

Tolerancia a la Inundación de Especies Gramíneas Forrajeras
Megatérmicas: Bases Ecofisiológicas Relacionadas con su
Instalación y Producción

Tesis presentada para optar al título de Magister Scientiae de la Universidad de
Buenos Aires, Área de Producción Vegetal

José Augusto Imaz

Ingeniero Agrónomo – Universidad Nacional de La Plata – 2009

Lugar de trabajo: Instituto de Fisiología Vegetal (INFIVE – UNLP)

COMITÉ CONSEJERO

Director:

Ingeniero Agrónomo Dr. Gustavo G. Striker
(IFEVA, Cátedra de Fisiología Vegetal, FA-UBA)

Consejeros:

Ingeniero Agrónomo Daniel O. Giménez
(INFIVE, Cátedra de Fisiología Vegetal, UNLP)

Ingeniero Agrónomo Dr. Agustín A. Grimoldi
(IFEVA, Cátedra de Forrajicultura, FA-UBA)

JURADOS DE TESIS

Agradecimientos

A Daniel, Gustavo y Agustín por haber confiado en este proyecto y por su predisposición.

A mis amigos Martín, Tomás y Diego por el constante apoyo.

A mis compañeros de trabajo del INFIVE por su ayuda y consulta permanente.

A mis compañeros de cursos en la Escuela de Graduados.

A mi familia.

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

Publicaciones derivadas de esta tesis:

- 1- Imaz A, Giménez O, Grimoldi A, Striker 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. <http://dx.doi.org/10.1071/CP12335>.

ÍNDICE GENERAL

DECLARACIÓN.....	iv
ÍNDICE DE CUADROS.....	viii
ÍNDICE DE FIGURAS.....	ix
RESUMEN.....	xi
ABSTRACT.....	xii
<u>Capítulo 1:</u> INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
1.1) Introducción.....	2
1.1.1) Introducción de especies megatérmicas en ambientes templados.....	7
1.1.2) Descripción de las especies en estudio.....	9
1.2) OBJETIVO GENERAL.....	11
1.3) HIPÓTESIS.....	11
1.4) ORGANIZACIÓN DE LA TESIS.....	13
<u>Capítulo 2:</u> Respuestas de plántulas de <i>Chloris gayana</i> y <i>Panicum coloratum</i> frente a intensidades crecientes de inundación (sumersión parcial vs. sumersión completa).	
2.1) INTRODUCCIÓN.....	16
2.2) MATERIALES Y MÉTODOS.....	20
2.2.1) Descripción de las especies.....	20
2.2.2) Detalles experimentales.....	20
2.2.3) Aerénquima y diámetro de raíces.....	22
2.2.4) Altura de las plántulas, longitud de las hojas y biomasa.....	23
2.2.5) Análisis estadístico.....	23

2.3) RESULTADOS.....	24
2.3.1) Generación de aerénquima en raíces.....	24
2.3.2) Altura de las plántulas bajo sumersión parcial y completa.....	26
2.3.3) Relaciones alométricas afectadas por los tratamientos de sumersión.....	27
2.3.4) Respuestas en biomasa.....	29
2.4) DISCUSIÓN.....	32
2.5) CONCLUSIONES.....	36
Capítulo 3: Efectos de la inundación en diferentes momentos del ciclo de crecimiento de plantas adultas de <i>Chloris gayana</i> y <i>Panicum coloratum</i> (inundación invernal vs. inundación primaveral).	
3.1) INTRODUCCIÓN.....	39
3.2) MATERIALES Y MÉTODOS.....	42
3.2.1) Detalles experimentales.....	32
3.2.2) Respuestas en biomasa.....	44
3.2.3) Análisis estadístico.....	44
3.3) RESULTADOS.....	45
3.4) DISCUSIÓN.....	54
3.5) CONCLUSIONES.....	58
Capítulo 4: Discusión general.....	59
BIBLIOGRAFIA.....	75
ANEXO.....	90

ÍNDICE DE CUADROS

- Cuadro 2.1.** Resultados del análisis de varianza de dos vías para los efectos de los niveles de sumersión y especie sobre el porcentaje de aerénquima, diámetro de raíz y biomasa de plántulas de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum*.....**26**
- Cuadro 3.1.** Resultados del ANOVA de dos vías para los efectos de “tratamiento de inundación” y “especie” sobre la biomasa (total, láminas+vainas, bases y raíces) y la partición de biomasa aérea en estratos de plantas adultas de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum* sujetas a inundación en diferentes momentos: invierno durante el reposo vegetativo, durante el rebrote primaveral, y luego de un período de recuperación.....**49**
- Cuadro 3.2.** Biomasa aérea de plantas adultas (g) de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum* por debajo (0-10 cm) y por encima de 10 cm (nivel/altura del agua de inundación), sometidas a condiciones control (C), inundación invernal (I), inundación primaveral (P), inundación I+P.....**51**
- Cuadro 3.3.** Biomasa de láminas y vainas de plantas adultas de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum* sometidas a condiciones control (C), inundación invernal (I), inundación primaveral (P), inundación I+P.....**53**

INDICE DE FIGURAS

Figura 2.1. Características anatómicas de raíces en plántulas de <i>Chloris gayana</i> y <i>Panicum coloratum</i> sometidas a condiciones control (C), sumersión parcial (PS) y sumersión completa (CS).....	25
Figura 2.2. Altura de las plántulas de <i>Chloris gayana</i> y <i>Panicum coloratum</i> sometidas a condiciones control (C), sumersión parcial (PS) y sumersión completa (CS).....	28
Figura 2.3. Relaciones alométricas entre (i) LN de la biomasa aérea vs LN de la biomasa de raíces, (ii) LN de la biomasa de láminas vs LN de la biomasa vainas de las hojas, y (iii) LN de la longitud de lámina vs LN de la longitud de vaina de la hojas en plántulas de <i>Chloris gayana</i> y <i>Panicum coloratum</i> sometidas a condiciones control (C), sumersión parcial (PS) sumersión completa (CS).....	29
Figura 2.4. Biomasa seca aérea y radicular de plántulas de <i>Chloris gayana</i> y <i>Panicum coloratum</i> sometidas a condiciones control (C), sumersión parcial (PS) y sumersión completa (CS).....	31
Figura 3.1. Esquema de aplicación de los tratamientos de inundación en diferentes momentos del ciclo de crecimiento de plantas adultas de <i>Chloris gayana</i> y <i>Panicum coloratum</i>	44
Figura 3.2. Biomasa seca total, aérea, de bases y radicular de plantas adultas de <i>Chloris gayana</i> y <i>Panicum coloratum</i> sometidas a condiciones control (C), inundación invernal (I), inundación primaveral (P), inundación I+P.....	48
Figura 4.1. Esquema donde se muestran las principales respuestas observadas en plántulas de <i>Chloris gayana</i> y <i>Panicum coloratum</i> cuando fueron sometidas a	

intensidades crecientes de inundación (Control, Sumersión parcial y Sumersión completa).....**64**

Figura 4.2. Esquema que integra la tolerancia a la inundación de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum* en los estadios ontogénicos planta adulta y de plántula en base a la estación del año, la estación de crecimiento y el momento de inundación aplicado.....**68**

RESUMEN

La inundación es un factor importante que afecta la implantación y producción de especies forrajeras en ecosistemas de pastizales anegables. *Chloris gayana* K. y *Panicum coloratum* L. son dos gramíneas tropicales cuyo uso como forrajera en ambientes templados se ha incrementado recientemente. En esta tesis se realizaron dos experimentos para evaluar la tolerancia de estas especies a eventos de inundación en los estadios de plántula (implantación, Exp. 1) y de planta adulta (producción, Exp. 2). En el primer experimento plántulas de dos semanas de ambas especies fueron sometidas a tratamientos i) control, ii) sumersión parcial (SP) y iii) sumersión completa (SC) por 14 días, seguidos de un período de recuperación de 12 días. Ambas especies presentaron aerénquima constitutivo en sus raíces, que aumentó considerablemente bajo tratamientos de sumersión. La altura de plántulas sólo difirió de los controles en SC: *C. gayana* aumentó su altura rápidamente emergiendo del agua mientras *P. coloratum* no creció, manteniéndose siempre bajo el agua. La respuesta de 'escape' exhibida por *C. gayana* se asoció a una asignación preferencial de biomasa hacia la parte aérea y un marcado alargamiento de las láminas foliares. *P. coloratum* no mostró cambios en la asignación de biomasa y sus hojas fueron más pequeñas. La biomasa final de *C. gayana* fue similar bajo SP y SC; mientras que *P. coloratum* redujo notablemente la biomasa bajo SC incluso al final del experimento, indicando que los daños provocados fueron persistentes. Así, *C. gayana* parece ser más prometedora para su implantación en pastizales propensos a inundaciones de mayor intensidad. En el segundo experimento se evaluó tolerancia a inundación de plantas adultas en diferentes momentos del ciclo de crecimiento (inundación invernal durante el reposo vegetativo vs. inundación primaveral durante el rebrote). Plantas de 10 meses (>30 cm altura) fueron sujetas a tratamientos (i) control (ii) inundación invernal por 50 días durante el reposo vegetativo (I), (iii) inundación primaveral por 20 días durante el rebrote (P) y (iv) inundación continua por 70 días (I+P). Luego, se dejaron crecer las plantas por 30 días para evaluar su recuperación. La inundación durante el invierno provocó una reducción del 43-57% en la biomasa aérea y radical de *C. gayana*; mientras que *P. coloratum* no fue afectado. *C. gayana* mostró una leve mejor tolerancia a la inundación primaveral en comparación a *P. coloratum* mientras que cuando fue inundada en ambos períodos se detectaron efectos aditivos depresores sobre su biomasa, efecto que en *P. coloratum* no fue registrado. Al final del período de recuperación las plantas de ambas especies lograron recuperarse completamente, alcanzando una biomasa equivalente a los controles independientemente del tratamiento previo de inundación. Estos resultados sugieren que ambas especies son tolerantes a la inundación en fase adulta, con un compromiso en la reducción de biomasa que no supera el 30%. Se concluye que ambas especies resultan promisorias para su introducción en los pastizales anegables de la Pampa Deprimida, destacándose *C. gayana* para sitios donde la intensidad de inundación puede comprometer la sumersión completa en las primeras fases del establecimiento de las plantas.

ABSTRACT

Flooding is a major factor affecting the establishment and forage production in lowland grassland ecosystems. *Chloris gayana* K. and *Panicum coloratum* L. are two tropical grasses the use of which as forage in temperate environments has recently increased. In this thesis, two experiments were conducted to evaluate the tolerance of these species to flood events at seedling (establishment, Exp. 1) and adult plant (forage production, Exp. 2). In the first experiment, two weeks old seedlings of both species were subjected to (i) control, (ii) partial submergence (PS), and (iii) complete submergence (CS) treatments for 14 days, with a subsequent 12-day-period for recovery. Both species showed constitutive aerenchyma in their roots, which increased considerably under submergence conditions. Seedling height differed from controls only under CS. *C. gayana* rapidly increased its height, thereby emerging from water, while *P. coloratum* did not grow, therefore remaining always underwater. The “escape” response exhibited by *C. gayana* was associated with a preferential biomass allocation to the shoots and with a marked leaf lengthening. *P. coloratum* showed no change in biomass allocation and its leaves were smaller. Final biomass of *C. gayana* was similar in PS and CS, while *P. coloratum* biomass was lower under CS even until the end of experiment, which indicates that the damage persisted. Thus, establishment of *C. gayana* seems to be more promising for grasslands prone to floods of unpredictable intensity. In the second experiment, flooding tolerance of adult plants was evaluated at different times of their growth cycle (flooding during winter – vegetative dormancy vs. flooding during spring, plant regrowth). Plants of 10 months (> 30 cm height) were subjected to four treatments: (i) controls (ii) 50 days of winter flooding during vegetative dormancy (I), (iii) 20 days of spring flooding during plant regrowth (P) and (iv) 70 days of continuous flooding (I+P). In all cases, plants were allowed to grow for 30 days to assess their recovery. Winter flood caused 43-57% reduction in shoot and root biomass of *C. gayana*, while *P. coloratum* biomass was unaffected. *C. gayana* showed a slightly higher tolerance to spring flooding compared to *P. coloratum* aerial biomass production. When flooding occurred in both periods (I+P), antagonistic effects on biomass production were detected only for *C. gayana*. At the end of recovery period, plants of both species were able to fully recover their growth, reaching a biomass equivalent to controls regardless of previous flooding treatments. These results suggest that both species are tolerant to flood at adult stage, with a maximum reduction in biomass that did not exceed 30%. Therefore, it is concluded that both species look promising for their introduction into lowland grasslands of the Flooding Pampa. In addition, *C. gayana* appears to be more suitable for sites where the flooding intensity might compromise the complete submergence of seedlings.

Capítulo I

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1) INTRODUCCIÓN

La inundación es un disturbio natural de importancia creciente que afecta la producción de ecosistemas naturales y cultivos del mundo (Rosenzweig et al., 2002). Actualmente, producto de cambios climáticos a nivel mundial existe una expectativa de incremento en la frecuencia y severidad de los eventos de inundación (Arnell y Liu, 2001). La presencia de inundación induce un número de cambios en las propiedades del suelo y comportamiento de las plantas (Ponnamperuma, 1984; Jackson y Drew, 1984). El suelo anegado y la sumersión parcial o total de plantas, son estreses abióticos que influyen la composición y productividad en numerosas comunidades de plantas a lo largo del mundo (ver Lenssen et al., 2004), principalmente debido a la falta de oxígeno para las raíces y tejidos aéreos que quedan parcial o totalmente sumergidos (Armstrong, 1979; Bailey-Serres y Voesenek, 2008; 2010). La falta de oxígeno es producto de la caída drástica en la tasa de intercambio de gases entre el suelo y la atmósfera (10.000 veces menor que en el aire) que provoca la película de agua sobre el suelo (Ponnamperuma, 1984). Esto deriva en 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, siendo estas últimas mucho menos eficientes en la producción de ATP que la vía aeróbica (Sachs et al., 1996; Gibbs y Greenway, 2003). La baja oxigenación también disminuye la absorción de agua y nutrientes, lo que ocasionalmente crea una severa marchites y deficiencia mineral en las plantas. Sin embargo, frente a un ambiente anaeróbico provocado por la inundación, las plantas de especies tolerantes pueden responder a través de cambios anatómicos, morfológicos y fisiológicos relacionados con su supervivencia y crecimiento bajo tales condiciones (Koslowski y Pallardy, 1984; Colmer y Voesenek, 2009; Striker, 2012).

