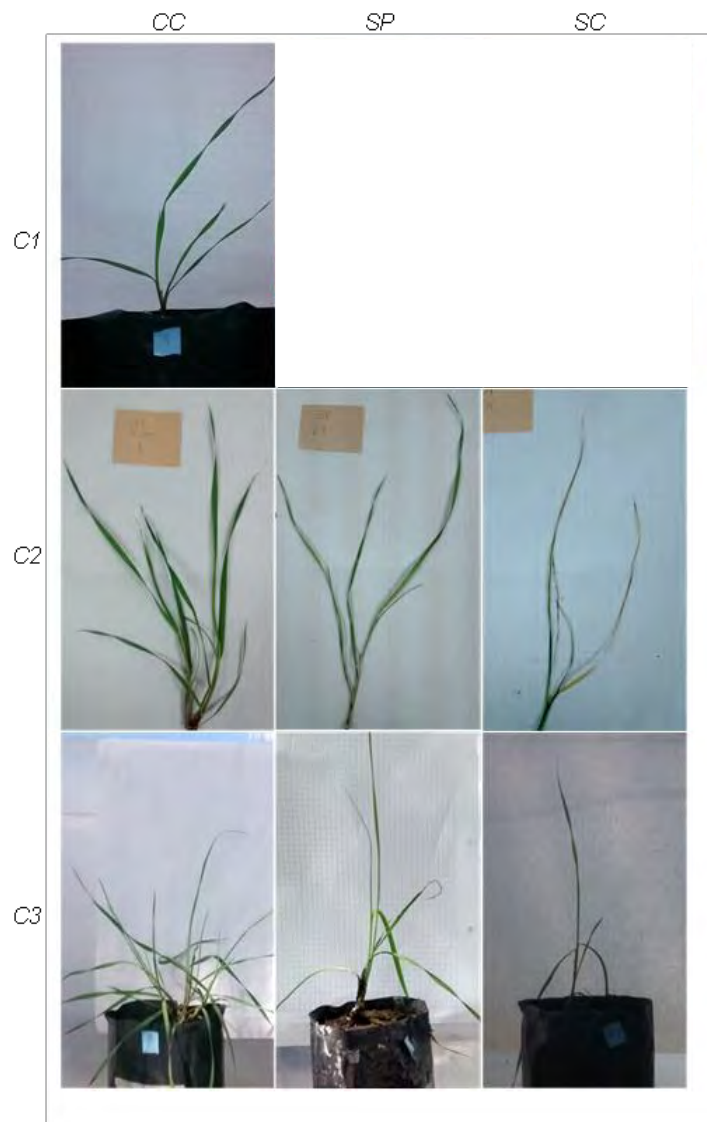


Figura 3. Imágenes de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 3 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos.

3.1.2.2. Altura de la planta, longitud del pseudotallo y de la lámina de la hoja más joven completamente expandida

La altura de las plantas de *T. ponticum* al inicio del experimento fue de 10,5 cm (Figura 4). No resultó afectada significativamente por los tratamientos de sumersión en la C2, a 14 días de la aplicación de los tratamientos ($P = 0,78$), ni en la C3, luego de 14 días de recuperación de las plantas a capacidad de campo ($P = 0,17$). Por otro lado, en la C2 se observó que la longitud del pseudotallo en el tratamiento de sumersión parcial fue un 59% mayor al de capacidad de campo ($P < 0,01$), mientras que el tratamiento sumersión completa no se diferenció significativamente de este último. Luego de 14 días de recuperación (C3) las plantas que habían estado sumergidas parcial y completamente no se diferenciaron significativamente del control, pero sí entre ambas ($P < 0,05$). En cuanto a la longitud de lámina de la hoja más joven completamente expandida, el tratamiento de sumersión parcial superó al de capacidad de campo en un 29% en la C2. Las láminas de las hojas que habían crecido sumergidas completamente, tenían las puntas muertas y su longitud fue un 38% menor que al de las plantas control. Similares resultados en lo referente a la longitud de pseudotallo y lámina se observaron en el macollo principal (Figura I del Apéndice).

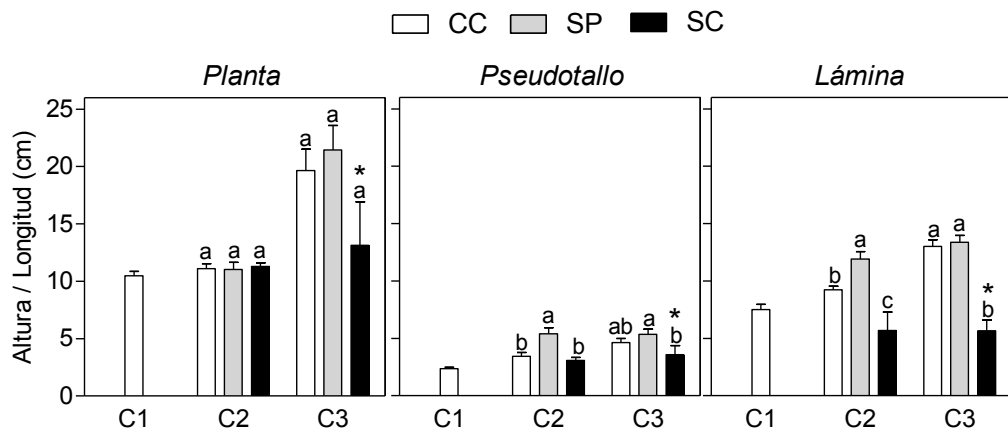


Figura 4. Altura de la planta, longitud del pseudotallo y de la lámina de la hoja más joven completamente expandida de todos los macollos de las plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 3 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. * indican promedio de las plantas sobrevivientes (30%). Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

Al finalizar el período de recuperación, la longitud de las láminas de los tratamientos sumersión parcial y capacidad de campo no presentaron diferencia significativa, y la de sumersión completa continuó siendo un 56% menor.

3.1.2.3. Número de macollos y número de hojas vivas

En la Tabla 1 puede observarse el número de hojas y macollos de las plantas en las diferentes cosechas. Ambas variables en tratamientos de sumersión, disminuyeron significativamente con respecto a las plantas que crecieron a capacidad de campo, tanto al final del período de sumersión (C2) como al final del de recuperación (C3). El número de macollos de las plantas sumergidas parcialmente superó al de las sumergidas completamente únicamente en C3. El número de hojas vivas en el tratamiento de sumersión parcial fue mayor al de sumersión completa en C2, mientras que en la C3 no se observó diferencia significativa entre ambos.

Tabla 1. Número de macollos y número de hojas vivas de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 3 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. * indican promedio de las plantas sobrevivientes (30%). Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0,05$).

		C1	C2	C3
N° macollos	CC	1,80 \pm 0,13	4,90 \pm 0,35 a	8,70 \pm 0,42 a
	SP		2,10 \pm 0,23 b	3,60 \pm 0,27 b
	SC		1,70 \pm 0,21 b	2,00 \pm 0,58 c*
N° hojas vivas	CC	3,90 \pm 0,10	11,90 \pm 0,74 a	22,50 \pm 1,22 a
	SP		5,10 \pm 0,48 b	8,70 \pm 0,70 b
	SC		2,20 \pm 0,25 c	4,67 \pm 1,45 b*

3.1.2.4. Índice de verdor foliar

El verdor de la hoja más joven completamente expandida disminuyó significativamente ($P < 0,05$) luego de 14 días de sumersión (C2) con respecto a las plantas que crecían a capacidad de campo ($40,0 \pm 0,5$ unidades SPAD), y resultó más

afectado en las plantas del tratamiento de sumersión completa ($19,2 \pm 4,5$ unidades SPAD) que en las de sumersión parcial ($27,3 \pm 0,6$ unidades SPAD). Luego de 14 días recuperación (C3), las plantas mantuvieron las diferencias siendo los valores de índice de verdor foliar $39,8 \pm 0,6$; $27,2 \pm 0,5$ y $23,2 \pm 1,5$ unidades SPAD, para los tratamientos capacidad de campo, sumersión parcial y sumersión completa respectivamente.

3.1.2.5. Rendimiento cuántico del FOTOSISTEMA II

El rendimiento cuántico del FOTOSISTEMA II (Φ PSII) de la hoja más joven completamente expandida se evaluó en la C2, inmediatamente después de finalizado el tratamiento de sumersión. El promedio de estos valores en las plantas del tratamiento de sumersión completa ($0,30 \pm 3,1 \times 10^{-2}$) fue significativamente menor ($P < 0,05$) a los de los tratamientos capacidad de campo ($0,73 \pm 3,8 \times 10^{-3}$) y sumersión parcial ($0,69 \pm 4,2 \times 10^{-3}$). Estos últimos no presentaron diferencias significativas entre sí.

3.1.3 Determinaciones destructivas

3.1.3.1. Biomasa total y por compartimento

En cuanto a la producción de biomasa total, luego de los 14 días de inundación (C2), se registró una disminución del 48% en las plantas del tratamiento sumersión parcial con respecto a las del tratamiento capacidad de campo (Figura 5). De igual manera, las biomásas de raíz, pseudotallo y lámina de las plantas sumergidas parcialmente disminuyeron un 37%, 56% y 49% respectivamente (Tabla 2). Luego de 14 días de recuperación a capacidad de campo (C3) la biomasa total en el tratamiento sumersión parcial fue un 49% menor que las plantas control, así como las biomásas de raíz, pseudotallo y lámina fueron un 43%, 52% y 67%, respectivamente. Por otro lado, en la C2 las plantas del tratamiento sumersión completa presentaron la menor biomasa total, la cual disminuyó un 79% con respecto al tratamiento capacidad de campo, al igual que la de sus componentes (raíz 82%, pseudotallo 88% y lámina 96%). El 30% de las plantas del tratamiento sumersión completa que sobrevivieron al finalizar el experimento (C3) registraron una muy baja biomasa total. Si bien no hubo diferencias significativas entre tratamientos en el material muerto en C2, los

tratamientos de sumersión aumentaron significativamente el material muerto en C3 alcanzando aproximadamente ocho veces los valores de las plantas que crecieron a capacidad de campo.

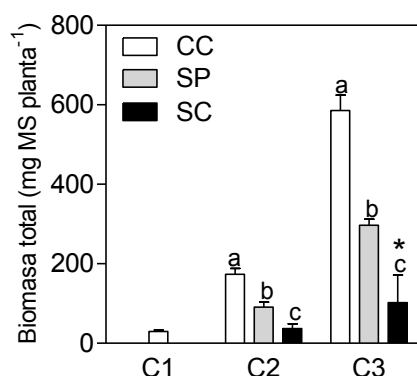


Figura 5. Biomasa total (mg MS planta⁻¹) de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 3 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. * indican promedio de las plantas sobrevivientes (30%). Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0,05$).

Tabla 2. Biomasa de raíz, pseudotallo, lamina y material muerto (mg MS planta⁻¹) de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 3 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. * indican promedio de las plantas sobrevivientes (30%). Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0,05$).

Biomasa		C1	C2	C3
Raíz (mg MS planta ⁻¹)	CC	6,34 \pm 1,00	25,96 \pm 1,62 a	100,02 \pm 10,42 a
	SP		16,30 \pm 2,62 b	56,86 \pm 9,50 b
	SC		4,78 \pm 0,60 c	8,97 \pm 3,34 c*
Pseudotallo (mg MS planta ⁻¹)	CC	7,78 \pm 0,79	58,31 \pm 7,18 a	191,38 \pm 16,13 a
	SP		25,57 \pm 3,81 b	92,42 \pm 14,40 b
	SC		7,23 \pm 1,49 c	22,53 \pm 10,50 c*
Lámina (mg MS planta ⁻¹)	CC	15,71 \pm 1,75	89,19 \pm 6,88 a	286,84 \pm 18,56 a
	SP		45,12 \pm 5,72 b	93,50 \pm 12,07 b
	SC		4,18 \pm 0,88 c	20,27 \pm 9,12 c*
Material muerto (mg MS planta ⁻¹)	CC		0,36 \pm 0,25 a	7,13 \pm 1,72 a
	SP		4,05 \pm 1,12 a	54,12 \pm 9,71 b
	SC		20,87 \pm 11,15 a	53,47 \pm 7,12 b*

3.1.3.2. Tasa de crecimiento relativo

Durante el período de sumersión, las tasas de crecimiento relativo del tratamiento sumersión parcial fueron 38 - 44% inferiores a las del de capacidad de campo (Figura 6). A su vez, las tasas del tratamiento sumersión completa fueron negativas en todos los casos indicando muerte de tejidos, siendo la más afectada la de la lámina. Como anteriormente se mencionó, una vez retirada el agua, el 70% de las plantas no sobrevivió al estrés, lo cual se observó con claridad durante la recuperación. En este período la única tasa de crecimiento relativo inferior a CC fue la de la raíz del 30 % de las plantas sobrevivientes a la sumersión completa.

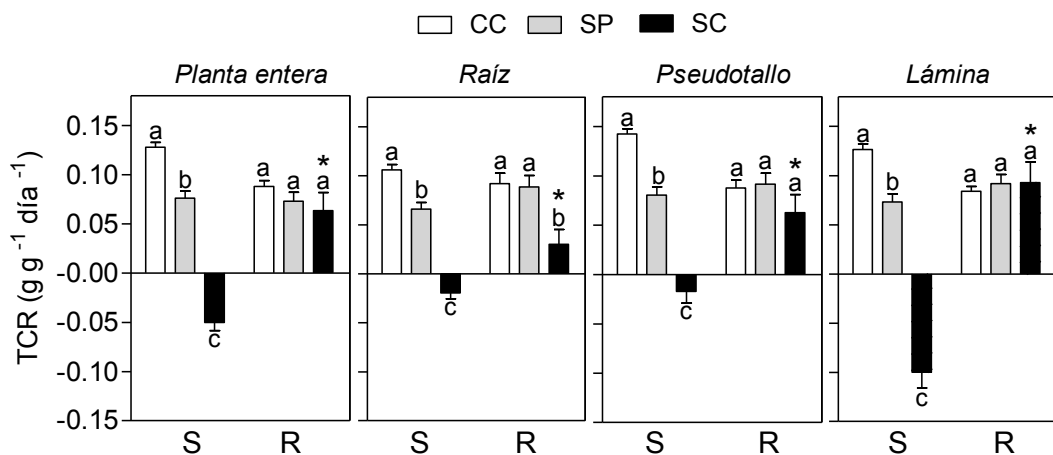


Figura 6. Tasa de crecimiento relativo (TCR) de plantas enteras de *Thinopyrum ponticum* y sus componentes (raíz, pseudotallo y lámina) mantenidas a capacidad de campo (CC) o sometidas en el estado de desarrollo de 3 hojas expandidas a sumersión parcial (SP) o sumersión completa (SC) por 14 días (S) y un posterior período de recuperación de 14 días a CC (R). Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. * indican promedio de las plantas sobrevivientes (30%). Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0,05$).

3.1.3.3. Área foliar

El área foliar disminuyó en ambos tratamientos de sumersión con respecto al de capacidad de campo en C2 y en C3 (Tabla 3). El tratamiento sumersión parcial presentó el 58% y el 35%, y el de sumersión completa el 6% y 9% del área foliar respecto al control en C2 y C3, respectivamente. El área foliar específica fue marginalmente mayor ($P = 0,0667$) en plantas sujetas a sumersión en C2 y resultó similar ($P = 0,4753$) entre todos los tratamientos al final de la recuperación (C3).

Tabla 3. Área foliar (AF, cm² planta⁻¹) y área foliar específica (AFE, cm² g PS lámina⁻¹) de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 3 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios ± error estándar de 10 réplicas. * indican promedio de las plantas sobrevivientes (30%). Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas entre tratamientos (P < 0,05). § indica diferencias marginalmente significativas (P < 0,10).

		C1	C2	C3
AF (cm ² planta ⁻¹)	CC	4,77 ± 1,59	26,20 ± 2,20 a	70,41 ± 6,86 a
	SP		15,08 ± 1,70 b	24,74 ± 2,64 b
	SC		1,58 ± 0,32 c	6,23 ± 3,07 b*
AFE (cm ² g PS lámina ⁻¹)	CC	304,06 ± 17,96	292,51 ± 5,75 a	248,20 ± 22,24 a
	SP		360,23 ± 32,40 a [§]	275,71 ± 11,67 a
	SC		343,63 ± 20,18 a [§]	285,73 ± 25,68 a*

3.1.3.4. Longitud radical

La longitud total de raíces disminuyó en función de la intensidad de sumersión de las plantas (Figura 7), así las plantas sometidas a sumersión parcial presentaron una menor longitud total de raíces que las de control y, a su vez, superaron a las de sumersión completa en C2. Por otro lado, en C3 el largo de raíces de las plantas sometidas a sumersión parcial no difirió de las del tratamiento control, y ambas presentaron un valor mayor a las del de sumersión completa. Las longitudes de las raíces finas (entre 0 y 0,5 mm de diámetro) de las plantas de los tratamientos sumersión parcial y sumersión completa fueron menores que las de capacidad de campo en C2 (Tabla 4). En C3 no se halló diferencia significativa entre el tratamiento sumersión parcial y control. En C2 y C3 la longitud total de raíces de diámetro intermedio (0,5 – 1 mm de diámetro) fue menor en sumersión completa con respecto a los restantes tratamientos. En la C2 la longitud de raíces gruesas (mayores a 1 mm) de las plantas sumergidas parcialmente presentaron un valor intermedio entre los otros dos tratamientos, mientras que en C3 presentó un valor inferior al de capacidad de campo. En el tratamiento sumersión completa se registró la presencia de raíces gruesas únicamente en una repetición.

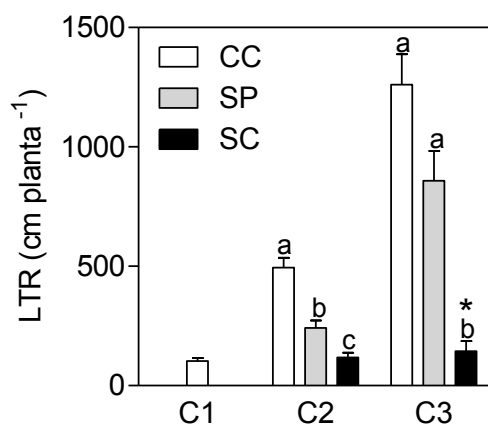


Figura 7. Largo total de raíces (LTR) de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 3 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. * indican promedio de las plantas sobrevivientes (30%). Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0,05$).

Tabla 4. Largo de raíces finas (0 - 0,5 mm de diámetro), de diámetro intermedio (0,5 - 1 mm de diámetro) y gruesas (más de 1 mm de diámetro) de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 3 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. * indican promedio de las plantas sobrevivientes (30%). Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0,05$).

Largo raíces		C1	C2	C3
Finas (cm)	CC	99,11 \pm 11,43	445,99 \pm 40,41 a	1121,86 \pm 118,42 a
	SP		200,71 \pm 25,40 b	749,86 \pm 110,18 a
	SC		111,86 \pm 19,45 b	131,94 \pm 37,40 b*
Intermedias (cm)	CC	3,68 \pm 1,24	46,76 \pm 4,77 a	93,09 \pm 14,16 a
	SP		39,87 \pm 6,61 a	98,18 \pm 15,35 a
	SC		6,21 \pm 1,62 b	12,32 \pm 4,67 b*
Gruesas (cm)	CC	0,01	1,43 \pm 0,37 a	44,77 \pm 7,90 a
	SP		0,88 \pm 0,46 ab	8,50 \pm 2,87 b
	SC		0,12 \pm 0,04 b	0,01

3.1.3.5. Porcentaje de aerénquima

En la Figura 8 se puede observar la presencia de lagunas aerénquimáticas lisígenas dispuestas en forma radial en la corteza de la raíz. El aerénquima constitutivo fue bajo en raíces de plantas que crecieron a capacidad de campo. El porcentaje de aerénquima fue 88% mayor bajo sumersión parcial que bajo sumersión completa, pero ninguno se diferenció significativamente de las plantas a capacidad de campo.

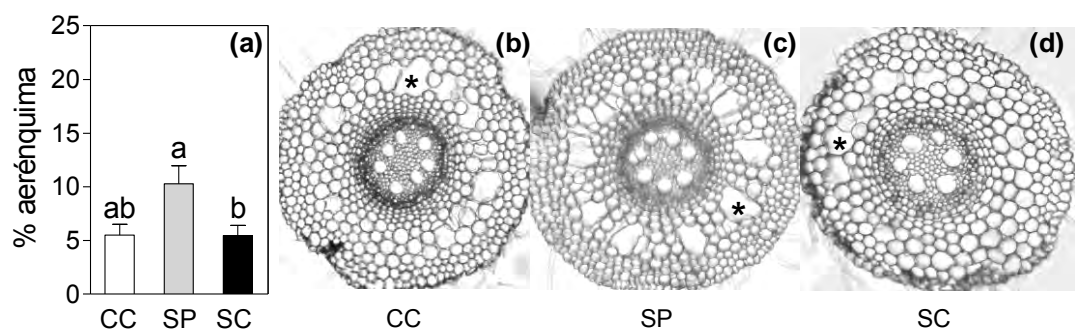


Figura 8. Porcentaje de aerénquima (a) y cortes transversales de raíces de plantas de *Thinopyrum ponticum* mantenidas a capacidad de campo (CC, b) o sometidas a sumersión parcial (SP, c) o sumersión completa (SC, d) en el estado de desarrollo de 5 hojas expandidas. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0,05$). * indica presencia de lagunas aerénquimáticas.

3.1.3.6. Concentración y contenido de carbohidratos solubles en pseudotallo

En la Figura 9a se observa que al finalizar el período de inundación (C2), la concentración de carbohidratos solubles en el pseudotallo disminuyó significativamente al aumentar la intensidad de sumersión, siendo mayor en el tratamiento capacidad de campo, intermedio en sumersión parcial y menor en sumersión completa. Luego de 14 días de recuperación (C3) el tratamiento sumersión parcial presentó un valor similar al control, y el de sumersión completa un valor inferior a ambos. El contenido total de carbohidratos solubles en pseudotallo (Figura 9b) también disminuyó en respuesta a la sumersión. En la C2 la disminución con respecto al tratamiento capacidad de campo fue del 64% y 96%, en sumersión parcial y sumersión completa, respectivamente. En la C3 esta disminución fue del 53% y 93%, en sumersión parcial y sumersión completa, respectivamente.

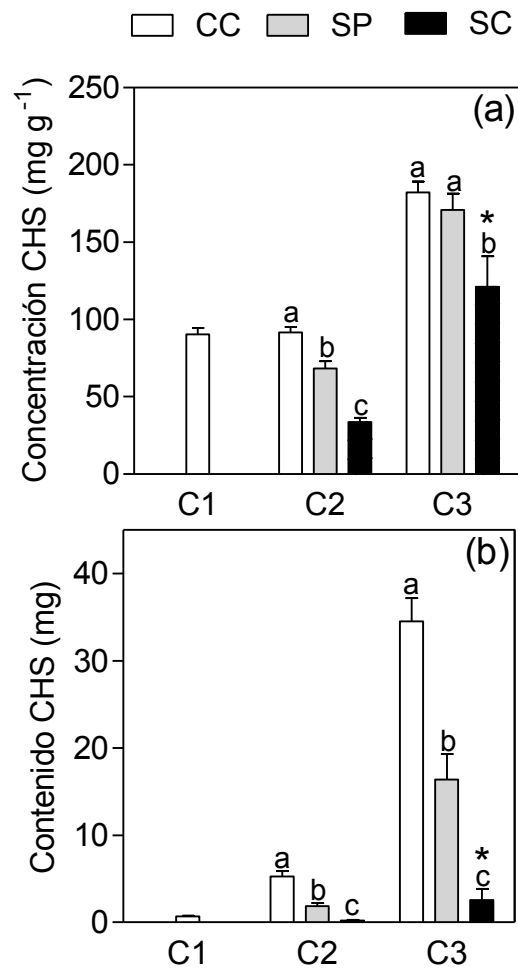


Figura 9. Concentración (a) y contenido total (b) de carbohidratos solubles (CHS) en el pseudotallo de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 3 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. * indican promedio de las plantas sobrevivientes (30%). Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0,05$).

3.2. Experimento 2: Respuestas de plantas inundadas de 5 hojas expandidas

3.2.1. Condiciones ambientales

En la Figura 10 se muestra la dinámica de la temperatura media, máxima y mínima durante el Experimento 2. En el período de inundación, comprendido entre C1 y C2, las temperaturas medias del aire registradas en la base del pseudotallo de las plantas de *T. ponticum* fueron similares ($P = 0,70$), siendo los valores $15,6 \pm 0,69$ °C, $15,7 \pm 0,52$ °C y $16,2 \pm 0,51$ °C para los tratamientos capacidad de campo, sumersión parcial y sumersión completa, respectivamente. En los 14 días posteriores, transcurridos entre C2 y C3, cuando las plantas de todos los tratamientos estuvieron recuperándose a capacidad de campo, las temperaturas medias medidas fueron $15,2 \pm 0,71$ °C para las que habían crecido en condiciones óptimas de drenaje durante todo el experimento, $15,5 \pm 0,79$ °C para las que habían estado sumergidas parcialmente y $14,9 \pm 0,70$ °C para que habían estado sumergidas completamente, las mismas tampoco presentaron diferencias significativas ($P = 0,85$).

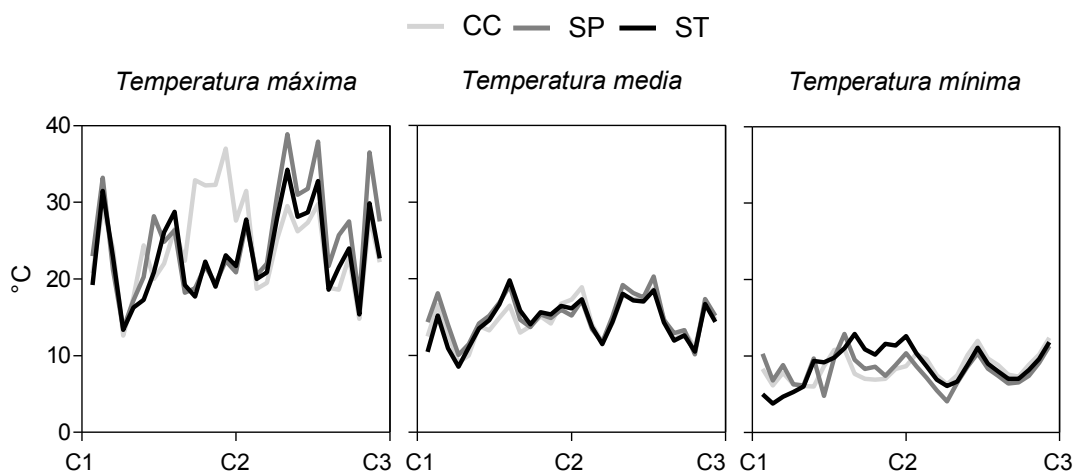


Figura 10. Evolución diaria de la temperatura media, máxima y mínima del aire a la altura de la base del pseudotallo de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 5 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos.

La radiación fotosintéticamente activa (RFA) estimada durante el experimento dentro y fuera del invernáculo fue en promedio de 1130 y 1936 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente, siendo la RFA en el interior aproximadamente un 41% inferior al exterior. Además, en este experimento, durante el período de inundación se construyó

un perfil de extinción de la radiación para todos los tratamientos (Figura 11). La RFAi por encima del agua disminuyó hacia la base del tallo hasta alcanzar valores con respecto al tratamiento capacidad de campo del 38% y 22% en los tratamientos sumersión parcial y sumersión completa, respectivamente.