Los cambios anatómicos de mayor relevancia son la formación de aerénquima y de raíces adventicias que facilitan el transporte interno de oxígeno desde los órganos aéreos – en contacto con la atmósfera – hacia los tejidos sumergidos, beneficiando su crecimiento o permitiendo su supervivencia durante una inundación (Colmer, 2003a; Grimoldi et al., 2005; Striker et al., 2007; Teakle et al., 2011). La proporción de aerénquima formado depende del genotipo (especie y cultivar) y de las condiciones ambientales que inducen su generación (temperatura y tiempo de exposición a la anoxia; Armstrong, 1979; Justin y Armstrong, 1987; Colmer, 2003). Originalmente, fueron descritas dos formas básicas de formación de aerénquima. La primera de ellas se denomina aerénquima esquizógeno (llamado también ‘expansígeno’ por Seago et al., 2005) e involucra la separación de células formando lagunas aerenquimáticas sin provocar muerte o lisis celular. El segundo tipo de aerénquima se conoce como aerénquima lisígeno y los espacios aéreos (*i.e.* lagunas aerenquimáticas) se generan 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). En ambos casos, las lagunas aerenquimáticas ubicadas en la corteza de la raíz ofrecen un camino de baja resistencia para el movimiento difusivo longitudinal del oxígeno desde la base de la raíz hacia el ápice para facilitar su aireación (Armstrong, 1979; Colmer, 2003). Además de facilitar el transporte de oxígeno, la muerte de células producto de la formación de aerénquima lisígeno determina una disminución de la demanda energética respiratoria por parte del sistema radical, lo cual resulta beneficioso en una situación de estrés como la inundación donde la producción de ATP – vía aeróbica - es escasa (Hsiao y Huang, 1989). En gramíneas, el desarrollo de aerénquima en raíces como consecuencia de la inundación ha sido ampliamente documentado (revisiones de Smirnov y Crawford, 1983; Justin y Armstrong, 1987). Ejemplos de ello, incluso más circunscriptos a

gramíneas C₄ lo constituyen, entre otros, los trabajos de Baruch y Mérida (1995) para *Andropogon gayanus*, *Hyparrhenia rufa*, *Echinochloa polystachya* y *Brachiaria mutica*, lo informado por Grimoldi et al. (2005) para *Paspalum dilatatum* y *Paspalidium geminatum*, y el trabajo de Geurtz et al. (2005) para *Panicum decompositum*. A su vez, se conoce que la inundación también puede afectar la anatomía de tejidos aéreos (no sólo las raíces), como por ejemplo las vainas foliares. En la gramínea *Paspalum dilatatum*, plantas sometidas a inundación mostraron un aumento en la porosidad de las hojas, explicado por un incremento de la proporción de aerénquima en las vainas de dichas hojas (Insausti et al., 2001, Mollard et al., 2008). A nivel radicular, fueron descritas alteraciones en el patrón de crecimiento de *Panicum coloratum* e *Hyperthelia dissoluta* aumentando la producción de raíces adventicias, en particular sobre el nivel del suelo (Oosterheld y McNaughton, 1991). Se ha comprobado que el sistema de raíces adventicias de alta porosidad generado durante la inundación contribuye a la supervivencia de las plantas en ambientes sujetos a excesos hídricos (Kozłowski y Pallardy, 1984; Shimamura et al., 2007). No obstante lo expuesto, la formación de aerénquima, como así también la estructura que adquieren en especies forrajeras megatérmicas como *Chloris gayana* y *Panicum coloratum* (objetos de estudio en esta tesis) son tópicos escasamente estudiados.

Las respuestas morfológicas asociadas a la inundación incluyen curvaturas hiponásticas en hojas, aumento en el ángulo de inserción y elongación de los órganos aéreos, (Grimoldi et al., 1999; Insausti et al., 2001; Striker et al., 2008; Manzur et al., 2009; Pierik et al. 2009; Mollard et al., 2010), ubicación de la biomasa de la planta en estratos más altos y modificación en la asignación de recursos hacia una mayor relación tallo:raíz (Baruch, 1994a; Insausti et al., 1999; Striker et al., 2005). Dependiendo del nivel del agua de inundación, la sumersión de las plantas puede ser parcial o completa,

en este último caso las respuestas exhibidas por las plantas pueden diferir. La sumersión completa induce cambios en la morfología de las hojas. Al respecto, se ha informado que *Rumex palustris*, *R. crispus* y *Phalaris arundinacea* desarrollan una mayor área foliar específica cuando sus hojas crecen debajo del agua (Vervuren et al., 1999) y una cutícula delgada; dichas aclimataciones resultan en aumentos en los niveles de fotosíntesis bajo el agua y menores puntos de compensación de CO₂ con respecto a hojas no aclimatadas (Mommer et al., 2004, 2005). Incrementos en la altura de las plantas y la longitud de las hojas bajo condiciones de inundación son respuestas comunes de especies tolerantes que posibilitan la emergencia de las hojas fuera del agua para recobrar el contacto con el aire atmosférico (Laan et al., 1990; Grimoldi et al., 1999; Voesenek et al., 2006). En este sentido, las plantas tolerantes a la inundación que particionan más carbono hacia la parte aérea en desmedro del crecimiento radical (ej. ver *Panicum coloratum* y *Hyperthelia dissoluta* en Oosterheld y McNaughton (1991) suelen tener una mayor relación tallo: raíz facilitando la ubicación de las hojas por encima del nivel del agua, como fuera mencionado (Laan et al., 1990; Striker et al., 2005; 2011c). Al contrario, plantas sensibles a inundación no incrementan y a menudo disminuyen la longitud de láminas o altura de plantas en condiciones de anegamiento o inundación (Oosterheld y McNaughton, 1991).

El efecto de la inundación sobre el crecimiento puede variar de acuerdo a características propias tanto del anegamiento como de las plantas. Entre las primeras, se destacan la intensidad (*i.e.* altura del agua), duración y frecuencia de inundación (Anderson, 1972; 1974; Chen et al., 2011). Con respecto a la intensidad de inundación, se observaron cambios en la estrategia de crecimiento en *L. tenuis* dependiendo del grado de sumersión de las plantas (Manzur et al., 2009). Cuando los tallos se encuentran totalmente sumergidos, suspenden su crecimiento sin acumular biomasa y las plantas

sobreviven a expensas del consumo conservativo de reservas almacenadas (estrategia de quiescencia), mientras que cuando la sumersión es parcial el crecimiento de raíces cesa y la partición de carbono prioriza la extensión de tallos incurriendo mayormente en el uso de carbohidratos de reserva para ello (estrategia de escape). Tales estrategias de escape o quiescencia también fueron observadas entre distintos cultivares de *Oryza sativa* (Setter y Laureles, 1996), entre especies del género *Rumex* (*R. crispus* vs. *R. palustris*; ver Laan y Blom, 1990; Voesenek et al., 1990) y entre ecotipos de *Ranunculus repens* (Lynn y Waldren, 2003). Sin embargo, la habilidad de una especie de persistir depende no solamente de las respuestas a la inundación *per se*, sino también de la habilidad para recuperarse (retomar el crecimiento) durante el período post-inundación (Davies et al., 2000a, b; Striker 2008; 2012; Striker et al., 2011c). Las diferencias en la tolerancia a inundación, en términos de biomasa de tallos, puede también ponerse en evidencia durante el periodo post-inundación; como fue demostrado tanto para plantas individuales de especies de *Lupino* creciendo en macetas (Davies et al., 2000a) como bajo condiciones de campo (Davies et al., 2000b). Otro ejemplo en este sentido lo constituye el trabajo de Vignolio et al. (1994) quienes informaron, para *L. tenuis* y *L. corniculatus*, que las diferencias en biomasa aérea fueron mantenidas en comparación con las plantas control después de un periodo post-inundación de 90 días.

Entre las características de las plantas que afectan sus respuestas a la inundación se destaca especialmente el estadio ontogénico en el cuál sucede el anegamiento (Crawford, 2003). En este sentido, los efectos de la inundación en plantas de una misma especie pero de diferente edad, como así también el momento de ocurrencia de la inundación, dentro del ciclo de crecimiento, han sido raramente aspectos muy poco explorados (Newsome et. al., 1982; Crawford, 2003). No obstante, es generalmente aceptado que plántulas y plantas adultas de una misma especie pueden diferir en el

grado de tolerancia a inundación (Ram et al., 2002, Crawford, 2003; Jackson y Ram, 2003). A modo de ejemplo, puede citarse que *Oryza sativa* (arroz) es capaz de germinar bajo anoxia pero sus plántulas no pueden seguir creciendo a menos que se supere el nivel de agua existente (Ram et al., 2002; Jackson y Ram, 2003); luego el comportamiento de plantas adultas puede inclusive incrementarse cuando crece bajo condiciones de inundación (Colmer et al., 2003). *Echinochloa crus-galli* constituye un ejemplo de una especie no cultivada con un comportamiento similar como el descrito para el arroz (Crawford, 2003).

1.1.3) Introducción de especies megatérmicas en ambientes templados.

El crecimiento y desarrollo de la mayoría de las especies vasculares de plantas es reducido por el suelo inundado, y particularmente por la sumersión completa (Bailey-Serres y Voesenek, 2008; 2010). Sin embargo numerosas especies son altamente productivas en áreas sujetas a inundación (Colmer, 2005). Los pastizales húmedos están frecuentemente expuestos a inundaciones de intensidad y duración variables, resultado de fuertes precipitaciones, topografía plana o pobres condiciones de drenaje en el suelo (Soriano, 1991; Lenssen et al., 2004). En Sudamérica, los ecosistemas de pastizal comprenden las planicies del centro-este de Argentina hasta Uruguay y Sur de Brasil. Esta región de pastizales se puede dividir en dos subregiones: la Pampa en Argentina y los campos de Uruguay y sur de Río Grande en Brasil (Soriano, 1991). La Región Pampeana aún conserva amplias superficies donde la agricultura ha tenido bajo impacto, especialmente en la denominada Pampa Deprimida. Aquí, el pastoreo vacuno y las inundaciones son los principales agentes modificadores de la estructura y funcionamiento de los pastizales (Sala et al., 1986; Chaneton et al., 1988; Insausti et al.,

1999; Striker et al., 2011b). En esta zona la principal actividad es la cría de ganado vacuno que se sustenta sobre la producción forrajera de sus pastizales naturales (Soriano, 1991). La mejora en la aptitud forrajera de los pastizales se ha concentrado principalmente en el estudio de la ecofisiología de especies leguminosas tolerantes a la inundación para su incorporación al tapiz vegetal por intersembra, tales como *Lotus tenuis* y *L. corniculatus* (Vignolio et al., 1999; Striker et al., 2005). Sin embargo, esta práctica se circunscribió con mayor éxito a las comunidades denominadas praderas húmedas de mesófitas (*sensu* Perelman et al., 2001). Por el contrario, en las comunidades vegetales que ocupan suelos con mayores niveles de salinidad y/o sodicidad, denominadas estepa de halófitas (*sensu* Perelman et al., 2001), y que tienen un menor potencial de producción forrajero ($2000 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$), los intentos de incorporar nuevas especies han sido escasos. En este sentido, la relativa tolerancia a frío de algunas especies forrajeras megatérmicas, como *Chloris gayana* K. (Grama Rhodes) y *Panicum coloratum* L. (Mijo perenne) (Bogdan, 1969; Anderson, 1974; Loch y Harvey, 1999), junto con inviernos de temperaturas mínimas crecientes y veranos cálidos, han posibilitado la reciente introducción de estas especies en estos ambientes. No obstante, dentro del país y, principalmente, en la región Pampeana, la información sobre el comportamiento de especies megatérmicas es muy escasa y se cuenta solo con estudios preliminares (Pérez et al., 2007). Más aún, en ningún caso se conocen los rasgos y las respuestas ecofisiológicas que pueden conferir tolerancia a la inundación a este tipo de gramíneas megatérmicas cuando crecen en ambientes templados como en los que se las desea introducir.

1.1.4) Descripción de las especies de estudio

La especie *Chloris gayana* K., conocida comúnmente como Grama Rhodes, es una gramínea perenne perteneciente a la tribu de las *Clorídeas*, nativa de África tropical y subtropical. Posee porte erecto y capacidad de formar estolones que enraízan en los nudos y le permiten cubrir el suelo eficientemente. Esta especie se puede comportar como anual en regiones con inviernos extremadamente fríos o estaciones secas prolongadas (Bogdan, 1969). Si bien el crecimiento se detiene con 8 °C, con temperaturas de hasta -5 °C no presenta problemas severos de mortandad (Murata et al., 1965). Las formas diploides son de origen subtropical, y por ello, más tolerantes al frío (Loch y Harvey, 1999). Resiste condiciones de sequía y salinidad (Haffar y Alhadrami, 1997) y situaciones de excesos hídricos temporarios (Bogdan, 1969; Kretschmer y Wilson, 1995; Cook et al., 2005). Desarrolla en suelos con alto niveles de Na⁺ (conductividad > 10 dS m⁻¹). Es más tolerante a los altos niveles de pH que a los bajos, pudiendo crecer con rangos de pH entre 4,5 y 10 (Cook et al., 2005). Es implantada con éxito bajo 700 mm anuales de precipitación. Los valores de producción anual de materia seca son muy variables dependiendo del cultivar, fertilidad del suelo y condiciones ambientales.

La especie *Panicum coloratum* L. es una gramínea perenne de crecimiento primavera-estival, perteneciente a la tribu de las *Paníceas*, nativa del continente Africano y adaptado a zonas templado-cálidas a tropicales. Puede alcanzar una altura de 80 – 100 cm. Presenta panojas muy abiertas con una longitud de 6 a 25 cm. Tolera ciertos períodos de excesos hídricos (Bogdan, 1958) y también posee alta tolerancia a la salinidad (Chippindall, 1955; Bogdan, 1958, 1969). Esta especie goza de un rebrote vigoroso y de alta calidad. Además su relativa tolerancia al frío le permite un rebrote más temprano. La forma de diseminación más común es por semillas pero también

puede desarrollar propagación vegetativa a través de rizomas cortos. Presenta la capacidad de emitir raíces cuando los nudos entran en contacto con el suelo (Petruzzi et al., 2003). Se adapta a un amplio rango de suelos donde la precipitación anual sea de entre 600 y 1200 mm. La producción anual promedio para 10 años de evaluación en sitios de latitud similar a la Cuenca del Salado supera los 5000 kg.ha⁻¹.año⁻¹.

En el marco de los antecedentes expuestos, esta tesis pretende aportar información para integrar la problemática asociada a la incorporación de especies forrajeras tropicales en aéreas propensas a inundación bajo un régimen climático templado. En la Pampa Deprimida, la siembra de gramíneas megatérmicas se realiza hacia fines de primavera, período en el cual es muy probable la ocurrencia de inundaciones de corta duración (1 o 2 semanas) (Paruelo y Sala, 1990) y dependiendo de la intensidad de la inundación (*i.e.* altura del agua), la sumersión de las plántulas puede ser parcial o total afectando el establecimiento de las pasturas (**Capítulo 2**). Durante el invierno y principios de la primavera pueden ocurrir inundaciones prolongadas (1 o 2 meses) (Soriano 1991; Insausti *et al.* 1999; Striker *et al.* 2011b), mientras que por otro lado, el crecimiento de especies forrajeras megatérmicas es prácticamente nulo y se encuentra como material seco (diferido en pie); debido a que poseen un ciclo de producción netamente primavero-estival. En pasturas ya implantadas, las condiciones mencionadas posibilitan que puedan suceder eventos de inundación sobre material en reposo vegetativo (inundación temprana de invierno), sobre material en pleno crecimiento/rebrote (inundación tardía primaveral) o bien si la inundación es prolongada las plantas pueden estar inundadas tanto durante su reposo vegetativo como durante su rebrote (**Capítulo 3**). Por lo descrito, el estudio de los efectos que generan períodos de inundación sobre las respuestas de crecimiento de *C. gayana* y *P. coloratum* en diferentes momentos de su ciclo ontogénico tiene un impacto

en la generación de información inexistente, útil para la implantación y utilización de estas especies en pasturas de los sistemas ganaderos de la Pampa Deprimida.