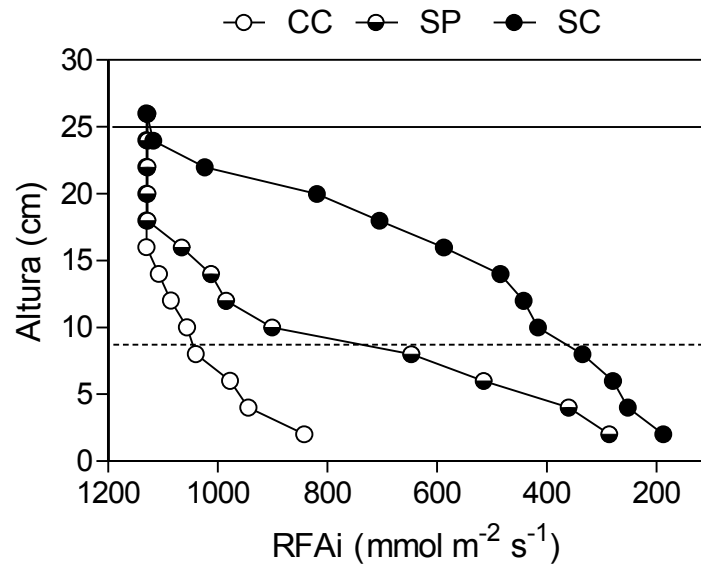


Figura 11. Perfiles de radiación fotosintéticamente activa (RFAi) medida hasta los dos cm de la base de los pseudotallos de las plantas en 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa). La línea punteada indica altura del agua en SP y la línea sólida en SC.

3.2.2. Determinaciones no destructivas

3.2.2.1. Supervivencia

La supervivencia de las plantas de *T. ponticum* no fue afectada por ninguno de los tratamientos de sumersión a lo largo del experimento. En la Figura 12 se pueden observar imágenes de las plantas de *T. ponticum* de cada tratamiento en cada cosecha.

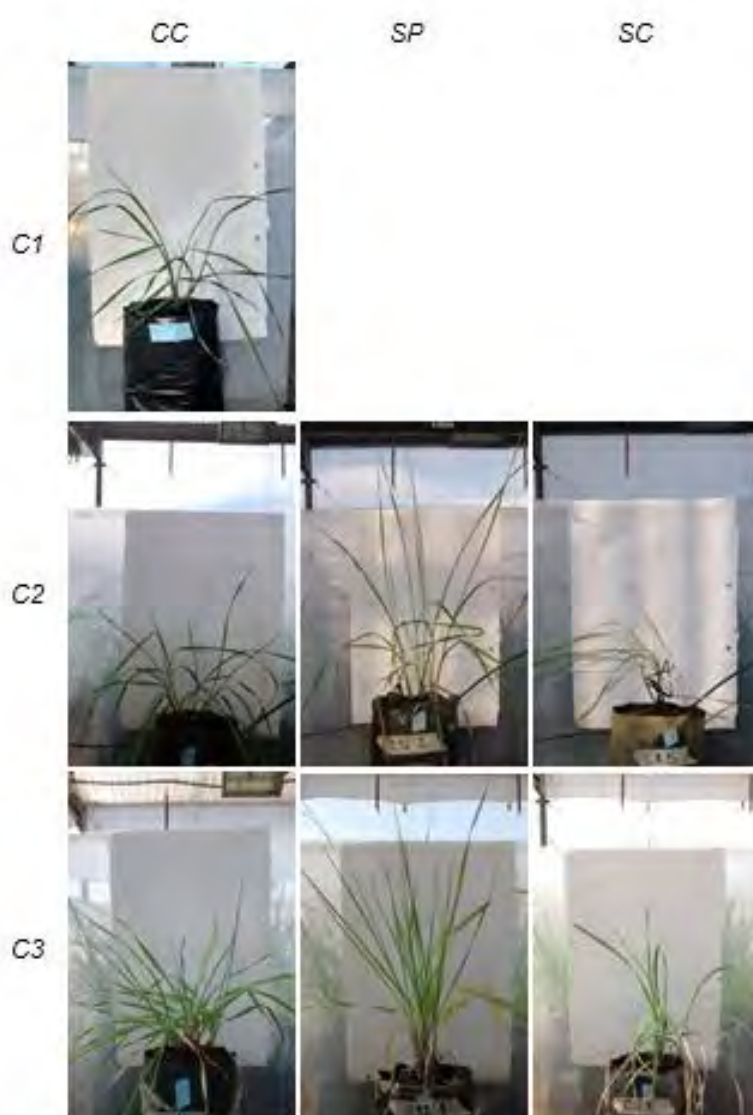


Figura 12. Imágenes de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 5 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos.

3.2.2.2. Altura de la planta, longitud del pseudotallo y de la lámina de la hoja más joven completamente expandida

La altura promedio de las plantas de *T. ponticum* al inicio del experimento (C1) fue 16,9 cm (Figura 13). Las plantas del tratamiento sumersión parcial aumentaron su altura un 77% y 62% con respecto a las plantas del tratamiento capacidad de campo tanto en C2 como en C3, respectivamente. Las plantas del tratamiento sumersión completa mantuvieron una altura similar a las que crecieron a capacidad de campo en ambas cosechas pero permaneciendo debajo del agua ($P > 0,05$). Por otro lado, la longitud del pseudotallo bajo sumersión parcial aumentó, con respecto a los controles, un 53% en C2 y un 42% en C3, mientras que el tratamiento sumersión completa aumentó un 29% en C2 y un 42% en C3. Los promedios de las longitudes de los pseudotallos no se diferenciaron significativamente entre tratamientos de sumersión en ninguna de las cosechas. La longitud de las láminas que crecieron durante sumersión parcial fue un 31% y un 23% mayor al resto de los tratamientos, en C2 y C3 respectivamente. Similares resultados en lo referente a la longitud de pseudotallo y lámina se observaron en el macollo principal (Figura II del Apéndice).

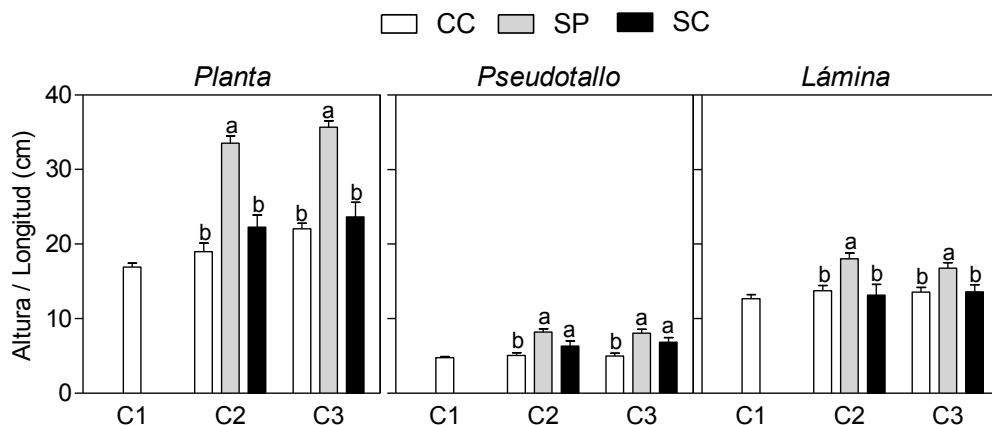


Figura 13. Altura de planta, longitud del pseudotallo y de la lámina de la hoja más joven completamente expandida en plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 5 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

3.2.2.3. Número de macollos y número de hojas vivas

En la Tabla 5 se observa que al final del período de sumersión (C2) el número de macollos y el número de hojas vivas del tratamiento sumersión parcial no presentó diferencias significativas con respecto al tratamiento capacidad de campo, mientras que en el tratamiento sumersión completa ambas variables fueron menores respecto a los otros dos tratamientos ($P < 0,05$). Al final del período de recuperación (C3) las variables mencionadas disminuyeron en ambos tratamientos de sumersión, presentando los tratamientos sumersión parcial y sumersión completa valores de aproximadamente 66% y un 33% de los determinados en las plantas control, respectivamente.

Tabla 5. Número de macollos y número de hojas vivas en plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 5 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

		C1	C2	C3
N° macollos	CC	6,70 ± 0,60	9,20 ± 0,61 a	16,60 ± 1,15 a
	SP		10,10 ± 0,57 a	10,00 ± 0,72 b
	SC		7,10 ± 0,53 b	5,30 ± 0,62 c
N° hojas vivas	CC	16,20 ± 1,21	22,00 ± 1,87 a	45,30 ± 3,09 a
	SP		22,90 ± 1,48 a	26,80 ± 2,07 b
	SC		12,50 ± 1,68 b	14,20 ± 1,78 c

3.2.2.4. Índice de verdor foliar

El índice de verdor de la hoja más joven completamente expandida disminuyó significativamente ($P < 0,05$) con respecto al control ($35,6 \pm 0,7$ unidades SPAD) luego de 14 días de sumersión (C2), y resultó más afectado ($P < 0,05$) en el tratamiento de sumersión completa ($25,4 \pm 0,9$ unidades SPAD) que en el de sumersión parcial ($29,9 \pm 0,6$ unidades SPAD). Luego de 14 días de recuperación (C3) las plantas de los tratamientos control y sumersión parcial no presentaron diferencias significativas ($26,8 \pm 0,6$ y $25,3 \pm 0,5$ unidades SPAD respectivamente), mientras que en las plantas del tratamiento sumersión completa el índice de verdor fue significativamente mayor a ambos ($30,9 \pm 0,7$ unidades SPAD).

3.2.2.5. Rendimiento cuántico del Fotosistema II

El rendimiento cuántico del Fotosistema II (Φ PSII) de la hoja más joven completamente expandida se evaluó en la C2, inmediatamente después de finalizado el período de inundación. El valor promedio del tratamiento sumersión completa ($0,58 \pm 2,8 \times 10^{-3}$) fue significativamente inferior ($P < 0,05$) al del tratamiento control ($0,70 \pm 5,3 \times 10^{-3}$) y al de sumersión parcial ($0,70 \pm 6,0 \times 10^{-3}$).

3.3.

Determinaciones destructivas

3.3.1.1. Biomasa total y por compartimento

Al finalizar el período de inundación (C2) la biomasa total en las plantas sumergidas parcialmente fue un 46% mayor que la de las plantas a capacidad de campo (Figura 14). La diferencia entre ambos tratamientos se debió fundamentalmente a una mayor biomasa de pseudotallo y material muerto en SP (Tabla 6), ya que el peso seco de raíz y lámina no presentaron diferencias significativas. Por otro lado, la biomasa total de las plantas que habían estado sumergidas completamente disminuyó un 60% con respecto a las plantas que crecieron a capacidad de campo (Figura 14), lo que resultó de una disminución de la biomasa de raíz, pseudotallo y lámina, y un aumento del material muerto (Tabla 6). Al finalizar el período de recuperación (C3) las plantas del tratamiento sumersión parcial no presentaron diferencias significativas ($P < 0,05$) en la biomasa total, ni en sus compartimentos, con respecto al tratamiento capacidad de campo, a excepción de la lámina que fue un 28% menor. Las plantas del tratamiento sumersión completa presentaron una menor biomasa total y de raíz, pseudotallo y lámina, pero similar biomasa de material muerto.

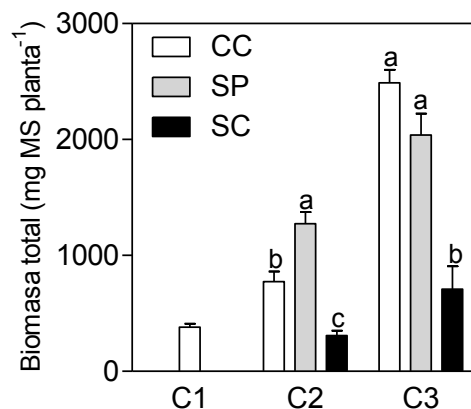


Figura 14. Biomasa total (mg MS planta⁻¹) de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 5 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

Tabla 6. Biomasa de raíz, pseudotallo, lámina y material muerto (mg MS planta⁻¹) de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 5 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

Biomasa		C1	C2	C3
Raíz (mg MS planta ⁻¹)	CC	60,49 \pm 8,90	132,90 \pm 23,94 a	560,61 \pm 44,58 a
	SP		191,31 \pm 16,30 a	491,73 \pm 52,37 a
	SC		48,78 \pm 7,97 b	124,18 \pm 27,74 b
Pseudotallo (mg MS planta ⁻¹)	CC	131,43 \pm 11,19	272,19 \pm 28,99 b	873,05 \pm 69,08 a
	SP		539,77 \pm 53,93 a	775,96 \pm 38,32 a
	SC		95,97 \pm 12,19 c	211,19 \pm 75,19 b
Lámina (mg MS planta ⁻¹)	CC	187,1 \pm 15,03	358,36 \pm 39,93 a	877,32 \pm 69,31 a
	SP		447,91 \pm 38,12 a	632,21 \pm 32,87 b
	SC		101,57 \pm 20,13 b	198,52 \pm 52,45 c
Material muerto (mg MS planta ⁻¹)	CC	2,59 \pm 0,88	11,41 \pm 6,33 b	177,93 \pm 22,90 a
	SP		93,84 \pm 13,63 a	139,72 \pm 18,26 a
	SC		62,51 \pm 2,74 a	175,58 \pm 35,97 a

3.3.1.2. Tasa de crecimiento relativo

Durante el período de inundación la tasa de crecimiento relativo (Figura 15) de la planta entera bajo sumersión parcial fue 47% mayor a la de las plantas que crecieron a capacidad de campo, lo cual se debió a la mayor tasa del pseudotallo, ya que no se encontraron diferencias en las tasas de raíz ni de lámina entre ambos tratamientos. Por otro lado, la tasa de crecimiento relativo bajo sumersión completa fue negativa para todos los compartimentos analizados durante el período de estrés. Durante el período de recuperación las tasas de crecimiento en ambos tratamientos de sumersión fueron inferiores a la de las plantas a capacidad de campo, con excepción de la planta entera y lámina del tratamiento sumersión completa.

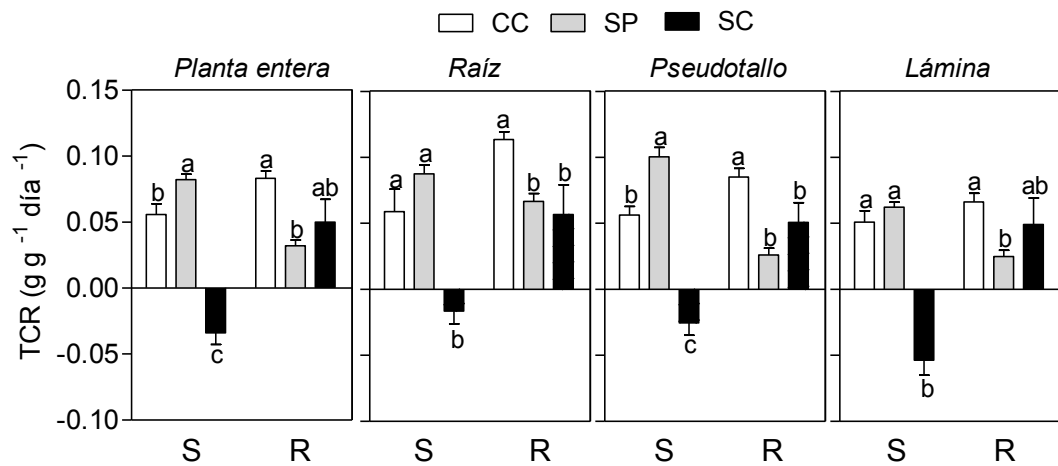


Figura 15. Tasa de crecimiento relativo (TCR) de plantas enteras de *Thinopyrum ponticum* y sus componentes (raíz, pseudotallo y lámina) mantenidas a capacidad de campo (CC) o sometidas en el estado de 5 hojas expandidas a sumersión parcial (SP) o sumersión completa (SC) por 14 días (I) y un posterior período de recuperación de 14 días a CC (R). Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$).

3.3.1.3. Área foliar

El área foliar de las plantas del tratamiento sumersión parcial no mostró diferencias significativas con respecto a las del tratamiento capacidad de campo en C2 y en C3, mientras que en las del tratamiento sumersión completa disminuyó un 61% en C2 y un 65% en C3 (Tabla 7). El área foliar específica fue similar entre todos los tratamientos en C2 ($P = 0.2434$). En C3 los tratamientos capacidad de campo y sumersión parcial presentaron valores de área foliar específica similares entre sí e inferiores al tratamiento sumersión completa.

Tabla 7. Área foliar (AF, cm² planta⁻¹) y área foliar específico (AFE, cm² g PS lámina⁻¹) de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 5 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios ± error estándar de 10 réplicas. Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas (P < 0,05).

		C1	C2	C3
AF (cm ² planta ⁻¹)	CC	55,08 ± 12,23	68,78 ± 9,32 a	111,19 ± 11,59 a
	SP		93,18 ± 6,42 a	91,68 ± 8,45 a
	SC		26,95 ± 5,12 b	39,29 ± 6,90 b
AFE (cm ² g PS lámina ⁻¹)	CC	297,32 ± 27,06	200,53 ± 24,54 a	127,04 ± 8,51 b
	SP		211,32 ± 7,49 a	145,16 ± 4,81 b
	SC		249,72 ± 31,05 a	194,62 ± 7,74 a

3.3.1.4. Longitud radical

En la Figura 16 se observa que la longitud total de raíces del tratamiento sumersión parcial no presentó diferencias significativas con respecto al de capacidad de campo en ninguna de las cosechas (C2 y C3). Por otro lado, las plantas del tratamiento sumersión completa disminuyeron la longitud total de raíces de un 52% en C2 y de un 73% en C3, y se mantuvieron similares a la de las plantas muestreadas al inicio del experimento (C1). Una respuesta similar se observó en la longitud de las raíces finas (entre 0 y 0,5 mm de diámetro). La longitud de raíces de diámetro intermedio (0.5 – 1 mm de diámetro) de las plantas sumergidas parcialmente en C2 fue mayor que la del resto de los tratamientos (Tabla 8), y en la C3 el tratamiento capacidad de campo presentó un valor intermedio entre los dos tratamientos de sumersión, los cuales difirieron entre sí, presentando el de sumersión completa una longitud de raíces 76% menor al de sumersión parcial. La longitud de raíces gruesas (mayores a 1 mm de diámetro) en C2 presentó una respuesta similar a la observada en C3 en las raíces de diámetro intermedio. Las longitudes de raíces gruesas de los tratamientos capacidad de campo y sumersión parcial en C3 fueron similares entre si y superiores a las del de sumersión completa.

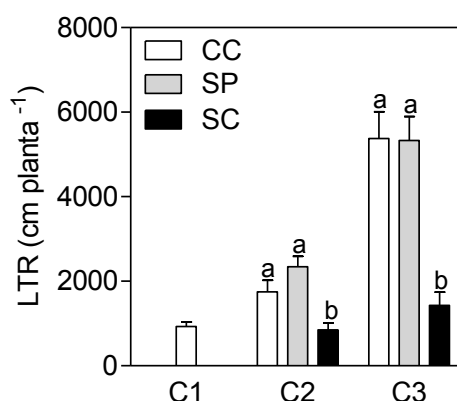


Figura 16. Largo total de raíces (LTR) de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 5 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

Tabla 8. Largo de raíces finas (0 - 0,5 mm), intermedias (0,5 - 1 mm) y gruesas (diámetro > 1 mm) de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 5 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

Largo raíces		C1	C2	C3
Finas (cm)	CC	825,03 \pm 91,82	1576,78 \pm 243,29 a	4915,00 \pm 591,90 a
	SP		2026,53 \pm 230,17 a	4694,02 \pm 518,81 a
	SC		737,48 \pm 146,44 b	1214,76 \pm 269,37 b
Intermedias (cm)	CC	90,69 \pm 18,42	121,63 \pm 24,45 b	299,33 \pm 30,10 ab
	SP		213,94 \pm 16,63 a	431,90 \pm 46,54 a
	SC		101,68 \pm 17,95 b	197,14 \pm 35,23 b
Gruesas (cm)	CC	11,96 \pm 2,79	50,92 \pm 13,14 ab	156,39 \pm 19,35 a
	SP		95,60 \pm 16,71 a	198,17 \pm 28,38 a
	SC		8,12 \pm 3,45 b	19,44 \pm 6,47 b

3.3.1.5. Porcentaje de aerénquima

En la Figura 17 se puede observar la presencia de lagunas aerenquimáticas lisígenas dispuestas en forma radial en la corteza de la raíz. El aerénquima constitutivo fue bajo en raíces de plantas de *T. ponticum* que crecieron a capacidad de campo. Ambos tratamientos de inundación aumentaron el porcentaje de aerénquima, duplicándose bajo sumersión parcial e incrementándose un 72% en sumersión completa.

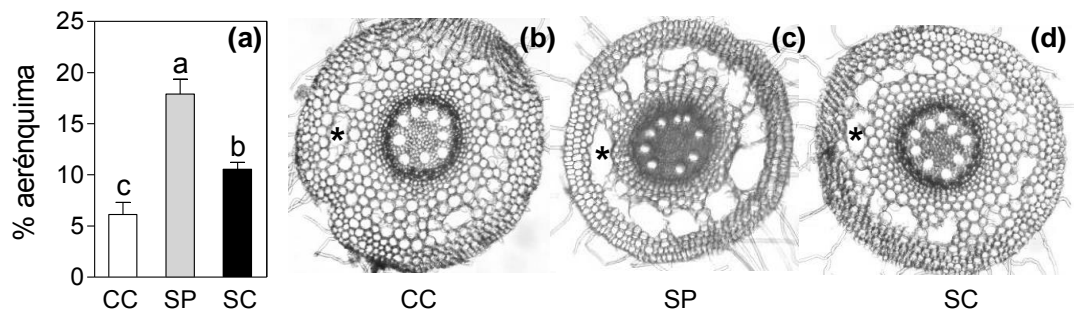


Figura 17. Porcentaje de aerénquima (a) y cortes transversales de raíces de plantas de *Thinopyrum ponticum* mantenidas a capacidad de campo (CC, b) o sometidas a sumersión parcial (SP, c) o sumersión completa (SC, d) en el estado de desarrollo de 5 hojas expandidas. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$). * indica presencia de lagunas aerenquimáticas.

3.3.1.6. Concentración y contenido de carbohidratos solubles en pseudotallo

En la Figura 18 se observa que la concentración de carbohidratos solubles en el pseudotallo disminuyó significativamente al aumentar la intensidad de sumersión tanto en C2 como en C3, siendo mayor en el tratamiento capacidad de campo, intermedia en el de sumersión parcial y menor en el de sumersión completa. Por otro lado, el contenido total de carbohidratos solubles en pseudotallo en C2 aumentó en las plantas sumergidas parcialmente un 38% y disminuyó en las sumergidas completamente un 98% con respecto a las que crecieron a capacidad de campo. En la C3 ambos tratamientos de sumersión disminuyeron el contenido total de carbohidratos con respecto a las plantas control, (SP disminuyó un 25% y SC un 88%).

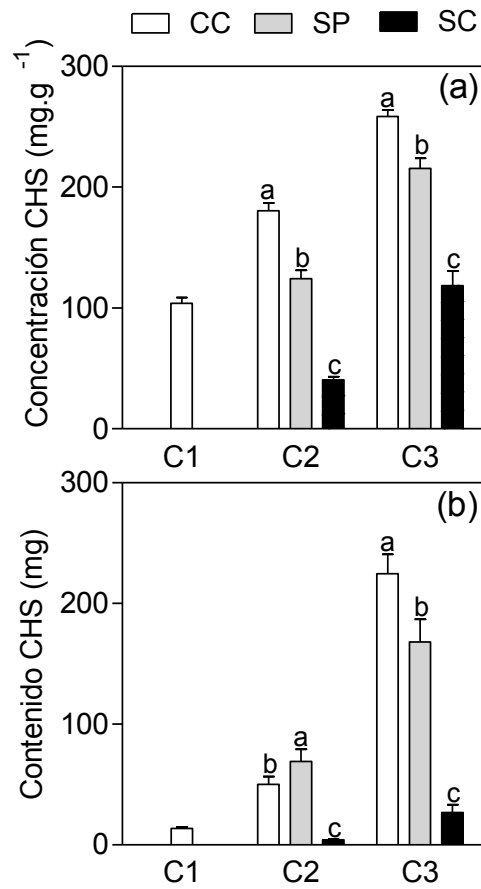


Figura 18. Concentración (a) y contenido total de carbohidratos solubles (CHS) en pseudotallo de plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 5 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

4. DISCUSIÓN

Los resultados de ambos experimentos indican que *T. ponticum* presentó, bajo sumersión parcial, algunos de los mecanismos típicos de la aclimatación de especies forrajeras tolerantes a ambientes inundables entre los que se destacan el incremento de la longitud de órganos aéreos y de tejido aerenquimático (Armstrong, 1979; Insausti *et al.*, 2001; Striker *et al.*, 2005). Por otro lado, resultó severamente afectado por la sumersión completa, especialmente en el estado de 3 hojas expandidas dado que la mayoría de las plantas murieron durante el período de recuperación. En general, y para ambas intensidades de sumersión, se pudo observar que las plantas presentaron un mejor desempeño en el estado de desarrollo de 5 hojas expandidas, que en el de 3 hojas expandidas. Estos resultados son coincidentes con los escasos antecedentes en la literatura que hacen referencia a la capacidad diferencial de las plantas de responder a este tipo de estrés en distintos estados de desarrollo (Ram *et al.*, 2002, Crawford, 2003; Jackson y Ram, 2003).

Es importante remarcar que las plantas de ambos experimentos se sembraron en la misma fecha, se cultivaron individualmente en macetas y en las mismas condiciones ambientales y de cultivo, lo que implicó que las que se inundaron en el estado de desarrollo de 5 hojas tuviesen al momento de aplicar los tratamientos 3 veces más biomasa seca total, 3 veces más hojas, 10 veces más área foliar, 8 veces más longitud radical y 18 veces más contenido de carbohidratos solubles en el pseudotallo que las plantas en estado de 3 hojas de desarrollo (Tabla 9). Este aspecto debe tenerse en cuenta ya que, el tamaño de las plantas así como las diferencias previamente mencionadas entre plantas de 3 y 5 hojas, pueden verse minimizadas o exacerbadas en condiciones de campo debido a, entre otros, competencia intra o interespecífica, presencia de plagas, limitantes hídricas, nutricionales y ambientales. Lo anterior implica que la interpretación de estos resultados experimentales debería considerar no sólo el estado de desarrollo, sino también el tamaño de las plantas.

En los siguientes párrafos se discutirán los resultados de ambos experimentos, destacándose la presencia o ausencia de características y estrategias propias de plantas adaptadas a la inundación (Colmer y Voesenek, 2009; Striker y Colmer, 2017). Se pondrá énfasis en aquellas que permitieron que a mayor estado de desarrollo/tamaño fuesen más “tolerantes” a la sumersión parcial y menos “susceptibles” a la sumersión completa. Por último, se destacará la importancia de

contar con un período de recuperación en los experimentos vinculados a este tipo de estrés (Malik *et al.*, 2001; Striker, 2012a).

Tabla 9. Promedios \pm error estándar del peso seco total (PS total), número de hojas vivas (HV), área foliar (AF), contenido total de carbohidratos solubles en pseudotallo (CHS total) y largo total de raíces (LTR) de *Thinopyrum ponticum* en el estado de desarrollo de 3 hojas expandidas y de 5 hojas expandidas en C1.