1.2) OBJETIVO GENERAL

El **objetivo general** de esta tesis es evaluar la tolerancia a inundación de dos forrajeras C₄ megatérmicas, *Chloris gayana* K. y *Panicum coloratum* L., durante los estadios fenológicos asociados a su instalación (plántula) y producción (planta adulta) bajo condiciones de clima templado.

Para ello deberán alcanzarse los siguientes **objetivos parciales**:

Objetivo 1: Identificar los rasgos y respuestas anatómicas, morfológicas y de crecimiento relacionadas con la tolerancia de plántulas de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum* frente a intensidades crecientes de inundación.

Objetivo 2: Evaluar la tolerancia de plantas adultas frente a la inundación en diferentes momentos de su ciclo de crecimiento (reposo vegetativo vs. rebrote primaveral).

1.3) ORGANIZACIÓN DE LA TESIS

Esta tesis contiene, además del presente capítulo introductorio, dos capítulos experimentales (II, III) y un capítulo de discusión general (IV). En el capítulo II, en el que se examina la tolerancia a sumersión parcial y total de plántulas de *C. gayana* y *P. coloratum*, se demuestra que ambas especies – en estadio de plántula – pueden tolerar y crecer en condiciones de sumersión parcial, aumentando el alto porcentaje de aerénquima en sus raíces para facilitar la conducción de oxígeno desde las hojas. Se

demuestra, a su vez, que cuando la intensidad de inundación compromete la sumersión completa de las plántulas, *P. coloratum* permanece debajo del agua sin crecimiento y sin poder de-sumerger sus hojas, lo cual afecta marcadamente su capacidad de recuperación pos-inundación, en tanto que *C. gayana* sí es capaz de emerger del agua como resultado de una partición diferencial activa de carbono hacia parte aérea y un alargamiento más que proporcional de las láminas foliares, determinándola como la especie más promisoría para sitios propensos a sufrir inundaciones de intensidad variable (Imaz et al., 2012; *Crop and Pasture Science* 63 :1145-1155, doi:10.1071/CP12335). En el capítulo III, en el que se evaluó la tolerancia a inundación de plantas adultas de *C. gayana* y *P. coloratum* (sumersión parcial debido al alto porte de las plantas) en diferentes momentos del ciclo de crecimiento (inundación invernal durante el reposo vegetativo vs. inundación primaveral durante el rebrote), se demuestra que eventos de inundación prolongados durante el invierno comprometen la producción de biomasa durante el rebrote de ambas especies, y en una magnitud semejante a la de una inundación durante el rebrote primaveral. Sin embargo, ambas especies expresan una muy elevada capacidad de recuperación que les permite eliminar las diferencias en biomasa generadas por los tratamientos en solo 30 días luego de la última inundación (Imaz et al., artículo en preparación). Finalmente se presenta un capítulo de discusión general (capítulo IV) que versa sobre las implicancias ecológicas y agronómicas de los resultados obtenidos en un marco teórico más general, y donde se comentan los aportes originales de esta tesis haciendo explícitos los avances alcanzados con respecto al conocimiento previo de este tema y se dejan planteados algunos interrogantes derivados de la tesis para ser investigados en el futuro.

Respuestas de plántulas de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum* frente a intensidades crecientes de inundación (sumersión parcial vs. sumersión completa)*

* Este capítulo ha sido publicado en *Crop and Pasture Science* 63:1145-1155 (2012, doi:10.1071/CP12335) con el título “The effects of submergence on anatomical, morphological and biomass allocation responses of tropical grasses *Chloris gayana* and *Panicum coloratum* at seedling stage”, y autorías de **Imaz JA**, Gimenez DO, Grimoldi AA y Striker GG.

2.1) INTRODUCCION

La inundación es un disturbio natural que ocurre en muchos pastizales húmedos del mundo destinados a la producción ganadera (Soriano, 1991, Van Eck et al., 2004). Las gramíneas forrajeras son los componentes principales de estos ecosistemas y la tolerancia a excesos hídricos que poseen dichas especies es crucial en la determinación de su establecimiento, producción y persistencia (Crawford, 2003; Striker et al., 2011a). Actualmente, como resultado del calentamiento global, los inviernos pueden ser menos restrictivos para el crecimiento vegetal en áreas de pastizales (especialmente en altas latitudes) como consecuencia de un aumento en las temperaturas mínimas y períodos más cortos de heladas (De Boeck et al., 2008; Kreyling, 2010). Bajo este escenario, algunas gramíneas forrajeras de origen tropical y subtropical con alto potencial de crecimiento están siendo incorporadas en áreas deprimidas de pastizales templado-húmedos que sufren inundaciones de intensidad variable. Sin embargo, este tipo de especies son en su mayoría empíricamente considerados como tolerantes a inundación, pero en realidad, muy pocos trabajos (todos realizados en ambientes tropicales) han examinado experimentalmente la tolerancia que poseen a excesos de agua en el suelo (Anderson, 1972; Baruch, 1994). En este sentido, *Chloris gayana* K. y *Panicum coloratum* L. son especies promisorias para áreas deprimidas templadas, ya que ambas son capaces de crecer bajo temperaturas moderadas y soportan el anegamiento de suelo (*i.e.* raíces inundadas por 10-15 días); siendo *C. gayana* más tolerante a dicho estrés que *P. coloratum* cuando se comparan en términos de biomasa (Anderson, 1972; Boschma et al., 2008). A pesar de ello, la performance de ambas especies a medida que se incrementa la altura de inundación (la cual compromete la sumersión de tejidos aéreos) es desconocida. Este primer capítulo experimental de la tesis tiene como objetivo evaluar, en forma comparativa, la tolerancia a incrementos en la intensidad de

inundación - provocando sumersión parcial y total - de *C. gayana* y *P. coloratum* durante el estadio de plántula. Esta fase ontogénica, es crucial para el establecimiento bajo condiciones a campo, donde las plántulas pueden ser fácilmente cubiertas por el agua (parcial o totalmente) durante períodos de excesos de agua.

Bajo condiciones de sumersión parcial, las plantas necesitan hacer frente a la falta de oxígeno, como resultado de la muy baja difusión de O₂ en agua comparado con el aire (*i.e.* 10⁻⁴ difusión más lenta; Jackson, 1985; Colmer y Voesenek, 2009). A nivel anatómico, las plantas pueden incrementar su capacidad potencial de conducción de oxígeno a través de la generación de aerénquima en el cortex de la raíz, o incluso lograr un incremento si ya tenían aerénquima constitutivo (Justin y Armstrong, 1987; Grimoldi et al., 2005a; Striker et al., 2007). A nivel morfológico, plantas inundadas incrementan su altura, generalmente a través de la elongación de peciolos/hojas, y en consecuencia aumentan la superficie foliar por encima del nivel de agua (Insausti et al., 2001; Grimoldi et al., 1999; Striker et al., 2011b). Esto le permite a las plantas mantener el nivel de fotosíntesis aérea y facilitar la captura de oxígeno por las hojas para la oxigenación de tejidos sumergidos a través del sistema aerenquimático (Laan et al., 1990; Striker et al., 2005; Colmer y Voesenek, 2009). En este capítulo, se caracterizó la tolerancia a la sumersión parcial de *C. Gayana* y *P. coloratum* mediante la evaluación de la proporción de aerénquima en raíces, la altura de las plántulas, la longitud de vainas y láminas foliares, y la acumulación de biomasa.

La sumersión completa provoca un escenario de mayor estrés en plantas ya que los órganos aéreos se encuentran totalmente cubiertos por el agua. Para hacer frente al estrés, las plantas tolerantes pueden usar dos estrategias diferentes; la primera es una estrategia de escape y la segunda de quiescencia (*sensu* Bailey-Serres y Voesenek, 2008; 2010; Akman et al., 2012). La estrategia de escape parece ser benéfica en

situaciones de inundación poco profunda, donde la elongación de los órganos aéreos es fácilmente alcanzable. La estrategia de quiescencia puede ser una ventaja bajo inundaciones profundas, donde es poco probable que las plantas alcancen la superficie del agua, por lo cual el ahorro de energía y carbohidratos mejora las posibilidades de sobrevivencia y facilita la generación de nuevos tejidos luego de la de-sumersión (Bailey-Serres y Voesenek, 2008; Colmer y Voesenek, 2009). En especies forrajeras tropicales, solamente un registro fue informado y corresponde a plantas adultas de *Hemarthria altissima*, las cuales mostraron quiescencia cuando fueron sometidas a sumersión total durante 20 días (Luo et al., 2011). Sin embargo, no existen estudios comparables en plántulas de forrajeras tropicales que evalúen la tolerancia a sumersión, en términos de las estrategias de escape o de quiescencia. Además, para el caso donde se ha comprobado que plántulas (o plantas) de especies gramíneas incrementan su altura “escapando” del agua, no está claro si la respuesta es debida a una partición de biomasa preferentemente hacia tejidos aéreos, a una mayor elongación de láminas y/o vainas de las hojas (sin cambios en la partición de biomasa) o una combinación de ambas respuestas (para arroz: Parlanti et al., 2011; pero ver Kawano et al., 2009). En este capítulo también se examinan las relaciones alométricas entre la biomasa de órganos aéreos y raíces (Poorter y Nagel, 2000; Poorter et al., 2012), y entre láminas y vainas foliares (biomasa y longitud) con el fin de dilucidar las relaciones alométricas que subyacen a la estrategia de “escape”.

El objetivo de este capítulo fue evaluar la tolerancia a intensidades crecientes de inundación en plántulas de *C. gayana* y *P. coloratum* con potencial de uso como especies forrajeras en pastizales templado húmedos. Para el logro del objetivo se plantearon dos hipótesis de trabajo correspondientes al objetivo parcial:

Hipótesis 1: La tolerancia a la sumersión parcial de plántulas de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum*, en términos de crecimiento con respecto a los controles no-inundados, depende de la expresión conjunta de caracteres asociados con la oxigenación de los tejidos sumergidos (*i.e.* generación de aerénquima en raíces), y con un aumento en la exposición de las hojas fuera del agua.

Hipótesis 2: La tolerancia a la sumersión total de plántulas de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum*, en términos de crecimiento con respecto a los controles no-sumergidos, depende de la habilidad de de-sumersión foliar para la captación de O₂ y CO₂. La exposición rápida de las hojas por encima del agua (de-sumersión) es el resultado de un cambio activo en la partición del carbono hacia tallo (en desmedro de las raíces) conjuntamente con un pronunciado alargamiento de las hojas.

Este apartado constituye el primer estudio que evalúa los efectos de la sumersión sobre forrajeras tropicales con potencial de uso en pastizales templados propensos a inundaciones, y el primero que muestra ambos tipos de respuestas – cambios en la asignación de biomasa hacia órganos aéreos y alargamiento de las hojas – son requeridas para desarrollar una estrategia de escape en *Chloris gayana* frente a sumersión completa.

2.2) MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1) Descripción de las especies

Chloris gayana Kunth (Rhodes grass) y *Panicum coloratum* L. var. *coloratum* (Klein grass) son dos especies forrajeras tropicales distribuidas mundialmente: se cultivan en Estados Unidos (Texas), África, Australia, Japón, América Latina y bajo riego en

Medio oriente (Bodgan, 1969; Boschma et al., 2008). *C. gayana* es estolonífera y cespitosa, con hojas perennes, glabras de 10-50 cm de longitud y tallos ascendentes (0.5-1 m de altura). *P. coloratum* es poco rizomatosa, cespitosa perenne, algunas veces presenta estolones largos y tallos con 0,3-1 de altura en madurez reproductiva. El follaje es variable con hojas glabras a pilosas (5-40 cm de largo) con variaciones en el color desde verdes a azul-verde glaucas. Ambas especies son utilizadas como pasturas en pastoreo directo, para producción de heno y ensilaje, y también para estabilizar sitios con problemas de erosión. En particular, estas especies son consideradas tolerantes a salinidad y sequía (Bogdan, 1969; Dear et al., 2008) pero actualmente están siendo introducidas en áreas que sufren excesos hídricos de variable intensidad, causando no solamente anegamiento (ver Boschma et al., 2008) sino también sumersión de plántulas.

2.2.2) Detalles experimentales

Semillas de *Chloris gayana* Kunth (grama Rhodes) y *Panicum coloratum* L. var. *colorarum* (Klein-grass) se germinaron en incubadora (25°C) utilizando cajas de petri conteniendo papel blanco absorbente saturado con agua destilada. Luego de 2-3 días, las semillas germinadas se transplantaron a macetas de material plástico de 1 L (3 por maceta) rellenas con arena y suelo de horizonte A (1:1) proveniente de un pastizal natural de la Pampa Deprimida (Carbono orgánico 3,3%, ver para mas detalles Soriano, 1991) y transferidas al jardín experimental del INFIVE (Instituto de Fisiología Vegetal. La Plata, Buenos Aires, Argentina). Las macetas se fertilizaron con fosfato diamónico (dosis equivalente a 100 kg ha⁻¹) antes del transplante para evitar deficiencias nutricionales. Se dejaron crecer las plántulas durante 15 días y luego se efectuó un raleo

hasta alcanzar una plántula por maceta buscando obtener plántulas homogéneas entre macetas.

Cuando las plántulas de cada especie alcanzaron tres hojas expandidas, se llevaron a cabo tres tratamientos por 14 días, siguiendo un diseño completamente aleatorizado con diez repeticiones ($n=10$): (i) Control (C): regado diariamente a capacidad de campo, (ii) Sumersión parcial (PS): inmersión en agua clara a 7 cm de profundidad, cubriendo las plántulas hasta la mitad de su altura inicial (14.0 ± 1.6 cm de altura), y (iii) Sumersión completa (CS): inmersión en agua clara a 21 cm de profundidad, lo cual corresponde a una columna de agua de 7 cm por encima de la parte superior de las plántulas (ver día 0 en Fig. 2.2). El reemplazo del agua se realizó cuidadosamente cada 4 días. La densidad de flujo de fotones (PPFD) que recibieron las plántulas en contacto con el aire atmosférico (tratamientos C y PS) fue de $1800 \pm 200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras que para plántulas sumergidas (tratamiento CS) fue de $680 \pm 58 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (LI-192 Underwater Quantum Sensor; Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA), siendo este último un ambiente lumínico permisivo para la fotosíntesis de especies C_4 (Colmer y Pedersen, 2008). El oxígeno disuelto en agua varió entre 0,40 y 0,75 $\text{mg O}_2 \text{l}^{-1}$ (LT Lutron DO-5510 equipment; Taipei, Taiwan) lo cual indicó el ambiente hipóxico causado por los tratamientos de sumersión. Luego del período de sumersión, se dejaron crecer las plantas durante 12 días (bajo condiciones de buen drenaje) para evaluar su recuperación (Malik et al., 2001; Striker, 2008, 2012). La temperatura durante el experimento varió entre 18 y 28 °C. La duración de los tratamientos de sumersión, como así también la profundidad del agua aplicada, es consistente con los escenarios de sumersión que pueden experimentar las plántulas de estas especies en áreas topográficamente bajas, ubicadas en la Pampa Deprimida durante en siembras de primavera (ver Manzur et al., 2009; Striker et al., 2011a).