	Estado de desarrollo	
	3 hojas	5 hojas
PS total (mg planta ⁻¹)	29,83 \pm 3,22	381,65 \pm 30,40
N° de HV	3,9 \pm 0,10	16,2 \pm 1,20
AF (cm ² planta ⁻¹)	4,77 \pm 1,60	55,08 \pm 12,23
CHS total (mg PS)	0,70 \pm 0,08	13,52 \pm 1,13
LTR	103,25 \pm 11,80	928,40 \pm 105,72

4.1. Respuestas de *Thinopyrum ponticum* a la sumersión parcial

En ambos estados de desarrollo las plantas de *T. ponticum* fueron capaces de crecer y acumular biomasa en condiciones de sumersión parcial, corroborando resultados de experimentos previos realizados con otras especies forrajeras (Striker *et al.*, 2010; Manzur *et al.*, 2009). Durante el período de inundación, las plantas de 3 hojas expandidas del Experimento 1, mantuvieron una tasa de crecimiento relativo inferior a las del tratamiento capacidad de campo, alcanzando el 50% de la biomasa total de estas últimas al final de dicho período (Figura 5). En este caso, el efecto de la inundación parcial sobre las plantas fue más severo que el observado en otras especies forrajeras consideradas tolerantes como *P. dilatatum* (Striker *et al.*, 2008) y *Panicum coloratum* (Imaz *et al.*, 2012), e incluso que en plantas de *T. ponticum* inundadas en el estado de desarrollo de 5 hojas expandidas (Experimento 2). Estas últimas, al final del período de inundación, presentaron similar cantidad de macollos, hojas vivas, área foliar y largo total de raíces que las que crecieron a capacidad de campo. Además, produjeron mayor biomasa total (Figura 14), la cual estuvo explicada particularmente por el aumento de la biomasa del pseudotallo. Similares resultados se han observado en otras especies, como *P. dilatatum* (Insausti *et al.*, 2001), que poseen elevada capacidad de captar y transportar oxígeno para facilitar la aireación de los tejidos sumergidos (Colmer, 2003; Colmer y Voeselek, 2009).

Una de las respuestas observadas en ambos experimentos fue el aumento en la longitud del pseudotallo y de las láminas de las hojas expandidas durante el período

de inundación, en comparación con las plantas que crecieron a capacidad de campo (Figuras 4 y 13). Se ha demostrado que el disparador de la mayor elongación de dichos órganos es la acumulación de etileno en el interior de los órganos sumergidos, lo que promueve la extensión de los tejidos activando la síntesis de giberelinas e inhibiendo a su antagonista el ácido abscísico (Voeselek *et al.*, 1990, 2006; Fukao y Bailey-Serres, 2008; Jackson, 2008). El incremento en la longitud de los órganos aéreos provoca un aumento en la proporción de área foliar ubicada por encima del nivel del agua, lo que mejora la captación de oxígeno (Laan *et al.*, 1990; Grimoldi *et al.*, 1999; Striker *et al.*, 2005). También se ha reportado que las especies tolerantes a la sumersión parcial son capaces de mantener, durante el período de inundación, una altura de planta similar a la que presentan sus respectivos controles (Striker *et al.* 2011; Imaz *et al.*, 2012b). Esta respuesta se observó en el Experimento 1, mientras que en el Experimento 2 la altura de las plantas sumergidas parcialmente incluso superó a la de las plantas a capacidad de campo. Estos resultados indicarían que las plantas de 5 hojas probablemente estuvieron menos estresadas que las de 3 hojas. Otro cambio morfológico asociado a la aclimatación a la inundación es el aumento del área foliar específica (Vervuren *et al.*, 1999). Esta adaptación sólo se observó en las plantas del Experimento 1. Como mencionamos anteriormente, al momento de aplicar los tratamientos de sumersión, las plantas del Experimento 2 presentaban diez veces más área foliar que las Experimento 1, lo que pudo haber contribuido a un mejor comportamiento general de las plantas más desarrolladas debido a la mayor capacidad de captación de oxígeno.

Otra de las principales respuestas, es la formación aerénquima en las raíces (Colmer y Voeselek, 2009). Es abundante la bibliografía que indica que el aumento de la proporción del mismo permite la aireación interna de la planta, la cual es crucial para mantener el crecimiento y permitir la supervivencia de la misma bajo condiciones de suelo saturado y sumersión parcial (Armstrong, 1979; Vartapetian y Jackson, 1997; Grimoldi *et al.*, 1999; Colmer, 2003; Striker *et al.*, 2005; 2006). En ambos experimentos la proporción de aerénquima constitutivo en las plantas fue aproximadamente 6% (Figuras 8 y 17). Este valor es bajo en comparación con el de especies consideradas tolerantes a excesos hídricos como *Spartina densiflora* (Di Bella *et al.*, 2016), *Paspalidium paludivagum* y *P. dilatatum* (Grimoldi *et al.*, 2005) que se caracterizan por presentar valores mayores al 20%. Si bien las plantas de 3 hojas bajo condiciones de sumersión parcial tendieron a aumentar el porcentaje de dicho tejido a 10%, las de 5 hojas expandidas lograron aumentarlo a 17%. Estos resultados coinciden con los

reportados por Jenkins (2007), quien en un experimento de hidroponía observó que el porcentaje de dicho tejido en plantas jóvenes de *T. ponticum* fue 15% en condiciones de hipoxia.

Otra característica importante relacionada con la tolerancia a la sumersión parcial, es el mantenimiento del verdor foliar, el cual está relacionado directamente con el contenido de nitrógeno (Chapman and Barreto, 1997; Di Salvo *et al.*, 1999; Duru, 2002). En ambos experimentos se observó que las hojas que crecieron durante el período de sumersión parcial, presentaron un índice de verdor foliar inferior al de las plantas mantenidas a capacidad de campo, sin embargo, el rendimiento cuántico del Fotosistema II (Φ PSII) fue similar en ambos tratamientos. Es importante mencionar que la fotosíntesis de las plantas parcialmente sumergidas contribuiría de manera significativa a su crecimiento, evitando el consumo excesivo de las reservas de carbohidratos (Mommer y Visser, 2005; Mommer *et al.*, 2006). Si bien en ambos experimentos al finalizar el período de inundación la concentración de azúcares totales en pseudotallo de las plantas sumergidas parcialmente fue inferior a la del tratamiento capacidad de campo (Figura 9), el contenido total fue numéricamente superior al registrado al inicio del experimento. Esto indicaría que hubo un balance positivo entre fotosíntesis y respiración debido a que se acumularon azúcares.

Uno de los aportes más valiosos de ambos experimentos de inundación es que las plantas fueron evaluadas también durante un período posterior de recuperación, del cual existen escasos antecedentes. Los mismos están vinculados a estudios de inundación y posterior recuperación en gramíneas megatérmicas (Imaz *et al.*, 2012) o de anegamiento en especies anuales y perennes (San Celedonio *et al.*, 2017; Ploschuk *et al.*, 2017). Al finalizar este período, las plantas de 3 hojas expandidas que habían estado sometidas a condiciones de sumersión parcial presentaron menores valores de biomasa, macollos y hojas vivas. Sin embargo, la tasa de crecimiento relativa fue similar a las del tratamiento capacidad de campo. Una respuesta análoga fue observada en el crecimiento de raíces anegadas de *Festuca arundinacea* (Ploschuk *et al.*, 2017), que si bien redujeron dicha tasa durante el período de anegamiento (15 días), se recuperaron exitosamente de dicho estrés, alcanzando valores similares a la de plantas que crecían en adecuadas condiciones de drenaje. Contrariamente, las plantas de 5 hojas no presentaron diferencias en biomasa total respecto a las plantas a capacidad de campo, pero registraron tasas de crecimiento relativo de todos los compartimentos inferiores a estas últimas durante la recuperación. El mayor impacto negativo se registró en la tasa de crecimiento relativo

de las láminas, lo que determinó que al finalizar el experimento la biomasa de dicho compartimento fuese menor a la del tratamiento capacidad de campo. Posiblemente el efecto negativo de la sumersión parcial sobre el crecimiento de las plantas durante el período de recuperación en el Experimento 2, se deba al aumento del porcentaje de pseudotallo (conjunto de vainas) en la biomasa aérea durante el período de inundación. Si bien las vainas contribuyen positivamente a la fotosíntesis de las plantas, la eficiencia fotosintética de las mismas, en cereales, alcanzaría aproximadamente el 50% de la de las láminas (Thorne, 1959), mientras que, en raigrás perenne la contribución del pseudotallo a la fotosíntesis neta total fue inferior al 5% (Parsons *et al.*, 1983).

4.2. Respuestas de *Thinopyrum ponticum* a la sumersión completa

Las plantas de *T. ponticum* resultaron severamente afectadas en condiciones de sumersión completa. Los resultados de ambos experimentos indican que las plantas presentaron tasas de crecimiento relativo negativas (Figuras 6 y 15) y baja producción de biomasa (Figura 5 y 14) durante el período de inundación, lo que coincide con resultados de estudios previos en otras especies sensibles a excesos hídricos (*Leontodon taraxacoides*, Grimoldi *et al.*, 1999; *P. coloratum*, Imaz *et al.*, 2012). En gramíneas forrajeras la estrategia de tolerancia a la sumersión completa más común es el “escape”, que como hemos mencionado en el capítulo introductorio consiste en una rápida de-sumersión de las hojas, que resulta de un incremento en la longitud de órganos aéreos (Bailey-Serres y Voesenek, 2008; 2010). Contrariamente, en el Experimento 1 se observó que el largo de las láminas que crecieron bajo sumersión completa se redujo a la mitad del registrado en las plantas a capacidad de campo (Figura 4), fundamentalmente por la muerte de tejido. Por otro lado, si bien en las plantas de 5 hojas se registró un aumento en la longitud del pseudotallo, las láminas mostraron senescencia en sus ápices por lo que la longitud de tejido vivo fue similar a la de las plantas a capacidad de campo (Figura 13). Estos resultados son coincidentes con los encontrados en plantas sensibles a la inundación, las cuales comúnmente no sólo no incrementan sino que, a menudo, disminuyen la longitud de láminas o altura de plantas en condiciones de anegamiento o sumersión (Oesterheld y McNaughton, 1991). Además, tanto el número de macollos y hojas vivas (Cuadro 1 y 5) fue similar o inferior a los valores registrados en la cosecha inicial, lo que indica muerte prematura de dichos órganos (Malik *et al.* 2002). También se observó que el área foliar específica tendió a aumentar en ambos experimentos (Cuadros 3 y 7). Este tipo de respuesta es

común en plantas completamente sumergidas (*Rumex crispus* y *Phalaris arundinacea*, Vervuren et al., 1999), y permitiría aumentar los niveles de fotosíntesis bajo el agua (i.e. fotosíntesis subacuática) y disminuir el punto de compensación de CO₂ (Mommer et al., 2005, 2006). La radiación fotosintéticamente activa incidente medida en los estratos más bajos de la planta (Figura 11) fue siempre superior a 200 $\mu\text{moles de fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, lo que permite prever que la realización de fotosíntesis subacuática en esta especie C3 habría sido posible.

El crecimiento de las raíces de las plantas del tratamiento de sumersión completa también se vio muy perjudicado en ambos experimentos. Por un lado, en coincidencia con lo reportado por Imaz et al. (2012) para *P. coloratum*, los valores de longitud y biomasa radical fueron similares a los de la cosecha inicial. Si bien el crecimiento de dicho órgano suele resultar perjudicado en condiciones de anaerobiosis, muchas especies desarrollan tejido aerenquimático en sumersión completa, en forma similar a lo que sucede en condiciones de suelo saturado y sumersión parcial, para facilitar la aireación de las mismas (Armstrong, 1979; Colmer, 2003). Como se mencionó anteriormente, la proporción de aerénquima constitutivo en las plantas fue bajo (Figura 8 y 17). Aunque en las plantas más jóvenes el porcentaje de aerénquima en sumersión completa fue muy similar al control, en las plantas de mayor desarrollo el porcentaje de este tejido aumentó, llegando a un 10%. Si bien este valor es bajo comparado con los que se observan en especies consideradas tolerantes a excesos hídricos que superan el 40% (*P. paludivagum* y *P. dilatatum*, Grimoldi et al., 2005; *S. densiflora*, Di Bella et al., 2016), es posible que les haya permitido a las plantas de 5 hojas aumentar ligeramente su capacidad de aireación para el transporte de oxígeno procedente de fotosíntesis subacuática, y de esta manera reducir el impacto negativo de la intensidad de estrés aplicada.

Es importante destacar que la similitud en los valores de biomasa registrados en la cosecha inicial y al finalizar el período de sumersión completa en ambos experimentos no estaría asociada a una estrategia de “quiescencia” (Bailey-Serres y Voisenek, 2008; 2010). Esta última consiste en la capacidad de las plantas de desacelerar su metabolismo mientras se encuentran cubiertas con agua para conservar energía y posteriormente, al retirarse la misma, reanudar activamente su crecimiento como sucede en *L. tenuis* y *L. corniculatus*. (Striker et al., 2012b). Sin embargo, al momento de retirar el agua, las plantas de *T. ponticum* presentaban un aspecto muy deteriorado (Figura 3 y 12). Los valores de índice de verdor foliar y rendimiento cuántico del Fotosistema II (Φ PSII) fueron inferiores a los del resto de los tratamientos en ambos

experimentos. Los valores de contenido total de carbohidratos solubles en pseudotallo (Figura 9) fueron inferiores incluso a los registrados al inicio del experimento, lo que indicaría un consumo de los mismos para sobrellevar la sumersión completa. Del mismo modo, un elevado consumo de carbohidratos de reserva, como consecuencia de una fuerte reducción de la capacidad fotosintética en plántulas de especies intolerantes (*Triticum aestivum* y *Zea mays*), fue observado por Mustroph y Albrecht (2003) en experimentos de hidroponía en anoxia (*i.e.* ausencia de oxígeno en la atmósfera y la solución nutritiva).