2.2.3) Aerénquima y diámetro de raíces

La cuantificación de aerénquima en raíces se realizó mediante la utilización de técnicas ópticas. Al final del período de sumersión, se tomaron muestras de raíces, lavadas cuidadosamente y luego preservadas en FAA (10% de formol, 50 % de alcohol etílico, 5% de ácido acético glacial y 35% de agua destilada) hasta su utilización. Por cada especie y tratamiento, cinco secciones de raíces por planta (n=10) fueron seleccionadas aleatoriamente para observaciones y mediciones anatómicas. Segmentos de raíces ubicados a 2 cm del ápice radical se deshidrataron mediante la utilización de una serie de concentraciones crecientes de etanol y embebidos en parafina. Luego, se cortaron secciones de 15-20 micras de espesor, teñidas con safranina y fast green y montadas en bálsamo de Canadá. La proporción de aerénquima por el total de la sección transversal y el diámetro de raíz se determinaron utilizando un microscopio óptico (Zeiss Axioplan, Zeiss, Oberkochen, Imagenation Corp., Breaveton, OR, EE.UU.).Alemania) conectado a un analizador de imágenes (Imagenation Px,

2.2.4) Altura de las plántulas, longitud de las hojas y biomasa

Se midió la altura de las plántulas cada dos/tres día durante el período de sumersión y cada cuatro días durante la fase de recuperación. La longitud de láminas y vainas de las últimas dos hojas expandidas por planta (crecimiento durante los tratamientos de sumersión) se registraron al final del período de sumersión (ver también Kawano et al., 2009). Estas variables proporcionan información acerca de la estrategia utilizada por cada especie cuando se encuentran bajo sumersión completa. Se realizaron cosechas de biomasa al comienzo de los tratamientos en individuos adicionales elegidos al azar (día 0, n= 10), al final del período de sumersión (día 14) y al final de la fase de recuperación

(día 26). La biomasa fue separada en láminas, vainas y raíces. El material vegetal fue secado en estufa durante 72 h a 80 °C y luego pesado.

2.2.5) Análisis estadístico

Se evaluó la variación en la altura de las plántulas durante el experimento mediante ANOVA de dos vías de medidas repetidas, con “sumersión” y “especies” como factores principales, y tiempo como sub-factor. Los datos obtenidos de aerénquima, diámetro de raíces y biomasa se evaluaron mediante ANOVAs de dos vías. Cuando se detectaron interacciones significativas se aplicó una prueba de Tukey para determinar el efecto de los tratamientos. Además, se realizaron contrastes ortogonales para comparar los datos entre los días 0 y 14 para ambas especies. Se verificó la normalidad y homogeneidad de varianzas previo a los análisis descriptos. Las variables que involucraron proporciones (*i.e.* aerénquima de raíces) se transformaron con arcoseno \sqrt{x} previo al análisis. Los datos de biomasa se analizaron separadamente para los períodos de sumersión y recuperación. Además, las relaciones alométricas entre (i) biomasa aérea y radical (ii) biomasa de láminas y vainas, y (iii) longitud de láminas y vainas se estudiaron a partir de regresiones lineales usando datos transformados con Ln (ver Poorter y Nagel, 2000; Striker et al., 2012). Se realizaron tests de pendientes con el fin de comparar las relaciones entre los tratamientos dentro de cada especie. Cuando las pendientes e intercepciones entre las regresiones no difirieron entre tratamientos para cada especie, los datos se agruparon para presentar una sola ecuación lineal. El análisis estadístico se realizó utilizando el paquete STATISTICA para Windows (StatSoft, Tulsa, OK, USA). Los resultados se presentan como medias no transformadas de diez repeticiones \pm error estándar.

2.3) RESULTADOS

2.3.1) Generación de aerénquima en raíces

La presencia de aerénquima constitutivos en raíces fue alta para ambas especies (ca. 37%) debido a la presencia de lagunas aerenquimáticas lisígenas dispuestas en forma radial en la corteza de la raíz, separada por hileras de células parenquimáticas (o sus paredes remanentes) y rodeadas por un anillo de células esclerenquimáticas en la exodermis (Fig. 2.1). Bajo sumersión parcial y completa, la proporción de aerénquima se incrementó hasta 50-55% en *Chloris gayana* y hasta 40-48% en *Panicum coloratum* (Fig. 2.1; Cuadro 2.1). Este incremento en la proporción de aerénquima respondió a una lisis adicional de células en la corteza de la raíz (ver fotografías en Fig. 2.1) y a un aumento del diámetro radical en un 11-18% superior bajo condiciones de exceso de agua (Fig. 2.1). Ambos incrementos, en aerénquima y en diámetro radicular, son respuestas típicas a la falta de oxígeno en el suelo que desarrollan especies tolerantes a inundación (Fig. 2.1; Cuadro 2.1).

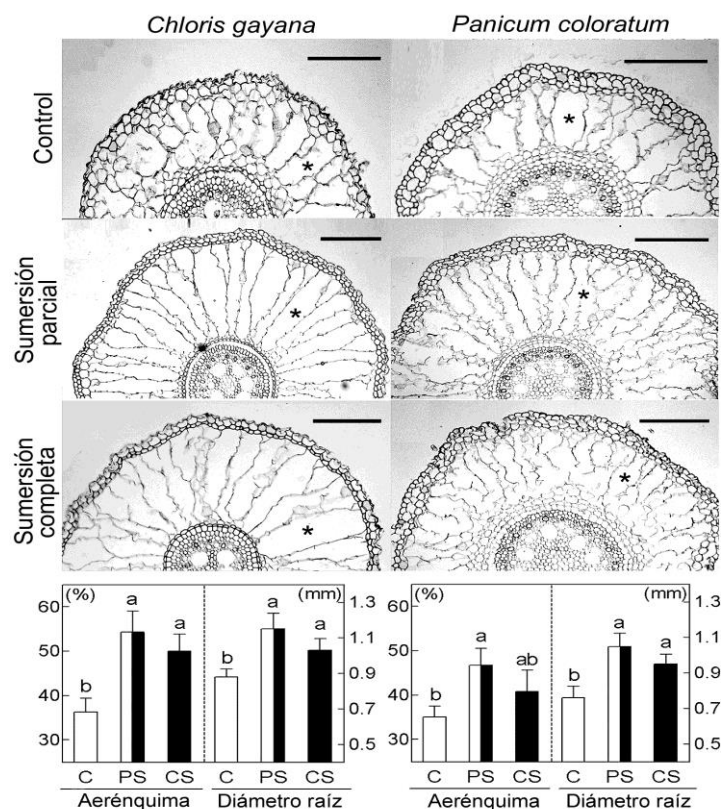


Figura 2.1. Características anatómicas de raíces en plántulas de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum* sometidas a condiciones control (C), sumersión parcial (PS) y sumersión completa (CS). El periodo de sumersión fue de 14 días. Los asteriscos indican lagunas de aerénquima lisígenas. Las barras de escala representan 200 micrómetros. Letras distintas indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre los tratamientos dentro de cada especie sobre la base de la prueba de Tukey. Los valores son medias \pm s.e. de diez repeticiones.

2.3.2) Altura de las plántulas bajo sumersión parcial y completa

Bajo sumersión parcial, ambas especies incrementaron la altura de las plántulas al igual que los controles, hasta alcanzar una altura dos veces mayor que al comienzo del experimento (Fig. 2.2). Notablemente, bajo el escenario de sumersión completa, las especies respondieron de manera contrastante (rmANOVA especies \times sumersión: $P < 0,001$). Las plántulas de *C. gayana* incrementaron su altura y lograron emerger rápidamente del agua en unos pocos días después de la sumersión; mientras que las de *P. coloratum* no fueron capaces de incrementar su altura, permaneciendo bajo el agua durante todo el período de sumersión, manteniendo el mismo rango de altura que al principio del experimento ($P = 0,19$; comparar día 14 vs. día 0 en Fig. 2.2). Durante el período de recuperación, las diferencias en altura para las plántulas de *C. gayana* no fueron ya evidentes siendo todas de similar altura final ($P > 0,45$ para altura final de plántula comparando todos los tratamientos). Por el contrario, las plántulas de *P. coloratum* previamente sometidas a sumersión completa se mantuvieron sin incrementos en altura, indicando que el daño producto de la anoxia provocada por la sumersión tuvo un efecto que se extendió durante el período de recuperación (Fig. 2.2).

Cuadro 2.1. Resultados del análisis de varianza de dos vías para los efectos de los niveles de sumersión y especie sobre el porcentaje de aerénquima, diámetro de raíz y biomasa de plántulas de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum*. Se presentan los valores de F de los análisis de la varianza. Los grados de libertad para cada fuente de variación son: 2 (Sumersión), 1 (Especie), 2 (Sumersión \times Especie) y 54 (Error). Diferencias significativas *, $P < 0,05$; **, $P < 0,01$; ***, $P < 0,001$; ns, $P > 0,05$.

Variable	Efectos Principales		Interacción
	Sumersión	Especie	Sum × Especie
Aerénquima en raíz	23,49 ^{***}	11,91 ^{**}	1,93 ^{ns}
Diámetro de raíz	21,38 ^{***}	10,53 ^{**}	1,67 ^{ns}
Biomasa			
<i>Luego de la sumersión (día 12)</i>			
Total	59,72 ^{***}	84,91 ^{***}	0,68 ^{ns}
Aérea	29,16 ^{***}	52,50 ^{***}	3,73 [*]
Raíces	106,48 ^{***}	114,77 ^{***}	16,67 ^{***}
<i>Luego de la recuperación (día 26)</i>			
Total	93,61 ^{***}	199,89 ^{***}	11,65 ^{***}
Aérea	74,09 ^{***}	134,18 ^{***}	9,96 ^{**}
Raíces	42,76 ^{***}	128,00 ^{***}	4,57 [*]

2.3.3) Relaciones alométricas afectadas por los tratamientos de sumersión

En *C. gayana*, el análisis de las relaciones entre biomasa aérea y radicular (Ln de los valores transformados) revelan una partición preferencial de biomasa hacia la parte aérea bajo sumersión completa (en detrimento de las raíces). Esta respuesta fue indicada por una mayor pendiente para esta relación en las plántulas sumergidas, en comparación con los registros obtenidos para plántulas creciendo bajo condiciones control y sumersión parcial (Fig. 2.3, paneles superiores). Los resultados fueron acordes a la estrategia de escape exhibida en ambas especies, a partir de las respuestas ya observadas en evolución de la altura de las plántulas (Fig. 2.2). La relación entre la biomasa de láminas y vainas no difirió entre los tratamientos (test de pendiente: $P > 0,05$). Esto indica que las hojas mantuvieron la proporción de biomasa asignada hacia láminas y vainas de manera constante, independientemente de ser hojas más livianas o pesadas cuando pertenecieron a plántulas estresadas o control, respectivamente (ver Fig. 2.3 paneles intermedios). Notoriamente, las plántulas de *C. gayana* respondieron a la sumersión completa mediante un pronunciado incremento de la longitud de las láminas (para una longitud de vainas determinada) como fue indicado por la mayor pendiente de

la relación entre la longitud de láminas y vainas (Fig. 2.3 paneles inferiores). Esto significa, que para una misma longitud de vainas, plantas completamente sumergidas tuvieron láminas más largas que plántulas parcialmente sumergidas o controles (ver círculos cerrados en el panel inferior de la Fig. 2.3). Dicha respuesta también favoreció el desarrollo de la estrategia de escape utilizada por *C. gayana* para lograr una rápida emergencia de la hojas por sobre el agua. En *P. coloratum*, no hubo evidencia acerca de una relación entre la biomasa aérea y radicular bajo sumersión completa ($P > 0,05$) y tuvieron un patrón de asignación similar (hacia los órganos aéreos y hacia las raíces) entre las plántulas sometidas a sumersión parcial y control en términos de los parámetros ajustados (pendiente e intercepción: $P > 0,05$ en ambos casos). En esta especie, las relaciones de láminas y vainas no cambio entre los tratamientos, ya sea en términos de biomasa o longitud de las hojas ($P > 0,2$; ver Fig. 2.3). Como resultado, solamente fue detectado una reducción del tamaño foliar en condiciones progresivas de estrés desde el tratamiento control (láminas y vainas más largas) hacia la sumersión completa (láminas y vainas más cortas, ver paneles inferiores en Fig. 2.3).

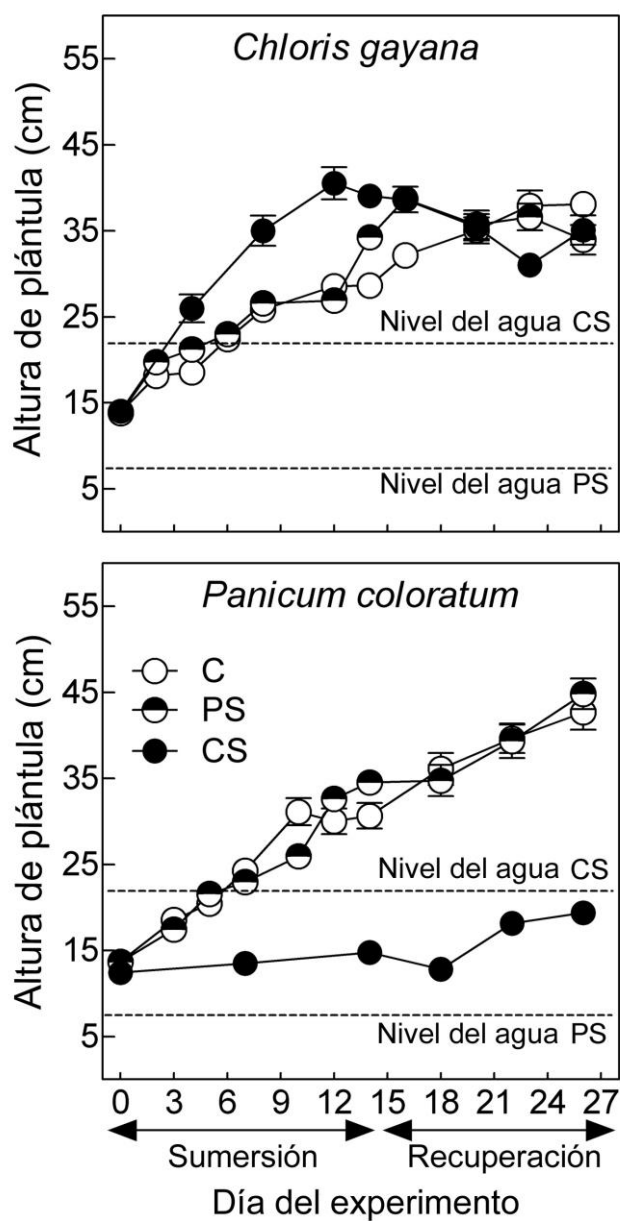


Figura 2.2. Altura de las plántulas de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum* sometidas a condiciones control (C), sumersión parcial (PS) y sumersión completa (CS). El período de sumersión fue de 14 días y el período de recuperación fue de 12 días. Las líneas discontinuas indican la profundidad del agua de los tratamientos de sumersión. Los valores son medias \pm s.e. de diez repeticiones.

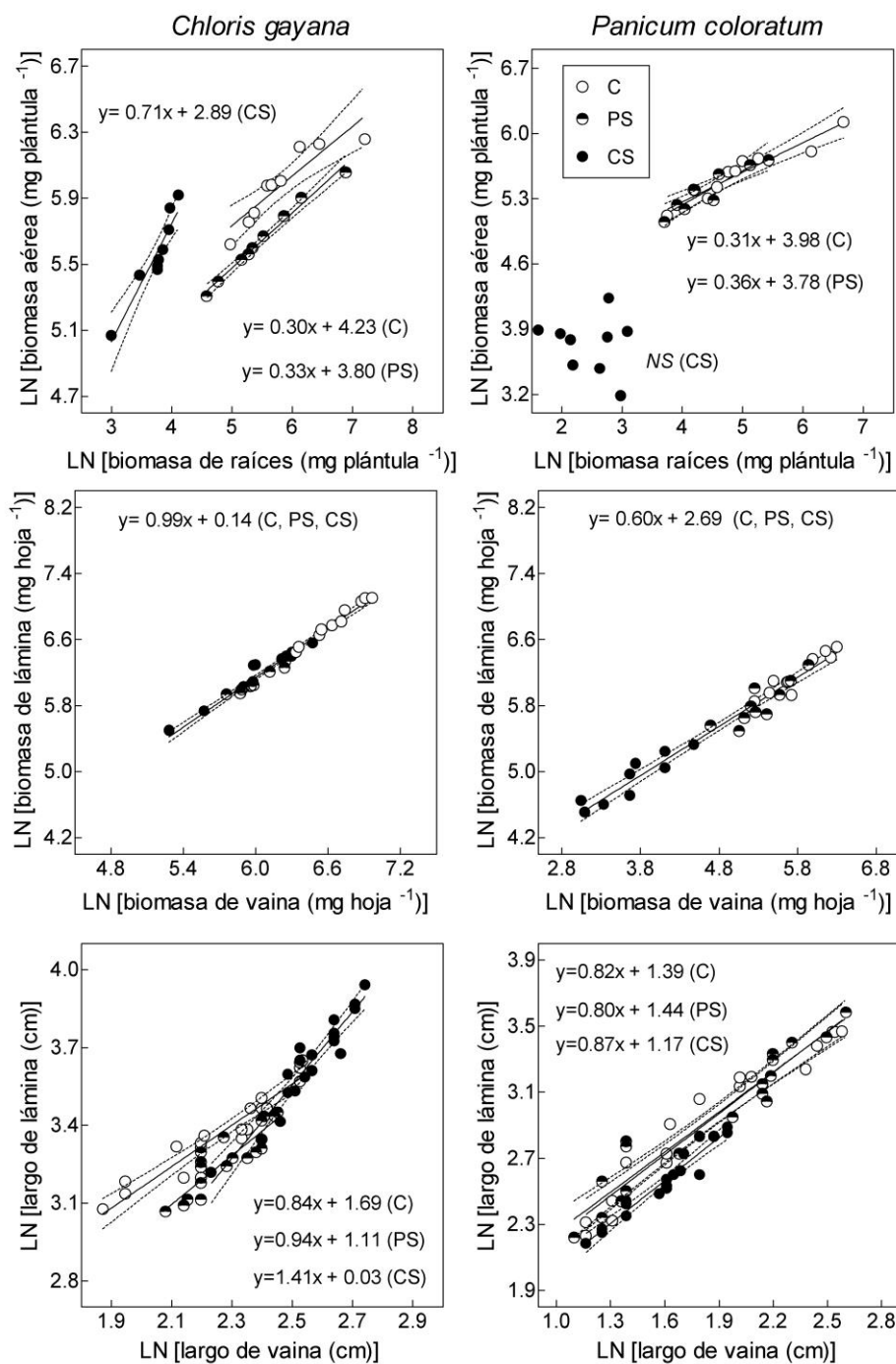


Figura 2.3. Relaciones alométricas entre (i) LN de la biomasa aérea vs LN de la biomasa de raíces, (ii) LN de la biomasa de láminas vs LN de la biomasa vainas de las hojas, y (iii) LN de la longitud de lámina vs LN de la longitud de vaina de la hojas en plántulas de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum* sometidas a condiciones control (C), sumersión parcial (PS) sumersión completa (CS). Tener en cuenta que cuando las pendientes e intersecciones entre las regresiones ajustadas no difirieron entre tratamientos, los datos se agruparon y una sola regresión lineal para cada especie fue presentada por razones de brevedad y claridad.

2.3.4) Respuestas en biomasa

La sumersión completa redujo la acumulación total de biomasa en plántulas de ambas especies, pero en diferente magnitud dependiendo de los tratamientos (Fig. 2.4, Cuadro 2.1). Bajo sumersión parcial, plántulas de *C. gayana* y *P. coloratum* registraron un 28% menos de biomasa total en comparación con las plántulas creciendo bajo condiciones de buen drenaje (Fig. 2.4, paneles izquierdos para cada especie). Esta respuesta fue resultado de un 28-31% y 27-32% menos biomasa aérea y radical (respectivamente) similar en ambas especies (Cuadro 2.1). Las especies fueron afectadas diferencialmente por la sumersión completa: las plántulas de *C. Gayana* alcanzaron un 57% menos de biomasa total mientras que las de *P. coloratum* casi no crecieron cuando estuvieron bajo el agua ($P > 0,11$, comparar biomasa del día 0 y día 14). Bajo este escenario, *C. gayana* priorizó el crecimiento aéreo, que alcanzó una biomasa similar comparado con la sumersión parcial, y cesó el crecimiento de raíces ($P = 0,49$; comparar la biomasa de raíces en el día 0 y en el día 14 en la Fig. 2.4). Esta asignación preferencial de biomasa hacia la parte aérea en detrimento de las raíces (ver Fig. 2.3) suma otra evidencia acerca de la estrategia de escape utilizada por esta especie para hacer frente a la sumersión completa.

Luego del período de sumersión, las especies mostraron una recuperación diferencial en términos de acumulación de biomasa (Fig. 2.4, paneles derechos para cada especie). Las plántulas de *C. gayana* reanudaron un crecimiento vigoroso luego de la sumersión completa (raíces en particular) alcanzando casi una recuperación equivalente con respecto a las plántulas parcialmente sumergidas (90%) y una recuperación parcial (54%) en comparación a los controles (Fig. 2.4, paneles derechos, Cuadro 2.1). En *P. coloratum* los efectos negativos de la sumersión sobre la acumulación de biomasa se mantuvieron sin cambios hasta el final del experimento,

independientemente si las plántulas estuvieron parcial o totalmente sumergidas. En este sentido, plántulas previamente sujetas a sumersión parcial alcanzaron un 64% de la biomasa con respecto a los controles (Fig. 2.4, paneles derechos; Cuadro 2.1). Por otra parte, en el escenario más estresante, provocado por la sumersión completa, las plántulas de *P. coloratum* fueron las más afectadas en lo que a crecimiento se refiere, alcanzando un 21% de la biomasa con respecto a los controles (Fig. 4; Cuadro 2.1) lo cual concuerda con la tenue respuesta registrada en el incremento de altura en las plántulas (Fig. 2.2).

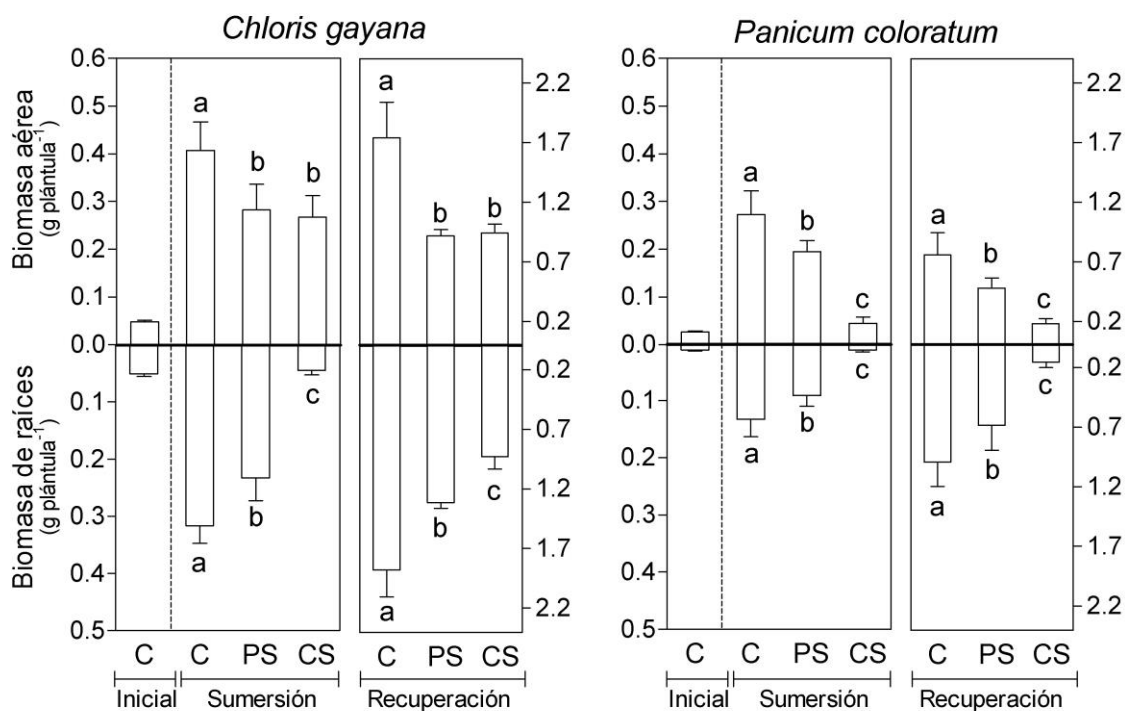


Figura 2.4. Biomasa seca aérea y radicular de plántulas de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum* sometidas a condiciones control (C), sumersión parcial (PS) y sumersión completa (CS). Los gráficos de cada especie se dividen en dos paneles: los paneles de la izquierda muestran la biomasa en el día 0 (inicial) y en el día 14 (post-sumersión), mientras que los paneles de la derecha muestran la biomasa en el día 26 (post-recuperación). Tener en cuenta las escalas diferentes entre los paneles izquierdo y derecho. Letras distintas indican diferencias significativas ($P < 0,05$) sobre la base de la prueba de Tukey en cada período. Los valores son medias \pm S.E. de diez repeticiones.

2.4) DISCUSION

Los resultados de este capítulo demuestran que *Chloris gayana* posee una mayor tolerancia que *Panicum coloratum* a excesos de agua que comprometan la sumersión completa de sus plántulas para un período de hasta dos semanas. Dicha tolerancia se basó en dos respuestas principales: (i) la partición de biomasa ganada durante el período de sumersión prioritariamente hacia el crecimiento aéreo (ver también Striker et al., 2012 para *Lotus* spp.) y (ii) a un mayor alargamiento de láminas foliares (resultados de este capítulo; ver discusión debajo). Ambas respuestas contribuyen a que las plántulas de *C. gayana* puedan lograr una rápida emergencia del agua. Esta capacidad de desumersión le otorgaría una alta posibilidad para su supervivencia y establecimiento de sus plántulas en pastizales propensos a una intensidad de inundación alta (*i.e.* cuando la profundidad del agua compromete la sumersión de plántulas), (ver también Crawford, 2003; Lenssen et al., 2004). Por otro lado, *P. coloratum* logró una adecuada performance bajo sumersión parcial, pero un pobre comportamiento bajo sumersión completa; en este último caso, las plántulas no crecieron ni elongaron sus hojas. La falta de respuesta de *P. coloratum* cuando se enfrenta a la sumersión completa no debe ser interpretada como una estrategia de quiescencia (*cf.* *Lotus tenuis* en Manzur et al., 2009). Las especies con quiescencia poseen la capacidad de desacelerar su metabolismo durante la sumersión para guardar energía, y luego al retirarse el agua, son capaces de reanudar un crecimiento vigoroso (Bailey-Serres y Voesenek, 2008; 2010). En este caso, la mínima recuperación en la biomasa que mostró *P. coloratum* 12 días después de concluida la sumersión, indica que la especie fue fuertemente estresada por la inmersión completa (aunque todas las plantas sobrevivieron), lo cual no representa una estrategia de quiescencia, simplemente las plántulas de *P. coloratum* son sensibles a esta condición.

Ambas especies fueron capaces de crecer bajo sumersión parcial acumulando 70-80% de la biomasa aérea y radicular con respecto a sus controles, como fue observado en otras especies forrajeras C₄ tolerantes a inundación como *Brachiaria mutica*, *Echinochloa polystachya* (Baruch, 1994), *Panicum antidotale* (Ashraf, 2003) y *Paspalum dilatatum* (Striker et al., 2008). En ambos casos, la relativamente buena performance de las plantas bajo este escenario estuvo asociado a dos respuestas principales que permitieron la captación y transporte de oxígeno para facilitar la aireación de los tejidos sumergidos (Colmer, 2003; Colmer y Voeselek, 2009). Primero, la habilidad de ambas especies para incrementar la altura de plántula al igual que los controles durante el experimento (Fig. 2.2) y un aumento progresivo de la proporción de hojas por encima del nivel de agua (Laan et al., 1990; Grimoldi et al., 1999; Striker et al., 2005). En segundo lugar, el transporte de oxígeno hacia las raíces por mecanismos de difusión fue facilitado por una alta proporción de aerénquima constitutivos inicial, lo cual aumentó aún más bajo sumersión parcial como resultado de un incremento en el diámetro de raíces y de la lisis de células en la corteza de la raíz (Fig. 1.1; ver también Visser et al., 2000; Striker et al., 2007). Por lo tanto, teniendo en cuenta estos resultados se puede afirmar que, tanto *C. gayana* como *P. coloratum*, son especies promisorias para ser incorporadas en áreas templadas que sufren excesos hídricos, que van desde suelos saturados hasta los que poseen una delgada lamina de agua en superficie (sin llegar a la sumersión completa de plántulas para *Panicum*).