La principal diferencia observada entre ambos experimentos, fue que durante el período de recuperación, el 70% de las plantas que se inundaron completamente en el estado de desarrollo de 3 hojas expandidas murieron. Esto resalta nuevamente la importancia de que los experimentos cuenten con un período de recuperación, ya que los antecedentes en general reportan la muerte de plantas durante el período de inundación. En este sentido, resultados en plantas jóvenes de *P. dilatatum* (Manzur, 2012), muestran que las mismas murieron luego de 20 días bajo condiciones de sumersión completa, mientras que en otro experimento todas las plantas de *L. taraxacoides* sometidas a este tipo de estrés murieron a los 40 días de tratamiento (Grimoldi *et al.*, 1999). Si bien al finalizar el período de recuperación, el 30% de las plantas de *T. ponticum* sobrevivientes presentaron muy baja producción de biomasa, la tasa de crecimiento relativo fue similar a la del tratamiento capacidad de campo. Esto indicaría que existe variabilidad genética y posibilidades de selección de genotipos más adaptados a este tipo de estrés. Por otro lado, todas las plantas del Experimento 2 sobrevivieron. Durante la recuperación, las mismas retomaron el crecimiento a una tasa inferior a las del tratamiento capacidad de campo (Figura 15), por lo que la producción de biomasa al final del experimento también fue inferior. Respuestas similares se observaron en plantas de *P. coloratum*, que no lograron recuperarse luego de haber sido sometidas a un tratamiento de similar intensidad y duración de inundación que el del presente trabajo (Imaz *et al.*, 2012). Estos resultados indican que la escasa habilidad competitiva de *T. ponticum* (Borrajo, 1998) disminuye luego de la sumersión completa, por lo tanto sería interesante evaluar el comportamiento de las plantas de esta especie de bajo este tipo de estrés en condiciones de campo, donde existe competencia intra e intraespecífica.

4.3. Integración de los resultados obtenidos

Las respuestas más relevantes de ambos experimentos se resumen en forma gráfica en la Figura 19. Como se observa en la misma, la tolerancia de las plantas sometidas a sumersión parcial estuvo directamente relacionada con la formación de aerénquima y el incremento de la longitud de órganos aéreos durante el periodo de inundación. Cuanto más significativas fueron estas respuestas mayor fue la tolerancia. En el caso

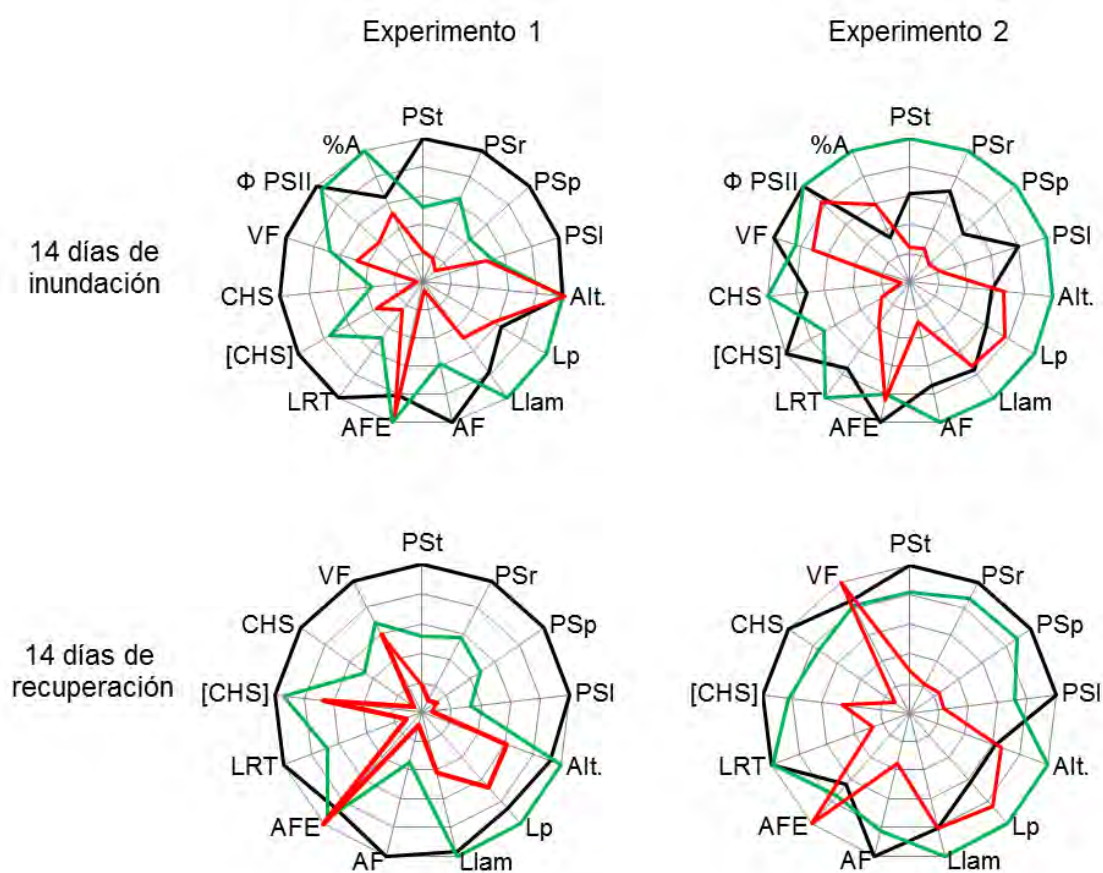


Figura 19. Esquema de las principales respuestas observadas en plantas de *Thinopyrum ponticum*, en el estado de desarrollo de 3 y de 5 hojas expandidas, a intensidades crecientes de inundación: capacidad de campo (líneas negras), sumersión parcial (líneas verdes) y sumersión completa (líneas rojas). Los círculos de los esquemas indican la magnitud de las respuestas en relación al mayor valor registrado para cada una de las variables consideradas (PSt: peso seco total; PSr: peso seco de raíz, PSp: peso seco de pseudotallo, PSI: peso seco de lámina; Alt: altura de planta; Lvai: longitud de pseudotallo; Llam: longitud de lámina; AF: área foliar; AFE: área foliar específica; LRT: largo de raíces total; [CHS]: concentración de carbohidratos solubles en pseudotallo; CHS: carbohidratos solubles totales en pseudotallo; VF: verdor foliar; Φ PSII: rendimiento cuántico del fotosistema II; %A: porcentaje de aerénquima).

de las plantas de 5 hojas expandidas, la mejor oxigenación de las raíces debido al aumento de tejido aerenquimático, con respecto a las plantas más jóvenes, generó mejores condiciones de crecimiento que se tradujeron en plantas más altas debido fundamentalmente al crecimiento diferencial del pseudotallo. Por otro lado, la sensibilidad a la sumersión completa durante 14 días fue evidente en ambos experimentos, por lo que sería recomendable ajustar la fecha de siembra de esta especie en función de cada ambiente con el objetivo de evitar que la lámina de agua pueda, eventualmente, cubrir completamente las plantas en etapas tempranas de su desarrollo.

5. CONCLUSIONES

El éxito en el establecimiento de las plantas es uno de los principales factores que define la posterior productividad de la pastura, los resultados obtenidos en esta tesis aportan información relevante del impacto de la inundación sobre la ecofisiología de *T. ponticum* durante el período de implantación. Teniendo en cuenta el análisis de ambos experimentos, se podría afirmar que la implantación de *T. ponticum* resultará exitosa en áreas templadas que sufren excesos hídricos en los que la lámina de agua en superficie sólo cubre, durante 14 días, a las plantas en forma parcial, cuando se encuentran entre los estados de desarrollo de 3 y 5 hojas expandidas, ya que todas sobrevivieron y continuaron creciendo durante el período de inundación. Por otro lado, las plantas fueron sensibles a la sumersión completa, resultando la supervivencia de las mismas severamente afectada en el estado de desarrollo de 3 hojas expandidas. Esto último indicaría que no sería recomendable la implantación de ésta especie en áreas deprimidas en las cuales la lámina de agua cubra completamente las plantas en etapas tempranas de desarrollo. Por último, los resultados de ambos experimentos indican que las plantas de 5 hojas expandidas, las cuales tenían no sólo un estado de desarrollo más avanzado, sino también mayor tamaño, mostraron mejor comportamiento en términos de supervivencia y crecimiento en ambas intensidades de sumersión que las plantas de 3 hojas expandidas.

De lo expuesto surge que:

- No se rechaza la hipótesis 1: La tolerancia a la sumersión parcial de las plantas de *Thinopyrum ponticum* está asociada con el desarrollo de raíces con alto contenido de aerénquima y el incremento en la longitud del pseudotallo y las láminas, sin una disminución en el nivel de carbohidratos de reserva.
- Se rechaza la hipótesis 2: La tolerancia a la sumersión completa de las plantas de *Thinopyrum ponticum* está relacionada con la expresión de una estrategia de escape basada en la de-sumersión de las hojas, consecuencia de un incremento de la longitud del pseudotallo y las láminas foliares asociado al consumo de carbohidratos de reserva.
- No se rechaza la hipótesis 3: La tolerancia a la sumersión de plantas de *Thinopyrum ponticum* – parcial y completa – se relaciona positivamente con su estado de desarrollo.

Nuevos interrogantes y perspectivas a futuro

Ambos experimentos aportan información novedosa sobre el comportamiento de *T. ponticum* frente a condiciones de sumersión parcial y completa en estados de desarrollo iniciales. A su vez, en los ambientes ganaderos de la Pampa Deprimida, las situaciones de exceso hídrico en el suelo se caracterizan por ser de variada recurrencia, duración e intensidad; y se presentan en forma frecuente y/o simultánea, con otros tipos de estrés abiótico como salinidad, alcalinidad y sequía. En base a esto futuras investigaciones deberían estar relacionadas con:

- Profundizar el estudio el estudio de *T. ponticum* en estados de desarrollo iniciales frente a diferentes intensidades de sumersión, incluyendo también tratamientos de anegamiento. Incorporar tratamientos de diferentes combinaciones de frecuencias y duraciones de inundación. Ambos factores pueden modificar las respuestas de las plantas. Además, se ha demostrado que la aclimatación de las plantas tiene un costo energético y que, dependiendo de la recurrencia o de la duración del período de estrés, puede resultar beneficiosa o perjudicial para el posterior crecimiento de las mismas (Striker *et al.*, 2017)
- Realizar estudios de estrés múltiple, combinando distintos tipo de estrés abiótico (e.g. salinidad, sequía, etc.). Estudios recientes (Suzuki *et al.*, 2014) han revelado que las respuestas de las plantas a combinaciones de dos o más tipos de estrés no se pueden extrapolar directamente de aquellas que se dan en forma individual, ya que las mismas están controladas por señales diferentes y, en ocasiones, opuestas, pudiendo interactuar e inhibirse mutuamente.
- Existe un interés creciente en los efectos de memoria de estrés en las plantas, la cual se define como la capacidad de los organismos para responder mejor a un factor de estrés dado, cuando ya han sido expuestos previamente a dicho estímulo en relación con aquellos que no han sido expuestos con anterioridad (Trewavas, 2005). Los mecanismos vinculados a la memoria del estrés son muy poco conocidos (Bruce *et al.*, 2007), por lo que su estudio aportaría información relevante para comprender la fisiología y ecología de las plantas, e incluso mejorar su producción y manejo.

6. BIBLIOGRAFÍA

- AGNUSDEI, M.; CASTAÑO, J.; MARINO, A. 2011. Recuperando a un viejo aliado. *Visión Rural* 18(86):18-24.
- AKMAN, M.; BHIKHARIE, A.V.; MACLEAN, E.H.; BOONMAN, A.; VISSER, E.J.W.; SCHRANZ, M.; VAN. TIENDEREN, P.H. 2012. Wait or escape? Contrasting submergence tolerance strategies of *Rorippa amphibia*, *Rorippa sylvestris* and their hybrid. *Annals of Botany*. 109:1263-1276.
- ANDERSON, E.R. 1972. Flooding tolerance of *Panicum coloratum*. *Queensland Journal of Agricultural and Animal Sciences*. 29:173–179.
- ANDERSON, E.R. 1974. Flooding tolerance of *Cenchrus ciliaris* cultivars. *Queensland Journal of Agricultural and Animal Sciences*. 8:33-40.
- ARMSTRONG, W. 1979. Aeration in higher plants. *Advances in Botanical Research*. 7:225–332.
- ARMSTRONG, J.; ARMSTRONG, W. 1999. Phragmites die-back: effects of propionic, butyric and caproic acids in relation to pH. *New Phytologist*. 142:201–217.
- BAILEY-SERRES, J.; CHANG, R. 2005. Sensing and signalling in response to oxygen deprivation in plants and other organisms. *Annals of Botany*. 96:507–518.
- BAILEY-SERRES, J.; FUKAO, T.; RONALD, P.; ISMAIL, A.; HEUER, S.; MACKILL, D. 2010. Submergence tolerant rice: SUB1's journey from landrace to modern cultivar. *Rice*. 3:138–147.
- BAILEY-SERRES, J.; VOESENEK, L.A.C.J. 2008. Flooding stress: acclimations and genetic diversity. *Annual Review of Plant Biology*. 59:313–339.
- BAILEY-SERRES, J.; VOESENEK, L.A.C.J. 2010. Life in the balance: a signaling network controlling survival of flooding. *Current Opinion in Plant Biology*. 13:489-494.
- BATISTA, W.B.; TABOADA, M.A.; LAVADO, R.S.; PERELMAN, S.B.; LEÓN, R.J. 2005. Asociación entre comunidades vegetales y suelos en el pastizal de la Pampa Deprimida. En: Oesterheld, M. La heterogeneidad de la vegetación de los

- agroecosistemas. Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Agronomía, Argentina. pp 113-129.
- BENNET, S.J.; BARRETT-LENNARD, E.G.; COLMER, T.D. 2009. Salinity and waterlogging as constraints to saltland pasture production: A review. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 129:349–360.
- BERDAHL, J.D.; REDFEARN, D.D. 2007. Grasses for arid and semiarid areas. In: Barnes, R.F.; Nelson, C.J.; Moore, K.J.; Collins, M. (eds.). *Forages. The Science of Grassland Agriculture*. 6th ed. Wiley-Blackwell. pp. 221-244.
- BLOKHINA, O.; VIROLAINEN, E.; FAGERSTEDT, K.V. 2003. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals of Botany*. 91:179–194.
- BORRAJO, C. I. 1998. Generación y expansión de los órganos foliares de agropiro alargado en función del material genético y la disponibilidad de nitrógeno. Tesis M. S. Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Agrarias, Unidad Integrada Balcarce. Argentina. 225 p.
- BRUCE, T.J.A.; MATTHES, M.C.; NAPIER, J.A.; PICKETT, J.A. 2007. Stressful “memories” of plants: Evidence and posible mechanisms. *Plant Science*. 173:603-608.
- CHAPMAN, S.C.; BARRETO, H.J., 1997. Using a chlorophyll meter to estimate specific leaf nitrogen of tropical maize during vegetative growth. *Agronomy Journal*. 89:557–562.
- CHEN, X.; HUBER, H.; DE KROON, H.; PEETERS, A.J.M.; POORTER, H.; VOESENEK, L.A.C.J.; VISSER, E.J.W. 2009. Intraspecific variation in the magnitude and pattern of flooding-induced shoot elongation in *Rumex palustris*. *Annals of Botany*. 104:1057–1067.
- CHEN, X.; VISSER, E.J.W.; DE KROON, H.; PIERIK, R.; VOESENEK, L.A.C.J.; HUBER, H. 2011. Fitness consequences of natural variation in flooding-induced shoot elongation in *Rumex palustris*. *New Phytologist*. 190:409–420.
- COLMER, T.D. 2003. Aerenchyma and an inducible barrier to radial oxygen loss facilitate root aeration in upland, paddy and deepwater rice (*Oryza sativa* L.). *Annals of Botany*. 91:301–309.

- COLMER, T.D.; PEDERSEN, O. 2008. Underwater photosynthesis and respiration in leaves of submerged wetland plants: gas films improve CO₂ and O₂ exchange. *New Phytologist*. 177:918–926.
- COLMER, T.D.; VOESENEK, L.A.C.J. 2009. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Functional Plant Biology*. 36:665–681.
- CRAWFORD, R.M.M. 2003. Seasonal differences in plant responses to flooding and anoxia. *Canadian Journal of Botany*. 81:1224–1246.
- DEWEY, D.R. 1960. Salt tolerance of twenty-five strains of *Agropyron*. *Agronomy Journal*. 52:631-635.
- DI BELLA, C.E.; STRIKER, G.G.; LORETI, J.; COSENTINO, D.J.; GRIMOLDI, A.A. 2016. Soil water regime of grassland communities along subtle topographic gradient in the flooding pampa (Argentina). *Soil and Water Research*. 11:90–96.
- DI MARCO, O.N.; HARKES, H.; AGNUSDEI, M.G. 2013. Calidad de agropiro alargado (*Thinopyrum ponticum*) en estado vegetativo en relación con la edad y longitud de las hojas. *RIA. Revista de investigaciones agropecuarias*. 39(1):105-110.
- DI SALVO, M.; LATTANZI, F.; ECHEVERRÍA, H., 1999. Relación entre el índice de verdor y la concentración de nitrógeno en *Festuca arundinacea*. Schreb. *Revista Argentina de Producción Animal*. 19:291–299.
- DUBOIS, M.; GILLES, K. A.; HAMILTON, J. K.; REBERS, P.; SMITH, F. "Colorimetric Method for Determination of Sugars and Related Substances". *Analytical Chemistry*. 1956, 28(3):350–356.
- DURU, M. 2002. Evaluation of chlorophyll meter to assess nitrogen nutrition status of cocksfoot sward. *Journal of Plant Nutrition*. 25:275–286.
- ETCHEVERE, P. 1961. Bosquejo de regiones geomorfológicas y de drenaje de la República Argentina. *IDIA*. 162:7-25.
- FERRARI, I.; MADDALONI, J. 2001. Agropiro alargado. En: Maddaloni, J.; Ferrari, L. (eds.) *Forrajeras y pasturas del ecosistema Templado Húmedo de la Argentina*. INTA - Universidad Nacional de Lomas de Zamora, Facultad de Ciencias Agrarias. pp. 125-134.

- FUKAO, T.; XU, K.; RONALD, P.C.; BAILEY-SERRES, J. 2006. A variable cluster of ethylene response factor-like genes regulates metabolic and developmental acclimation responses to submergence in rice. *Plant Cell*. 18:2021–2034.
- FUKAO, T.; BAILEY-SERRES, J.A. 2008. Submergence tolerance conferred by Sub1A is mediated by SLR1 and SLRL1 restriction of gibberellin responses in rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 105:16814–16819.
- GENTOS. 2011. [en línea]. Nuestros cultivos 2018. http://www.gentos.com.ar/home_esp.html. [consulta: 22-05-2018].
- GIBBS, J.; GREENWAY, H. 2003. Mechanisms of anoxia tolerance in plants. I. Growth, survival and anaerobic catabolism. *Functional Plant Biology*. 30:1–47.
- GREENWAY, H.; ARMSTRONG, W.; COLMER, T.D. 2006. Conditions leading to high CO² (>5 kPa) in waterlogged-flooded soils and possible effects on root growth and metabolism. *Annals of Botany*. 98:9–32.
- GRIMOLDI, A.A.; INSAUSTI, P.; ROITMAN, G.G.; SORIANO, A. 1999. Responses to flooding intensity in *Leontodon taraxacoides*. *New Phytologist*. 141:119–128.
- GRIMOLDI, A.A.; INSAUSTI, P.; VASELLATI, V.; STRIKER, G.G. 2005. Constitutive and plastic root traits and their role in differential tolerance to soil flooding among coexisting species of lowland grassland. *International Journal of Plant Sciences*. 166:805–813.
- GOULD, F. W.; SHAW, R. B., 1992. Gramíneas. Clasificación Sistemática. E. AGT., S.A. Mexico. pp. 103-107.
- HARPER, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, EE.UU. 892 p.
- HATTORI, Y.; NAGAI, K.; FURUKAWA, S.; SONG, X.J.; KAWANO, R.; SAKAKIBARA, H.;...ASHIKARI, M. 2009. The ethylene response factors SK1 and SK2 allow rice to adapt to deep water. *Nature*. 460:1026–1030.
- HOLBROOK, N.M.; ZWIENIECKI, M.A. 2003. Plant biology – water gate. *Nature*. pp 425, 361.

- HOSSAIN, M. A.; BHATTACHARJEE, S.; ARMIN, S.M.; QIAN, P.; XIN, W.; LI, H. Y.; Burritt, D.J.; Fujita, M.; TRAN, L.S.P. 2015. Hydrogen peroxide priming modulates abiotic oxidative stress tolerance: insights from ROS detoxification and scavenging. *Frontiers in Plant Science*. 6:420.
- HUNT, R. 1982. 'Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis.' E. Arnold Publishers: London. 39(2):537.
- IMAZ, J.A.; GIMENEZ, 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.
- IMAZ, J.A.; GIMENEZ, D.O.; GRIMOLDI, A.A.; STRIKER, G.G. 2015. High recovery ability overrides the negative effects of flooding on growth of tropical grasses *Chloris gayana* and *Panicum coloratum*. *Crop and Pasture Science*. 66:100–106.
- INASE. 2010. Catálogo Nacional. Instituto Nacional de Semillas. [en línea] <http://www.inase.gov.ar> [consulta: 01-05-2018].
- INDEC. 2002. Censo Nacional Agropecuario. [en línea] http://www.indec.mecon.ar/agropecuario/cna_principal.asp [consulta: 05-03-2018].
- INSAUSTI, P.; CHANETON, E.J.; SORIANO, A. 1999. Flooding reverted grazing effects on plant community structure in mesocosms of lowland grassland. *Oikos*. 84:266–276.
- INSAUSTI, P.; GRIMOLDI, A.A.; CHANETON, E.J.; VASELLATI, V. 2001. Flooding induces a suite of adaptive plastic responses in the grass *Paspalum dilatatum*. *New Phytologist*. 152:291–300.
- INSÚA, J.; BERONE, G. 2016. Ganancia de peso de terneras de recría en pasturas de agropiro y festuca alta. *Revista Argentina de Producción Animal*. 36 (1):209.
- IPCC. 2014. In: FIELD, C.B.; BARROS, V.R.; DOKKEN, D.J.; MACH, K.J.; MASTRANDREA, M.D.; BILIR, T.E.;.... WHITE, L.L. (eds). Summary for policymakers. In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth*

Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge and New York. pp 1–32.

- JACKSON, M.B.; DREW, M.C. 1984. Effects of flooding on growth and metabolism of higher aquatic plants. In 'Flooding and plant growth'. Ed. T. Kozłowski. pp. 47–128.
- JACKSON, M.B.; ARMSTRONG, W. 1999. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. *Plant Biology*. 1:274–287.
- JACKSON, M.B.; RAM, P.C. 2003. Physiological and molecular basis of susceptibility and tolerance of rice plants to complete submergence. *Annals of Botany*. 91:227–241.
- JACKSON, M.B. 2008. Ethylene-promoted elongation: an adaptation to submergence stress. *Annals of Botany*. 101:229–248.
- JENKINS, S. 2007. Ecophysiological Principles Governing the Zonation of *Puccinellia Ciliata* and Tall Wheatgrass (*Thinopyrum Ponticum*) on Saline Waterlogged Land in South-western Australia. University of Western Australia. 161 p.
- JENKINS, S.; BARRETT-LENNARD, E.G.; RENGEL, Z. 2010. Impacts of waterlogging and salinity on *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 and Soil*. 329:91–104.
- JOHNSON, R.C. 1991. Salinity resistance, water relations, and salt content of crested and tall wheatgrass accessions. *Crop Science*. 31:730–734.
- JUSTIN, S.H.F.W.; ARMSTRONG, W. 1987. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. *New Phytologist*. 106:465–495.
- KAWANO, N.; ITO, O.; SAKAGAMI, J.I. 2009. Morphological and physiological responses of rice seedlings to complete submergence (flash flooding). *Annals of Botany*. 103:161–169.

- KREUZWIESER, J.; GESSLER, A. 2010. Global climate change and tree nutrition: influence of water availability. *Tree Physiology*. 30:1221–1234.
- KUEHL, R. O. 2001. *Diseño de experimentos: principios estadísticos para el diseño y análisis de investigaciones*. Thomson Learning. 665 p.
- LAAN, P.; TOSSERAMS, M.; BLOM, C.W.P.M.; VEEN, B.W. 1990B. Internal oxygen transport in *Rumex* species and its significance for respiration under hypoxic conditions. *Plant and Soil*. 122:39–46.
- LUO, F.L.; NAGEL, K.A.; SCHARR, H.; ZENG, B.; SCHURR, U.; MATSUBARA, S. 2011. Recovery dynamics of growth, photosynthesis and carbohydrate accumulation after desubmergence: a comparison between two wetland plants showing escape and quiescence strategies. *Annals of Botany*. 107:49–63.
- LAVADO, R.S. 1992. Rio de la Plata Grasslands. Soils. In: Coupland R.T. (ed.). *Ecosystems of the world 8A: Natural Grasslands*. Elsevier, Amsterdam. pp 376-377.
- MADDALONI, J.; FERRARI, L. 2005. *Forrajeras y pasturas del ecosistema templado húmedo de la Argentina*. Universidad Nacional de Lomas de Zamora, Buenos aires. 542 p.
- MALIK, A.I.; COLMER, T.D.; LAMBERS, H.; SCHORTEMAYER, M. 2001. Changes in physio- logical and morphological traits of roots and shoots of wheat in response to different depths of waterlogging. *Australian Journal of Plant Physiology*. 28:1121–1131.
- MALIK, A.I.; COLMER, T.D.; LAMBERS, H.; SETTER, T.L.; SCHORTEMAYER, M. 2002. Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat. *New Phytologist*. 153:225–236.
- MANZUR, M.E.; GRIMOLDI, A.A.; INSAUSTI, P.; STRIKER, G.G. 2009. Escape from water or remain quiescent? *Lotus tenuis* changes its strategy depending on depth of submergence. *Annals of Botany*. 104:1163–1169.
- MANZUR, M.E. 2012. *Bases ecofisiológicas relacionadas con la tolerancia a la inundación y la defoliación en especies conspicuas de pastizales húmedos*. Tesis

- Doctor. Universidad Nacional de Buenos Aires, Facultad de Agronomía, Argentina. 105 p.
- MAXWELL K.; JOHNSON G.N. 2000. Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *J Exp Bot.* 51:659-668.
- MAZZANTI, A.; CASTAÑO, J.; SEVILLA, G.; ORBEA, J. 1992. Características agronómicas de especies y cultivares de gramíneas y leguminosas forrajeras adaptadas al sudeste de la Provincia de Buenos Aires. CERBAS – INTA EEA Balcarce. 73 p.
- MC WILLIAM, J. R., CLEMENTS, R. J.; DOWLING, P. M. 1970. Some factors influencing the germination and early seedling development of pasture plants. *Australian Journal Agricultural Research.* 21:19-32.
- MAAS, E. V. 1986. Salt tolerance of plants. *Applied agricultural research.* 1:12-26.
- MOMMER, L.; VISSER, E.J.W. 2005. Underwater photosynthesis in flooded terrestrial plants: a matter of leaf plasticity. *Annals of Botany.* 96:581–589.
- MOMMER, L.; PONS, T.L.; VISSER, E.J.W. 2006. Photosynthetic consequences of phenotypic plasticity in response to submergence: *Rumex palustris* as a case study. *Journal of Experimental Botany.* 57:283–290.
- MUSTROPH, A.; ALBRECHT, G. 2003. Tolerance of crop plants to oxygen deficiency stress: fermentative activity and photosynthetic capacity of entire seedlings under hypoxia and anoxia. *Physiologia Plantarum.* 117: 508–520.
- NICORA, E. G. 1978. Gramíneas. Parte III. En: Correa, M. N. *Flora Patagónica. Colección científica del INTA, Buenos Aires.* pp. 453-461.
- OESTERHELD, M.; MCNAUGHTON, S.J. 1991. Interactive effect of flooding and grazing on the growth of Serengeti grasses. *Oecologia.* 88:153–156.
- ORAM, R.N. 1990. Register of Australian herbage plant cultivars. CSIRO. Melbourne, Australia. 46 (4), 258-259.
- PARLANTI, S.; KUDAHETTIGE, NP.; LOMBARDI, L.; MENSUALI-SODI, A.; ALPI, A.; PERATA, P.; PUCCIARIELLO, C. 2011. Distinct mechanisms for aerenchyma

formation in leaf sheaths of rice genotypes displaying a quiescence or escape strategy for flooding tolerance. *Annals of Botany*. 107:1335–1343.