Poorter y Nagel (2000) destacaron la importancia de incorporar el análisis alométrico para estudios de asignación de biomasa (hacia órganos aéreos y hacia raíces) bajo diferentes condiciones de crecimiento. En un reciente meta-análisis de Poorter et al. (2012) se profundizaron en estos temas demostrando que, bajo anegamiento y sumersión, las plantas tolerantes incrementan la asignación de biomasa hacia la parte

aérea (hojas y tallos) y son capaces de ajustar la morfología de sus órganos más fácilmente (*i.e.* es decir, tienen hojas más largas y mayor área foliar específica). En nuestro experimento, el análisis alométrico aportó información para entender mejor que, independientemente del tamaño de la plántula, la estrategia de escape desarrollada por *C. gayana* bajo sumersión completa fue alcanzada a través de un incremento activo en la partición de biomasa hacia la parte aérea, como así también, a través de la elongación de láminas foliares (Fig. 2.3). En este sentido, ambas respuestas resultaron complementarias para restaurar el contacto de hojas con el aire atmosférico, por lo que la oxigenación de tejidos sumergidos y la fotosíntesis aérea se verían facilitadas (ver también Chen et al., 2009; 2011; Kawano et al., 2009; Pierik et al., 2009; Striker et al., 2012). Además, se observó que la relación de biomasa entre láminas y vainas foliares resultó ser un rasgo conservador (no existieron efectos de los tratamientos, ver Duru y Ducrocq, 2000; Grimoldi et al., 2005b), pero las láminas fueron proporcionalmente más largas que las vainas foliares (Fig. 2.3). Por lo tanto, se puede inferir que plántulas completamente sumergidas incrementaron el área foliar específica (cm^2 hoja/g biomasa foliar) cómo ya fue reportado en dicotiledóneas del género *Rumex* (Mommer y Visser, 2005; Mommer et al., 2006). Esto significa que las plántulas sumergidas invirtieron la misma cantidad de carbono para obtener láminas más largas con la finalidad de facilitar el escape del agua. Aquí cabe destacar que, como todas las plántulas comenzaron el experimento en una posición vertical (*cf.* Cox et al., 2003 for *Rumex palustris*) la longitud de láminas fue la principal variable que definió la altura de plántula. Los cambios alométricos se produjeron solo en plántulas completamente sumergidas, pero no en las parcialmente sumergidas (comparar PS y CS en Fig. 2.3). Para *P. coloratum*, los resultados del análisis alométrico demuestran que los tratamientos *per se* no provocaron ninguna alteración entre la relación de biomasa y longitud de láminas al

aumentar la profundidad de sumersión; sí se registraron reducciones proporcionales en el tamaño de las plántulas como consecuencia de condiciones cada vez más estresantes (desde C hacia CS en Fig. 2.3). También, en esta especie poco tolerante a la sumersión completa, no se pudo encontrar una relación clara entre la biomasa aérea y la de raíces en plántulas sujetas a este tratamiento. Una posible razón, es que, la tasa de muerte de los tejidos sumergidos, en especial las raíces (comparar Fig. 2.3 y Fig. 2.4), pudieron diferir lo suficiente entre las plántulas, generando una alta variabilidad entre los datos registrados y, en consecuencia, un bajo ajuste cuando se exploró esta relación alométrica (ver también Parent et al., 2008).

Las especies mostraron una habilidad diferente de recuperación durante la fase subsecuente a la sumersión, un período crucial a tener en cuenta para evaluar la tolerancia específica real a la sumersión (Malik et al., 2002; Striker, 2008; 2012; Striker et al., 2012). Durante la fase de recuperación, las plántulas de *C. gayana* previamente sujetas a sumersión completa registraron un extraordinario crecimiento de raíces, a la vez que mantuvieron un mismo crecimiento aéreo en comparación con el que tuvieron bajo sumersión parcial. En contraste, *P. coloratum* fue incapaz de recobrar un crecimiento vigoroso durante este período, ya sea de sus órganos aéreos como radiculares (Fig. 2.4), siendo ambos esenciales para el establecimiento de plántulas en condiciones de campo. Por otro lado, si las especies están destinadas a siembras en aéreas de pastizales naturales, se espera que la intensidad de competencia por luz aumente junto con el establecimiento del conopeo luego de un disturbio como la inundación (Jutila y Grace, 2002; Striker et al., 2011a). Por lo tanto, la recuperación aérea mostrada por *C. gayana* le otorgaría una ventaja para el establecimiento de sus plántulas en pastizales, mientras que por el contrario, la pobre recuperación aérea mostrada por *P. coloratum* podría reducir drásticamente sus oportunidades de

reclutamiento a campo (ver Crawford, 2003; Lenssen et al., 2004). Por otro lado, la partición preferencial de carbono de *C. gayana* hacia las raíces durante la recuperación (respuesta opuesta a la realizada durante la sumersión completa) le permitió reestablecer una relación entre biomasa aérea:biomasa radical más equilibrada que le permitiría sostener una mejor absorción de agua y nutrientes en las nuevas condiciones de suelo drenado. Esta respuesta es coincidente con la teoría del equilibrio funcional (ver Brouwer, 1962; Poorter y Nagel, 2000) donde ahora, después de la sumersión, los recursos edáficos (*i.e.* agua y nutrientes) pueden ser limitantes para el crecimiento vegetal. Por el contrario, en *P. coloratum*, el pobre desarrollo radicular que resultó de la sumersión completa, puede representar una desventaja para el establecimiento de sus plántulas, más aun si consideramos que la inundaciones primaverales son por lo general, seguidas por períodos de sequía durante el verano en pastizales naturales (Soriano, 1991).

2.5) CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos son importantes para la ecofisiología y manejo de estas especies forrajeras cuando se busca el éxito en el establecimiento de las plántulas en suelos de pastizales naturales y pasturas que sufren de potenciales inundaciones. La estrategia para el uso para cada especie va a depender de la profundidad del agua del ambiente específico en el cual se pretenda incorporar estas especies como parte del recurso forrajero. En zonas afectadas por eventos de inundación poco profunda, como las comunidades de plantas ubicadas a lo largo de posiciones topográficas intermedias, las respuestas de ambas especies demostraron ser suficientes para mantener un crecimiento sustancial de las plántulas. En base a las observaciones realizadas, es

aceptada la primera hipótesis de trabajo en relación al desarrollo de las estrategias de tolerancia a la *sumersión parcial* de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum* las cuales involucran el aumento de aerénquimas y la ubicación de la mayoría de las hojas sobre el agua. En estas áreas, la ligera mayor tolerancia a frío y al congelamiento por heladas de *P. coloratum* con respecto a *C. gayana* (Ludlow, 1980), posicionan a *P. coloratum* como la primera opción en ambientes templados propensos a inundación. En cambio, en áreas deprimidas en las cuales la inundación puede provocar la *sumersión completa* de las plántulas, *C. gayana* demostró ser capaz de ajustar sus respuestas de partición de carbono, promoviendo la elongación de sus hojas y priorizando el crecimiento aéreo, como las respuestas más importantes de su estrategia de “escape” de la *sumersión*. Este capítulo constituye el primer reporte que pone de manifiesto – desde un enfoque alométrico – la existencia de una complementariedad de respuestas morfológicas y de partición de carbono en una especie forrajera tropical, como *C. gayana*, que le permite una rápida de-*sumersión* de las hojas para facilitar su supervivencia y crecimiento en condiciones de estrés severo por anegamiento. En base a la situación descrita para la *sumersión completa* de las plántulas, la segunda hipótesis de trabajo es aceptada en forma parcial, ya que bajo esta condición no fueron observadas aquellas respuestas descritas en *Panicum coloratum*, que permaneció bajo el nivel de agua.

Efectos de la inundación en diferentes momentos del ciclo de crecimiento de plantas adultas de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum* (inundación invernal vs. inundación primaveral).

3.1) INTRODUCCION

La introducción de nuevas especies forrajeras en ecosistemas de pastizales distintos al de su origen depende de la posibilidad de instalación (discutido en el capítulo anterior) y de la productividad forrajera de la especie en la pastura. *Chloris gayana* y *Panicum coloratum* son dos forrajeras de origen Africano tropical y subtropical (Tischler y Ocumpaugh, 2004; Bodgan, 1969, 1977) de incipiente introducción en áreas deprimidas de pastizales naturales templados. Esta introducción se vio favorecida por la existencia de veranos cálidos e inviernos con temperaturas mínimas crecientes que permiten su normal crecimiento (Long, 1999; Imaz, 2008). En la Pampa Deprimida de Buenos Aires, las inundaciones son eventos de ocurrencia habitual en las comunidades vegetales de áreas bajas donde se comienzan a incorporar estas especies. Las inundaciones en esta zona se presentan principalmente a fines de invierno y comienzos de primavera (Paruelo y Sala, 1990). Sin embargo, la variación interanual en los momentos de ocurrencia de excesos hídricos es elevada, registrándose no sólo inundaciones prolongadas en invierno-primavera sino también inundaciones cortas durante el verano (Grimoldi et al., inédito). Esta impredecibilidad determina que las plantas adultas de ambas especies (una vez instaladas) puedan sufrir eventos de inundación durante su reposo vegetativo invernal, durante su rebrote primaveral, o incluso durante ambos períodos. Las inundaciones que se producen tienen una altura del agua que varía entre los 5 y los 30 cm de profundidad (Soriano, 1991; Insausti et al., 1999; Manzur et al., 2009; Striker et al., 2011), lo cual determina que la sumersión de las plantas sea solo parcial debido al gran porte que poseen (Bogdan, 1977). La información existente acerca de la tolerancia de pasturas tropicales al anegamiento es muy escasa y en su mayoría proveniente de ensayos realizados en ambientes tropicales (Anderson, 1972, 1974; Rodrigues et al., 1993). Este capítulo analizará la tolerancia de plantas adultas de *C. gayana* y *P.*

coloratum al estrés por inundación en un ambiente de clima templado. La evaluación de la persistencia, aspecto importante en a tener en cuenta al planificar una pastura, requiere de tiempos mínimos de 3-4 años de seguimiento, por lo que queda explícitamente excluida del alcance de esta tesis.

Las respuestas de las plantas a la inundación pueden diferir de acuerdo a la estación o el momento del año en la cual se produce (reposo vegetativo vs. rebrote; Crawford, 2003), como así también según el estadio ontogénico que poseen los individuos en la pastura [plántulas (capítulo II) o plantas adultas (presente capítulo)]. Los daños que provoca la inundación, tanto en invierno como en el verano, son producto de la misma causa principal: la falta de oxígeno en el suelo para sostener la respiración radical (Jackson, 1985; Armstrong & Drew, 2002). Sin embargo, existen diferencias importantes que deben considerarse al analizar el impacto potencial de la inundación en cada una de estas estaciones (Crawford, 2003). Durante el invierno, los mecanismos de escape dependientes del crecimiento/alargamiento de hojas no se encuentran operando en especies megatérmicas C_4 , ya que se encuentran en reposo vegetativo. Entonces, la tolerancia a las inundaciones prolongadas se relacionaría más con respuestas de ‘tolerancia metabólica’, dirigidas a producir energía (ATP) en condiciones de anoxia (*e.g.* fermentación) para sostener un metabolismo celular basal durante la estación fría (Klimesova, 1994; Siebel, 1998). Tales respuestas se ven facilitadas ante la baja temperatura del agua que aumenta la solubilidad del oxígeno (Pedersen et al., 1998) y reduce la tasa respiratoria de los tejidos (Van Eck et al., 2005). En especies forrajeras nativas de pastizales templados la supervivencia a la inundación invernal mostró ser el principal factor condicionante en especies sensibles (Van Eck et al., 2004). Sin embargo, en aquellas especies capaces de sobrevivir el período frío bajo anoxia, la mayor o menor tolerancia a una inundación en invierno se refleja en un mejor

o un peor rebrote de los individuos de estas especies durante la primavera (Van Eck et al., 2004). Por ello, uno de los propósitos de este capítulo es examinar los efectos de una inundación invernal – reposo vegetativo de ambas especies – como condicionante de la capacidad de rebrote y crecimiento de los individuos durante la primavera.

Durante la estación de crecimiento para las especies subtropicales – primavera y verano – el aumento en la demanda de oxígeno producto de la reanudación del crecimiento, puede hacer que la carencia de oxígeno provocada por la inundación se agudice. Para sobrellevar este estrés, las plantas pueden utilizar mecanismos de escape y promover la aeración de los tejidos para minimizar la anoxia a nivel radicular (Crawford, 2003). En este capítulo, se analiza la distribución de la biomasa producida por las plantas en los estratos por encima y por debajo del nivel de inundación para indagar sobre este aspecto. Por otro lado, la tolerancia de las especies a la inundación no necesariamente se circunscribe al período de estrés *per se*. Se ha demostrado que las especies tolerantes a la inundación poseen diferentes caminos para sobrevivir y recuperarse durante su estación de crecimiento, que abarcan desde bajas tasas en la pérdida de biomasa y una recuperación lenta, hasta tasas relativamente altas en la pérdida de biomasa y una recuperación rápida (ver Malik et al., 2002; Striker et al., 2012). En este experimento se consideró entonces una fase de recuperación luego de concluidos los tratamientos de inundación para evaluar la recuperación de los individuos de ambas especies (Striker, 2012).

A partir de estos antecedentes, este capítulo experimental abordó como objetivo principal el análisis de la tolerancia a inundación de plantas adultas de *C. gayana* y *P. coloratum* sometidas a una inundación invernal prolongada, una inundación primaveral durante el rebrote, como así también la combinación de ambas. En todos los casos, se consideró un período de crecimiento de las plantas en condiciones control para evaluar

su recuperación luego de los tratamientos de inundación. Con la finalidad de alcanzar el objetivo descripto se propuso la siguiente hipótesis y predicciones:

Hipótesis 3: La tolerancia a la inundación de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum* depende del momento de ocurrencia de la inundación durante el ciclo de crecimiento de las plantas (*i.e.* reposo vegetativo *vs.* crecimiento activo).

Predicción 3.1: La inundación solo durante el reposo vegetativo de las plantas no reviste efectos negativos posteriores sobre el crecimiento durante el rebrote. Así, no se registrarán diferencias en términos de biomasa entre plantas control e inundadas durante el rebrote, ni tampoco al final del experimento.

Predicción 3.2: La inundación durante el rebrote determina una reducción en la acumulación de biomasa total por planta y un cambio en la partición de biomasa hacia una mayor relación tallo: raíz (vainas y láminas más largas en plantas inundadas). A su vez, las plantas previamente inundadas no llegarán a recuperarse, en términos de biomasa acumulada y número de macollos, con respecto a las plantas control al final del experimento.

Predicción 3.3: La inundación continua durante el reposo vegetativo invernal más el período de rebrote primaveral provoca una disminución en la acumulación de biomasa total y del número de macollos por planta mayor que la predicha en 3.2.

3.2) MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1) Detalles experimentales

Semillas de *Chloris gayana* Kunth (Gramma Rhodes) y *Panicum coloratum* L. var. *colorarum* (Klein grass) se sembraron finales de primavera (Diciembre) en macetas de material plástico de 8 L (2 por maceta) rellenas con arena y suelo de horizonte A (1:1) proveniente de un pastizal de la Pampa Deprimida (carbono orgánico 3,3%, ver Soriano, 1991) y luego ubicadas en el jardín experimental del INFIVE (Instituto de Fisiología Vegetal. La Plata, Buenos Aires, Argentina) bajo condiciones ambientales normales para la zona. El experimento consistió en un arreglo factorial ($2 \times 2 \times 2$) siguiendo un diseño completamente aleatorizado (DCA, n=8-10) con los siguientes factores principales: 1) especie (*dos niveles*: *C. gayana* y *P. coloratum*), 2) inundación (*dos niveles*: no-inundado e inundado) y 3) momento de la inundación (*dos niveles*: *durante el reposo invernal, inundación durante el rebrote primaveral*) (ver esquema Fig. 3.1). Las plantas crecieron durante toda la estación de crecimiento estivo-otoñal hasta el mes de Agosto, momento en el cual fueron sometidas a los siguientes tratamientos: (i) control no-inundado mantenido por riego diario a capacidad de campo (ii) inundación invernal por 50 días solo durante el período de reposo vegetativo de las plantas, (iii) inundación primaveral por 20 días solo durante el período de rebrote de las plantas y (iv) inundación continua por 70 días durante el reposo vegetativo + el período de rebrote de las plantas. En todos los casos la intensidad de inundación fue de 10 cm de agua por sobre el suelo, simulando un nivel de ocurrencia frecuente a campo (Paruelo y Sala, 1990) y utilizado en trabajos previos en estudios de inundación sobre la vegetación de estos pastizales (ver Insausti et al., 1999, Grimoldi et al., 1999; 2005; Striker et al., 2005; 2006; 2008; 2011a). Todas las macetas se colocaron en contenedores de material plástico ($0.8 \times 0.6 \times 0.5$ m prof.) para facilitar la manipulación de los tratamientos de inundación. En todos los tratamientos se realizó, por corte, la remoción del material muerto en pie para facilitar el rebrote de las plantas al comienzo de la

primavera (ver fechas en Fig. 3.1). Una vez concluidos los tratamientos de inundación se dejaron crecer las plantas por un período de 30 días para evaluar el grado de recuperación de las mismas (Malik et al., 2002; Striker, 2008; 2012).

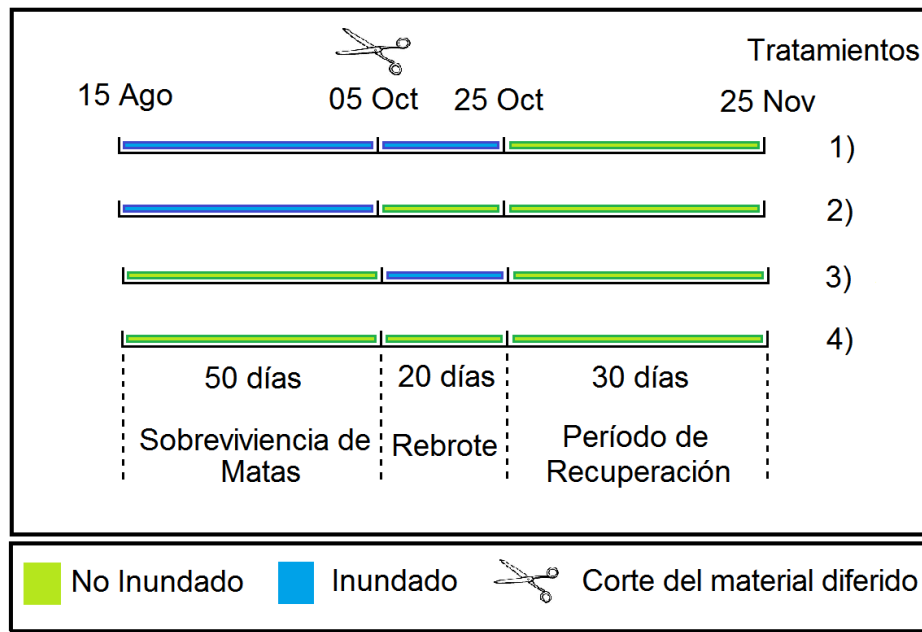


Figura 3.1. Esquema de aplicación de los tratamientos de inundación en diferentes momentos del ciclo de crecimiento de plantas adultas de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum*.

3.2.2) Respuestas en biomasa

La biomasa de las plantas se determinó al inicio (día 0; plantas testigo), al final del invierno (día 50; plantas inundadas y testigos), al final del rebrote (día 70; plantas inundadas y testigos) y luego al final del período de recuperación (día 100). Se registró el peso seco de raíces, bases, vainas y láminas. Fue considerado como bases la cosecha del material 2 cm por encima y por debajo del nivel del suelo. La biomasa se cosechó en dos estratos: por encima y por debajo del nivel de inundación (10 cm).

3.2.3) Análisis estadístico

Los datos de biomasa se analizaron separadamente para cada período (cosecha invernal, primaveral y luego del período de recuperación) a través de un ANOVA de dos vías, con ‘especie’ y ‘tratamiento de inundación’ como factores principales. Cuando se detectaron interacciones significativas, se aplicó una prueba de Tukey *a posteriori* para determinar el efecto de cada combinación de especie y tratamiento. Se verificó previamente a los análisis la normalidad y homogeneidad de varianzas. Los análisis estadísticos se realizaron usando el paquete STATISTICA para Windows (StatSoft, Tulsa, OK, USA). Todos los resultados se presentan como valores promedios de ocho a diez repeticiones \pm error estándar.

3.3) RESULTADOS

La inundación invernal (I) de las plantas durante 50 días, redujo la acumulación de biomasa total de *C. gayana*, mientras que *P. coloratum* no mostró cambios con respecto a los controles (ver Fig. 3.2, día 50; Cuadro 3.1). *C. gayana* vio reducida la acumulación de biomasa de láminas+vainas en un 43% y la biomasa radical en un 57% con respecto a los controles no inundados. Para este último compartimento, se observó inclusive una menor biomasa radical post-inundación invernal en comparación con la registrada en plantas cosechadas al inicio del experimento (ver Fig. 3.2 día 0 vs. día 50, panel raíces), lo que sugiere la posible muerte de raíces durante ese período. Por otro lado, *P. coloratum* no difirió en la producción de biomasa de láminas+vainas, ni de raíces cuando sus plantas fueron sujetas a inundación durante el reposo invernal (Fig. 3.2, Cuadro 3.1). La biomasa de las bases (presumiblemente donde se alojan las reservas de

carbohidratos) fue significativamente menor en plantas inundadas durante el invierno para ambas especies con respecto a sus controles no inundados (Fig. 3.2, Cuadro 3.1).

El rebrote primaveral fue afectado por la inundación invernal en ambas especies (Fig. 3.2). Aquellas plantas con historia previa de inundación invernal (I: inundadas 50 días), pero creciendo sin inundación durante el rebrote, vieron reducida su acumulación de biomasa en un 20-23% con respecto a los controles. Este efecto negativo de la inundación invernal sobre el rebrote primaveral fue de similar magnitud para las dos especies (día 70 en Fig. 3.2). Por el contrario, sí hubo algunas diferencias entre las especies cuando las plantas fueron inundadas sólo durante el rebrote (P: inundadas 20 días). Aquí, la merma en la biomasa total fue del 21 % en *C. gayana* y del 33% en *P. coloratum*. En el escenario más estresante, es decir, cuando las plantas fueron inundadas tanto durante el invierno como durante la primavera (I+P: 70 días seguidos de inundación) también se encontraron diferencias entre las especies, pero en este caso a favor de *P. coloratum* (Fig. 3.2; comparar barras para tratamiento I+P entre especies al día 70). Las plantas de *C. gayana* que permanecieron inundadas tanto en invierno como en primavera (I+P) produjeron 54% menos biomasa que los controles, y un 28-31% menos que las que fueron inundadas sólo en invierno o sólo en primavera, respectivamente. Para *P. coloratum* no se registraron efectos aditivos depresores sobre la biomasa al inundar en uno o en ambos períodos; en cualquiera de los casos, la biomasa total por planta se redujo un 32% como consecuencia de la inundación con respecto a los controles.

El comportamiento de la biomasa de láminas+vainas fue similar al observado para la biomasa total; a excepción de *C. gayana* que cuando fue inundada solamente durante el rebrote primaveral no se diferenció significativamente del control (Fig. 3.2). Para *C. gayana*, un resultado muy notorio fue que cuando las plantas sólo fueron

inundadas durante el rebrote primaveral, y no estuvieron inundadas en el invierno, la biomasa de las bases no fue afectada con respecto a los controles (Cuadro 3.1). Esto sugiere que la inundación durante el reposo vegetativo determina una caída en la biomasa de este compartimento asociado a las reservas de las plantas. En el caso de *P. coloratum* no se detectaron diferencias en la biomasa de las bases con respecto a los controles (Fig. 3.2).

La biomasa de raíces fue afectada de manera diferencial por la inundación primaveral según la especie. En *P. coloratum* se registró una marcada tendencia hacia una menor biomasa radical, la cual no fue significativa debido a la existencia de amplia variabilidad en los datos. En *C. gayana*, la inundación durante el período de rebrote determinó una menor biomasa de raíces, equivalente a un 32% de la biomasa radical lograda por las plantas control (Cuadro 3.1). Finalmente, cuando ambas especies fueron sujetas a inundación tanto durante el invierno como la primavera, se observó un patrón de respuestas similar al observado para la inundación sólo primaveral (Fig. 3.2).

Notablemente, al final del período de recuperación (día 100) las plantas de ambas especies lograron recuperarse completamente y alcanzar una performance equivalente a sus respectivos controles en términos de biomasa total, láminas+vainas y de raíces, independientemente del tratamiento de inundación a la que habían sido sujetas (Fig. 3.2; Cuadro 3.1). La excepción a ello fue la biomasa de las bases de las plantas de *C. gayana* que no incrementaron su biomasa durante el período de recuperación.

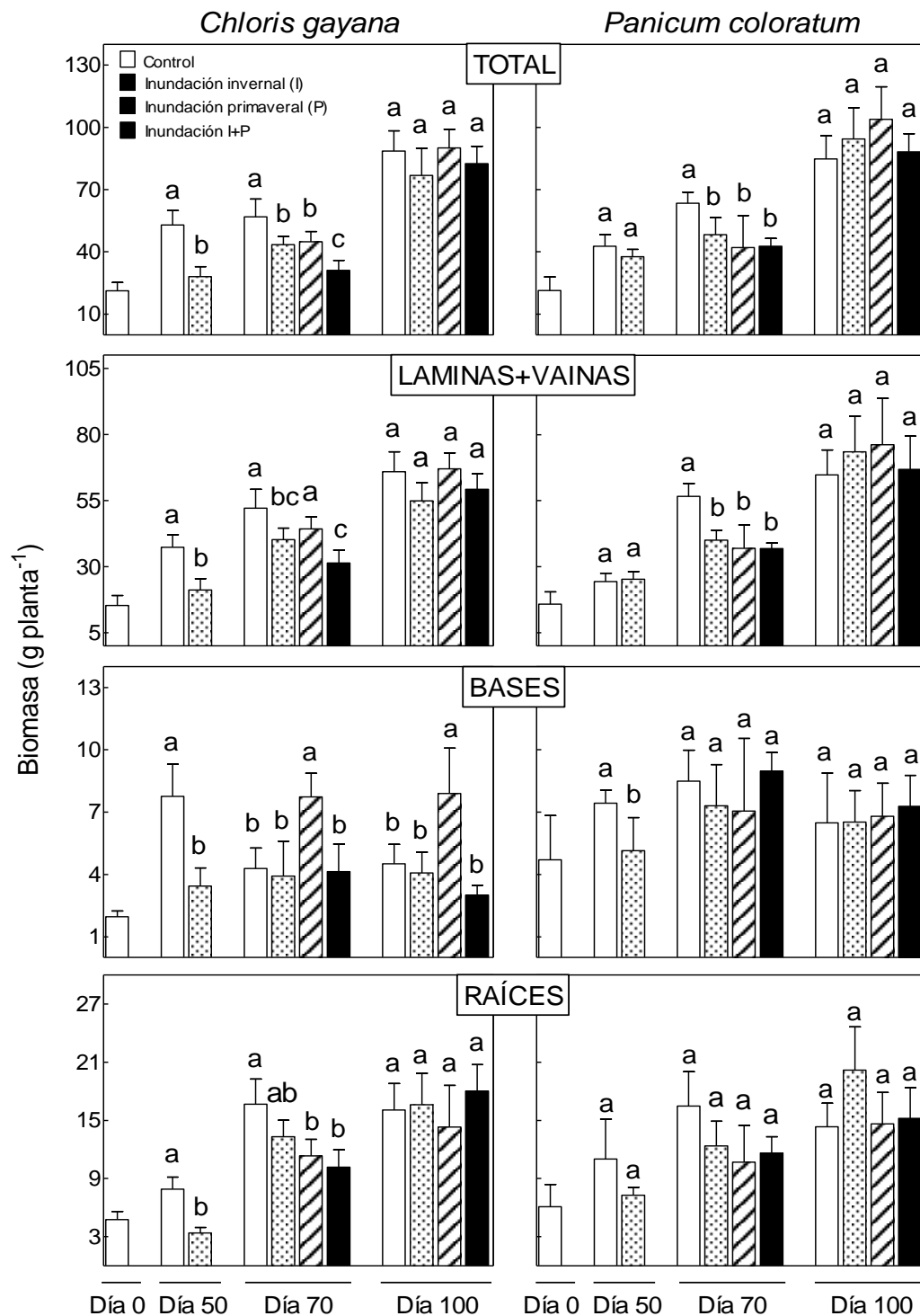


Figura 3.2. Biomasa seca total, aérea, de bases y radicular de plantas adultas de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum* sometidas a condiciones control (C), inundación invernal (I), inundación primaveral (P), inundación I+P. Los gráficos de cada especie muestran los valores de biomasa (g planta⁻¹) en el día 0 (inicial), en el día 50 (inundación invernal), en el día 70 (inundación primaveral) y en el día 100 (recuperación). Letras distintas indican diferencias significativas ($P < 0.05$) sobre la base de la prueba de Tukey en cada período. Los valores son medias \pm s.e. de ocho a diez repeticiones.

Cuadro 3.1. Resultados del ANOVA de dos vías para los efectos de “tratamiento de inundación” y “especie” sobre la biomasa (total, láminas+vainas, bases y raíces) y la partición de biomasa aérea en estratos de plantas adultas de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum* sujetas a inundación en diferentes momentos: en invierno durante el reposo vegetativo, durante el rebrote primaveral, y luego de un período de recuperación. Se presentan los valores de F de los análisis de la varianza. Diferencias significativas *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$; ns, $P > 0.05$.

Cosecha	Efectos Principales		Interacción I x E
	Inundación (I)	Especie (E)	
Invernal			
<i>Biomasa</i>			
Total	39.56 ***	0.014 ns	17.47 ***
Láminas+vainas	19.26 ***	6.68 *	24.37 ***
Base	35.27 ***	1.54 ns	3.45 ns
Radical	17.1 ***	12.36 **	0.163 ns
<i>Estrato</i>			
Inferior	8.85 **	0.016 ns	3.75 ns
Superior	5.85 *	12.57 **	20.80 ***
Vainas	11.91 **	1.90 ns	28.34 ***
Láminas	10.18 ***	6.94 *	3.67 ns
Rebrote			
<i>Biomasa</i>			
Total	15.90 ***	6.89 *	2.34 ns
Láminas+vainas	22.46 ***	9.10 **	2.84 ns
Base	2.47 ns	41.39 ***	7.48 ***
Radical	11.89 ***	0.013 ns	0.49 ns
<i>Estrato</i>			
Inferior	26.02 **	0.39 ns	2.92 *
Superior	2.98 *	31.53 ***	2.33 ns
Vainas	10.47 ***	27.35 ***	5.28 **
Láminas	16.50 ***	0.61 ns	0.68 ns
Recuperación			
<i>Biomasa</i>			
Total	1.314 ns	3.66 ns	1.48 ns
Láminas+vainas	1.22 ns	6.86 *	1.80 ns
Base	5.05 **	19.03 ***	6.1 **
Radical	2.57 ns	0.02 ns	1.79 ns
<i>Estrato</i>			
Inferior	2.57 ns	2.90 ns	2.10 ns
Superior	1.15 ns	39.79 ***	0.86 ns
Vainas	3.72 *	54.42 ***	2.60 ns
Láminas	1.98 ns	6.32 *	1.12 ns

Los valores de biomasa en estratos – inferior, por debajo de 10 cm y superior, por encima de 10 cm del nivel del agua – permiten identificar como fue afectada la ubicación de la biomasa en los diferentes momentos de inundación. Para *C. gayana* y, en relación con lo medido para la acumulación de biomasa luego de la inundación invernal, la reducción de biomasa fue de un 43-45% en ambos estratos (Cuadro 3.2, Invernal día 50). En cambio, durante la inundación primaveral, la biomasa acumulada por encima del agua durante el rebrote no difirió (Cuadro 3.2, Rebrote día 70), a pesar de registrarse una reducción de la biomasa producida en el estrato inferior del 35%, 31% y 42 % para los tratamientos de I, P e I+P (respectivamente) en comparación con los controles. Al finalizar el período de recuperación, las diferencias en la biomasa por estratos observadas ya no fueron evidentes, encontrándose que, la biomasa localizada en cada estrato fue similar independientemente del tratamiento previo de inundación (Cuadro 3.2, Recuperación día 100). Analizando la proporción de biomasa en el estrato superior con relación a la biomasa total, se investigó la posibilidad de que existiese un patrón de ubicación diferencial de la biomasa aérea provocada por la inundación. Al respecto, se encontró que la proporción de biomasa (%) en el estrato por encima de 10 cm fue similar para todos los tratamientos en todas las fechas de cosecha, independientemente de registrarse reducciones en la acumulación de biomasa en valores absolutos (Cuadro 3.2, columna de la derecha).