PARODI, L. R. 1972. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. ACME Buenos Aires. pp. 149-151.

PARSONS, A. J.; LEAFE, E. L.; COLLETT, B.; STILES, W. 1983. The physiology of grass production under grazing. I. Characteristics of leaf and canopy photosynthesis in continuously grazed swards. *Journal of Applied Ecology*. 20:117-126.

PASCUET, M.L. 2003. Dinámica del pastoreo de bovinos sobre pasturas de agropiro alargado (*Thinopyrum ponticum*) mantenidas a diferentes alturas en primavera y otoño. Tesis Magister Scientiae Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Agrarias, Unidad integrada Balcarce Argentina. 83 p.

PEDERSEN, O.; PERATA, P.; VOESENEK, L.A.C.J. 2017. Flooding and low oxygen responses in plants. *Functional Plant Biology*. 44(9):3-6.

PERELMAN, S.B.; LEON, R.J.C.; OESTERHELD, M. 2001. Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology*. 89:562–577.

PLANISICH, A.M. 2014. Pastoreo de agropiro alargado (*Thinopyrum ponticum*) en base a criterios ecofisiológicos: efecto sobre la pastura y la respuesta animal. Tesis de Magister Scientiae en Producción Animal. Universidad Nacional de Mar del Plata. 150 p.

PLOSCHUK, R. A.; GRIMOLDI, A. A.; PLOSCHUK, E. L.; STRIKER, G. G. 2017. Growth during recovery evidences the waterlogging tolerance of forage grasses. *Crop and Pasture Science*. 68(6):574-582.

PONNAMPERUMA, F. 1984. Effects of flooding on soils. In 'Flooding and plant growth'. Ed. T Kozlowski. pp. 9–45.

R CORE TEAM. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>. Programa computacional

- RAM, P.C.; SINGH, B.B.; SINGH, A.K.; RAM, P.; SINGH, P.N.; SINGH, H.P.,SINGH, R.K. 2002. Submergence tolerance in rainfed lowland rice: Physiological basis and prospects for cultivar improvement through marker-aided breeding. *Field Crops Research*. 76:131-152.
- ROBSON, M. J., RYLE, G. J. A.; WOLEDGE, J. 1988. The grass plant – its form and function. In: Jones B. J. and Lazenby A. eds *The grass crop. The physiological basis of production*. Chapman and Hall, London. pp. 25-84.
- ROUNDY, B.A. 1983. Response of basinwilder and tall wheatgrass seedlings to salination. *Agronomy Journal*. 75:67-71.
- SAN CELEDONIO R.P.; ABELEDO, L.G.; MANTESE, A.I.; MIRALLES, D.J. 2017. Differential root and shoot biomass recovery in wheat and barley with transient waterlogging during preflowering. *Plant and Soil*. 417(1-2):481-498.
- SAND-JENSEN, K. 1989. Environmental variables and their effect on photosynthesis of aquatic plant communities. *Aquatic Botany*. 34:5–25.
- SASIDHARAN, R.; BAILEY-SERRES, J.; ASHIKARI, M.; ATWELL, B.J.; COLMER, T.D.; FAGERSTEDT, K.;VOESENEK L.A.C.J. 2017. Community recommendations on terminology and procedures used in flooding and low oxygen stress research. *New Phytologist*, 214(4):1403-1407.
- SCHENEITER, O. 2007. Implantación de pasturas en suelos ganaderos. En Curso "Como optimizar la producción y utilización forrajera en suelos ganaderos". Pergamino. 24 y 31 de agosto. pp: 54-62.
- SCHINDELIN, J.; ARGANDA-CARRERAS, I.; FRISE, E. 2012, "Fiji: an open-source platform for biological-image analysis", *Nature methods*. 9(7):676-682.
- SETTER, T.L.; LAURELES, E.V. 1996. The beneficial effect of reduced elongation growth on submergence tolerance of rice. *Journal of Experimental Botany*. 47:1551–1559.
- SMITH, K.F.; LEE, C.K.; BORG, P.T.; FLINN, P.C. 1994. Yield, nutritive value, and phenotypic variability of tall wheatgrass grown in a nonsaline environment. *Australian Journal of Experimental Agriculture*. 34:609-614.

- SMITH, K.F. 1996. Tall wheatgrass (*Thinopyrum ponticum* (Podp.) Z.W. Liu + R.R.C. Wang): A neglected resource in Australian pasture. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 39:623-627.
- SOUKUP, A.; ARMSTRONG, W.; SCHREIBER, L.; FRANKE, R.; VOTRUBOVÁ, O. 2007. Apoplastic barriers to radial oxygen loss and solute penetration: a chemical and functional comparison of the exodermis of two wetland species, *Phragmites australis* and *Glyceria maxima*. *New Phytologist*. 173:264–278.
- STRIKER, G.G.; INSAUSTI, P.; GRIMOLDI, A. A.; PLOCHUK, E. L.; VASELLATI, V. 2005. Physiological and anatomical basis of differential tolerance to soil flooding of *Lotus corniculatus* L. and *Lotus glaber* Mill. *Plant and Soil*. 276(1-2):301-311.
- STRIKER, G. G.; INSAUSTI, P.; GRIMOLDI, A. A.; LEON, R. J. C. 2006. Root strength and trampling tolerance in the grass *Paspalum dilatatum* and the dicot *Lotus glaber* in flooded soil. *Functional Ecology*. 20(1):4-10.
- STRIKER, G.G.; INSAUSTI, P.; GRIMOLDI, A.A.; VEGA, A.S. 2007. Trade-off between root porosity and mechanical strength in species with different types of aerenchyma. *Plant, Cell & Environment*. 30:580–589.
- STRIKER, G.G.; INSAUSTI, P.; GRIMOLDI, A.A. 2008. Flooding effects on plant recovery from defoliation in the grass *Paspalum dilatatum* and the legume *Lotus tenuis*. *Annals of Botany*. 102:247–254.
- STRIKER, G.G.; MOLLARD, F.P.O.; GRIMOLDI, A.A.; LEÓN, R.J.C.; INSAUSTI, P. 2010. Trampling enhances the dominance of graminoids over forbs in flooded grassland mesocosms. *Applied Vegetation Science*. 14:95–106.
- STRIKER, G.G.; MANZUR, M.E.; GRIMOLDI, A.A. 2011. Increasing defoliation frequency constrains regrowth of *Lotus tenuis* under flooding. The role of crown reserves. *Plant & Soil*. 343:261–272.
- STRIKER, G.G. 2012a. Time is on our side: the importance of considering a recovery period when assessing flooding tolerance in plants. *Ecological Research*. 27:983–987.

- STRIKER, G.G.; IZAGUIRRE, R.F.; MANZUR, M.E.; GRIMOLDI, A.A. 2012b. Different strategies of *Lotus japonicus*, *L. corniculatus* and *L. tenuis* to deal with complete submergence at seedling stage. *Plant Biology*. 14:50–55.
- STRIKER, G.G.; COLMER, T. 2016. Flooding tolerance of forage legumes. *Journal of Experimental Botany*. 68(8):1851–1872.
- STRIKER, G. G.; CASAS, C.; KUANG, X.; GRIMOLDI, A.A. 2017. No escape? Costs and benefits of leaf de-submergence in the pasture grass *Chloris gayana* under different flooding regimes. *Functional Plant Biology*. 44(9):899-906.
- SUZUKI, N.; RIVERO, R. M.; SHULAEV, V.; BLUMWALD, E.; MITTLER, R. 2014. Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytologist*. 203(1):32-43.
- TABOADA, M. A., RUBIO, G.; LAVADO, R. S. 1998. the deterioration of tall wheatgrass pasture on saline sodis soils. *Journal of Range Management*. 51:241-246.
- THORNE, G.N. 1959. Photosynthesis of lamina and sheath of barley leaves. *Annals of Botany*. 2(3):365-370.
- TREWAVAS, A. 2005. Green plants as intelligent organisms. *Trends Plant Science*. 10:413–419.
- VARTAPETIAN, B. B.; JACKSON, M. B. 1997. Plant adaptations to anaerobic stress. *Annals of Botany*. 79(1):3-20.
- VASHISHT, D.; HESSELINK, A.; PIERIK, R.; AMMERLAAN, J.M.H.; BAILEY-SERRES J.; VISSER; SASIDHARAN R. 2011. Natural variation of submergence tolerance among *Arabidopsis thaliana* accessions. *New Phytologist*. 190:299–310.
- VASQUEZ, P.M.; CABRIA, F.N.; ROJAS, M.C.; CALANDRONICI, M.B. 2009. Riesgo de anegamiento: estimaciones para la cuenca baja del Río Salado. *Ciencia del Suelo*. 27:237-246.
- VERVUREN, P.J.A.; BEURSKENS, S.M.J.H.; BLOM, C.W.P.M. 1999. Light acclimation CO₂ response and long-term capacity of underwater photosynthesis in three terrestrial plant species. *Plant Cell and Environment*. 22:959–968.

- VERVOORST, F.B. 1967. Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado. La vegetación de la República Argentina. Serie Fitogeográfica N° 7. Buenos Aires INTA. 259 p.
- VISSER, E.J.W.; COLMER, T.D.; BLOM, C.W.P.M.; VOESENEK, L.A.C.J. 2000. Changes in growth, porosity and radial oxygen loss from adventitious roots of selected mono- and dicotyledonous wetland species with contrasting types of aerenchyma. *Plant, Cell and Environment*. 23:1237–1245.
- VOESENEK, L.A.C.J.; HARREN, F.J.; BÖGEMANN, G.M.; BLOM, C.W.P.M.; REUSS, J. 1990. Ethylene production and petiole growth in *Rumex* plants induced by soil waterlogging: The application of a continuous flow system and a laser driven intracavity photoacoustic detection system. *Plant Physiology*. 94:1071–1077.
- VOESENEK, L.A.C.J.; COLMER, T.D.; PIERIK, R.; MILLENAAR, F.F.; PEETERS, A.J.M. 2006. How plants cope with complete submergence. *New Phytologist*. 170:213–226.
- VOESENEK, L. ; SASIDHARAN, R. 2013. Ethylene – and oxygen signalling – drive plant survival during flooding. *Plant Biology*. 15:426–435.
- VOESENEK, L.A.C.J.; BAILEY-SERRES, J. 2015. Flood adaptive traits and processes: an overview. *New Phytologist*. 206:57–73.
- VOGEL, K.P.; MOORE, K.J. 1998. Forage yield and quality of tall wheatgrass accessions in the USDA Germplasm Collection. *Crop Science*. 38:509-512.
- WHYTE, R.O.; MOIR T.R.G.; COOPER J.P. 1959. Grasses in agriculture. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 417 p.
- XIA, J.H.; ROBERTS, J.K.M. 1996. Regulation of H⁺ extrusion and cytoplasmic pH in maize root tips acclimated to a low-oxygen environment. *Plant Physiology*. 111:227–233.

7. APÉNDICE

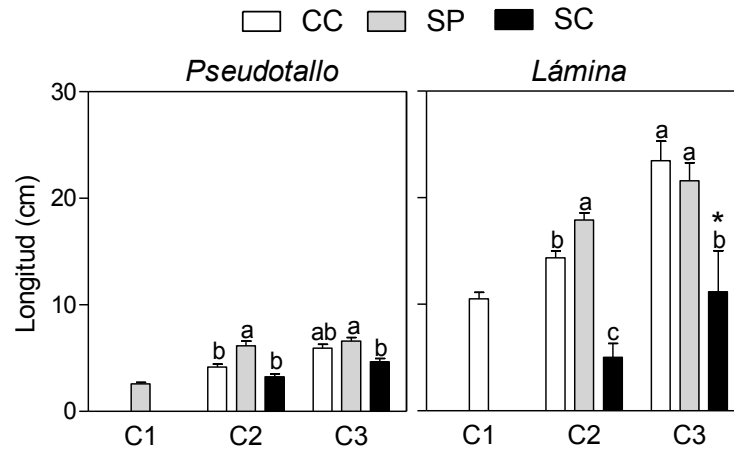


Figura I. Longitud del pseudotallo y de la lámina de la hoja más joven completamente expandida del macollo principal de las plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 3 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. * indican promedio de las plantas sobrevivientes (30%). Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

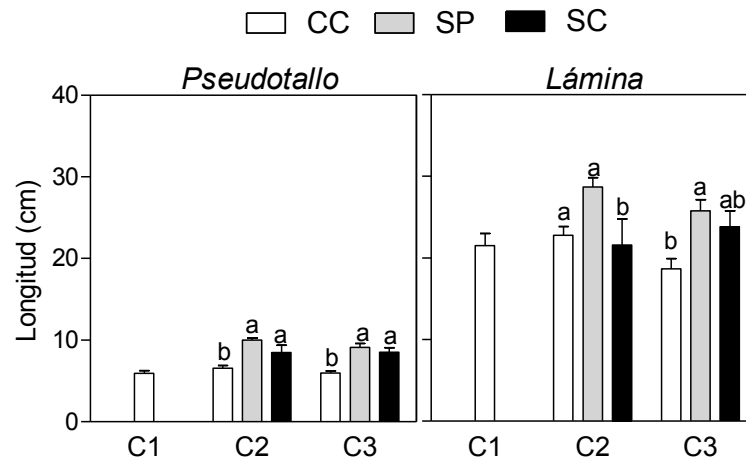


Figura II. Longitud del pseudotallo y de la lámina de la hoja más joven completamente expandida del macollo principal de las plantas de *Thinopyrum ponticum* sometidas a 3 tratamientos de sumersión (CC: capacidad de campo, SP: sumersión parcial, SC: sumersión completa) en el estado de 5 hojas y cosechadas a 0 (C1, inicial), 14 (C2, final de la sumersión) y 28 días (C3, final del período de recuperación) desde la aplicación de los tratamientos. Los valores representan promedios \pm error estándar de 10 réplicas. * indican promedio de las plantas sobrevivientes (30%). Letras distintas en una misma cosecha indican diferencias significativas ($P < 0,05$).