En el caso de *P. coloratum*, la inundación invernal (50 días) no revistió efectos sobre la ubicación de la biomasa en estratos (Cuadro 3.2, Invernal día 50), mientras que luego de la cosecha post rebrote, la biomasa en ambos estratos fue menor (44% -estrato inferior- y 36% -estrato superior- con respecto a los controles) en las plantas sujetas tanto a inundación invernal, primaveral o durante ambos períodos (Cuadro 3.2, Rebrote día 70). Del mismo modo que para *C. gayana*, al finalizar el experimento, en *P.*

coloratum no hubo diferencias entre los diferentes tratamientos en cuanto a la ubicación de la biomasa aérea en los estratos por debajo y por encima del nivel de inundación propuesto (Cuadro 3.2, Recuperación día 100). A su vez, el porcentaje de biomasa aérea ubicado en el estrato superior, como la relación tallo:raíz, resultaron similares entre tratamientos (control vs. inundados) para los diferentes momentos en los que se cosecharon las plantas (Cuadro 3.2).

Cuadro 3.2. Biomasa aérea de plantas adultas (g planta⁻¹) de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum* por debajo (0-10 cm) y por encima de 10 cm (nivel/altura del agua de inundación), sometidas a condiciones control (C), inundación invernal (I), inundación primaveral (P), inundación I+P. Se muestran los valores de biomasa en el día 50 (cosecha invernal), en el día 70 (cosecha del rebrote) y en el día 100 (cosecha luego del período de recuperación). Se presenta también el porcentaje (%) de la biomasa aérea ubicada por encima del nivel del agua con respecto a la biomasa aérea total. Letras distintas indican diferencias significativas (P <0.05) sobre la base de la prueba de Tukey en cada período. Los valores son medias ± s.e. de ocho a diez repeticiones.

Especie / Estratos	Estrato inferior (0-10 cm)	Estrato superior (>10 cm)	% biomasa en el estrato superior	Relación Tallo:raíz
<i>Chloris gayana</i>				
Invernal (día 50)				
C	17.41 ± 4.62 a	19.91 ± 1.45 a	53 ± 4 a	4.74 ± 0.31 a
I	9.68 ± 2.37 b	11.50 ± 2.64 b	54 ± 12 a	6.10 ± 1.50 a
Rebrote (día 70)				
C	26.59 ± 4.50 a	7.82 ± 2.74 a	23 ± 8 a	2.06 ± 0.42 a
I	17.25 ± 1.03 b	8.88 ± 1.99 a	34 ± 8 a	1.90 ± 0.45 a
P	18.28 ± 2.58 b	8.35 ± 3.02 a	31 ± 11 a	2.37 ± 0.51 a
I+P	11.26 ± 2.71 c	6.18 ± 2.11 a	35 ± 13 a	1.83 ± 0.80 a
Recuperación (día 100)				
C	28.84 ± 5.22 a	20.00 ± 3.12 a	41 ± 6 a	2.84 ± 0.81 a
I	22.06 ± 3.23 a	18.92 ± 5.11 a	46 ± 12 a	2.20 ± 0.36 a
P	25.27 ± 5.88 a	24.63 ± 7.61 a	49 ± 15 a	3.32 ± 1.02 a
I+P	22.40 ± 4.45 a	22.77 ± 4.44 a	50 ± 10 a	2.66 ± 0.62 a
<i>Panicum coloratum</i>				
Invernal (día 50)				
C	14.16 ± 4.32 a	10.15 ± 3.74 a	42 ± 15 a	2.45 ± 0.92 a
I	12.52 ± 1.94 a	12.72 ± 2.45 a	50 ± 10 a	3.51 ± 0.71 a
Rebrote (día 70)				
C	27.97 ± 4.84 a	16.60 ± 2.79 a	37 ± 6 a	2.96 ± 0.69 a
I	18.90 ± 2.30 b	9.62 ± 1.48 b	33 ± 5 a	2.35 ± 0.27 a
P	13.42 ± 4.34 b	11.33 ± 3.76 ab	45 ± 15 a	2.36 ± 0.22 a
I+P	14.60 ± 1.60 b	10.95 ± 1.76 b	43 ± 7 a	2.28 ± 0.55 a
Recuperación (día 100)				
C	21.38 ± 3.43 a	31.31 ± 4.60 a	48 ± 7 a	3.74 ± 0.76 a
I	24.10 ± 5.37 a	38.14 ± 7.35 a	52 ± 10 a	3.10 ± 0.43 a
P	24.87 ± 4.76 a	37.92 ± 11.63 a	50 ± 15 a	4.44 ± 1.30 a
I+P	22.56 ± 2.55 a	33.19 ± 6.45 a	50 ± 10 a	3.14 ± 0.77 a

La proporción de biomasa de láminas y de vainas puede reflejar cambios producidos por la inundación (elongación preferencial de alguna de estas componentes foliares) con impacto sobre la calidad forrajera si se asume una mayor calidad de láminas que de vainas. En este sentido, para *C. gayana*, los valores absolutos de biomasa de láminas y vainas se redujeron como consecuencia de la inundación invernal, tanto al finalizar la misma, como cuando se realizó la cosecha del rebrote primaveral (Cuadro 3.3). En esta segunda cosecha, la inundación prolongada que abarcó el invierno y parte de la primavera (I+P) provocó la mayor merma en la biomasa de láminas y de vainas, equivalentes al 58% y 41% de los controles, respectivamente. Sin embargo, luego de dejar las plantas recuperarse por 30 días, no se registraron diferencias entre los tratamientos aplicados para ninguno de estos compartimentos foliares (Cuadro 3.1 y Cuadro 3.3). Para *P. coloratum*, en la cosecha realizada inmediatamente luego de la inundación invernal no se observaron diferencias entre plantas control e inundadas en la biomasa de láminas ni de vainas. Sin embargo, el efecto de la inundación invernal se observó en una caída en la biomasa de ambos compartimentos (23% para láminas y 43% para vainas respecto de los controles) durante el rebrote. En cambio, cuando la inundación se efectuó durante el mismo rebrote (P), la magnitud de la caída en la biomasa, especialmente de láminas, fue del 46% respecto al control (Cuadro 3.3). Del mismo modo que para la otra especie, *P. coloratum* logró producir una biomasa de láminas y de vainas durante el período de recuperación que no se diferenció de los controles para ningún tratamiento de inundación aplicado previamente; observándose incluso, una tendencia hacia una mayor biomasa de vainas (Cuadro 3.3). A pesar de las diferencias en acumulación de biomasa de láminas y de vainas en valores absolutos comentadas previamente, las plantas de ambas especies no mostraron diferencias en la

proporción de las mismas con respecto a la biomasa aérea total (láminas+vainas) para ninguno de los tratamientos aplicados en los distintos momentos de inundación (Cuadro 3.3). Este resultado sugeriría que la calidad del forraje no pareciera haber sufrido una caída en su calidad como producto de los tratamientos de inundación efectuados.

Cuadro 3.3. Biomasa de láminas y vainas de plantas adultas (g planta^{-1}) de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum* sometidas a condiciones control (C), inundación invernal (I), inundación primaveral (P), inundación I+P. Se muestran los valores de biomasa en el día 50 (cosecha invernal), en el día 70 (cosecha del rebrote) y en el día 100 (cosecha luego del período de recuperación). Se presenta también el porcentaje (%) de biomasa correspondiente a láminas y a vainas con respecto a la biomasa aérea total. Letras distintas indican diferencias significativas ($P < 0.05$) sobre la base de la prueba de Tukey en cada período. Los valores son medias \pm s.e. de ocho a diez repeticiones.

Especie/compartimento aéreo	Biomasa de vainas	Porcentaje (%) vainas	Biomasa de láminas	Porcentaje (%) láminas
<i>Chloris gayana</i>				
Invernal (día 50)				
C	19.98 \pm 3.94 a	54 \pm 11 a	17.32 \pm 1.72 a	46 \pm 5 a
I	9.25 \pm 1.53 b	44 \pm 7 a	11.94 \pm 3.04 b	56 \pm 14 a
Rebrote (día 70)				
C	16.65 \pm 3.65 a	48 \pm 11 a	17.76 \pm 3.08 a	52 \pm 9 a
I	12.77 \pm 1.35 ab	49 \pm 5 a	13.39 \pm 3.12 ab	51 \pm 12 a
P	15.83 \pm 2.59 a	59 \pm 10 a	10.56 \pm 1.99 bc	41 \pm 7 a
I+P	9.81 \pm 2.76 b	56 \pm 16 a	7.47 \pm 3.06 c	44 \pm 18 a
Recuperación (día 100)				
C	22.42 \pm 4.12 a	47 \pm 8 a	25.91 \pm 4.98 a	53 \pm 10 a
I	19.86 \pm 2.88 a	48 \pm 7 a	21.08 \pm 2.78 a	52 \pm 7 a
P	23.85 \pm 4.90 a	48 \pm 10 a	25.97 \pm 6.08 a	52 \pm 12 a
I+P	21.18 \pm 3.37 a	47 \pm 7 a	24.11 \pm 3.71 a	53 \pm 8 a
<i>Panicum coloratum</i>				
Invernal (día 50)				
C	11.78 \pm 2.26 a	48 \pm 9 a	12.52 \pm 2.07 a	52 \pm 9 a
I	14.07 \pm 2.64 a	56 \pm 10 a	11.18 \pm 2.41 a	44 \pm 10 a
Rebrote (día 70)				
C	28.14 \pm 3.41 a	63 \pm 8 a	16.5 \pm 3.80 a	37 \pm 9 a
I	15.97 \pm 2.47 b	56 \pm 9 a	12.76 \pm 1.89 ab	44 \pm 7 a
P	16.05 \pm 5.40 b	64 \pm 22 a	8.90 \pm 3.53 b	36 \pm 14 a
I+P	16.38 \pm 2.98 b	63 \pm 12 a	9.78 \pm 1.16 b	37 \pm 5 a
Recuperación (día 100)				
C	30.39 \pm 6.34 b	59 \pm 12 a	22 \pm 5.46 a	41 \pm 10 a
I	40.65 \pm 8.43 ab	65 \pm 14 a	21.90 \pm 5.33 a	35 \pm 9 a
P	47.41 \pm 9.49 a	73 \pm 15 a	17.17 \pm 4.94 a	27 \pm 8 a
I+P	35.85 \pm 6.33 ab	65 \pm 11 a	19.31 \pm 4.61 a	35 \pm 8 a

3.4) DISCUSION

La investigación demuestra que *C. gayana* y *P. coloratum* son capaces de tolerar la inundación invernal y primaveral sin exhibir muerte de plantas. Sin embargo, el grado de tolerancia en términos de crecimiento varía ligeramente según la especie y el momento de inundación. La inundación invernal disminuyó el crecimiento aéreo y radical de *C. gayana*; mientras *P. coloratum* no fue tan afectado (Fig. 3.2). Durante la primavera, cuando las plantas comenzaron a rebrotar, los individuos de ambas especies con historia previa de inundación (I) tuvieron menos biomasa. Las plantas de *C. gayana* que fueron inundadas solo durante el rebrote (P) mostraron una leve mejor tolerancia a nivel de biomasa aérea. Ambos períodos de inundación combinados (I+P) provocaron un efecto aditivo de reducción de biomasa en *C. gayana*; lo cual no fue observado en *P. coloratum* en comparación a los demás tratamientos inundados (I y P). Esto último coincide con la alta tolerancia a inundación de *P. coloratum* informada por Oesterheld y McNaughton (1991) para plantas de dos poblaciones de esta especie. Luego del período de recuperación, e independientemente del tratamiento de inundación previo, las plantas fueron capaces de alcanzar altas tasas de crecimiento, lo que les permitió recuperarse y obtener una biomasa final equivalente a los controles – que fueron mantenidos a capacidad de campo durante todo el experimento. Estos resultados ponen de manifiesto, la alta tolerancia a la inundación de plantas adultas de estas especies de origen subtropical/tropical para su uso en ambientes anegables de clima templado, reforzando la idea sobre su uso potencial para mejorar la productividad de los pastizales de los bajos hidro-halomórficos de la Pampa Deprimida (ver Otondo, 2011).

La inundación invernal por 50 días detuvo el crecimiento de *C. gayana*, situación en la cual las plantas anegadas no acumularon biomasa durante este período con respecto a su biomasa inicial (comparar día 0 vs. día 50 en Fig. 3.2). Por el

contrario, en *P. coloratum*, sólo se redujo la biomasa de bases pero no de raíces ni de parte aérea. Si bien se conoce que *Panicum* posee una mayor tolerancia a las bajas temperaturas (*i.e.* frío) que *Chloris* (Tischler & Ocumpaugh, 2004), este atributo no pareciera explicar con total certeza las diferencias encontradas, ya que las plantas control (no inundadas) de esta última especie crecieron a una tasa igual o mayor que las de la primera. Cabe pensar entonces que *P. coloratum* poseería una mejor adaptación metabólica *per se* a la inundación que *C. gayana*, o bien que expresa dicha mejor tolerancia a menores temperaturas (ver respuestas en período de inundación primaveral donde a mayores temperaturas las diferencias entre especies desaparecen). El origen subtropical de *P. coloratum* en contraposición del origen tropical de *C. gayana* (ver Moser et al., 2004) podría estar relacionada con esa mejor adaptación a la inundación a bajas temperaturas. En este sentido, el mantenimiento del verdor foliar de las plantas inundadas de *P. coloratum* con respecto a *C. gayana* (observación visual durante el experimento, ver también Tischler y Ocumpaugh, 2004; Petruzzi et al., 2003) daría un sustento a la idea expresada anteriormente. Resulta importante notar que la inundación invernal, época donde ambas especies crecen a bajas tasas producto de la menor temperatura, tuvo un efecto negativo en el período posterior inmediato de crecimiento (*i.e.* rebrote; día 70) (ver Malik et al., 2002 para trigo; Striker et al., 2011 para pastos de la Pampa Deprimida), pero no así cuando se deja a las plantas recuperarse por un período mayor de tiempo (recuperación, día 100). En el aspecto práctico, el pastoreo de estas especies luego de la inundación invernal debiera considerar un descanso previo para facilitar la recuperación de las plantas antes de la remoción de biomasa por defoliación (Oosterheld y McNaughton, 1991), en especial si se prevé que la inundación puede haber reducido los niveles de reservas para el rebrote (ej. menor peso de ‘bases’ en *P. coloratum*).

Notoriamente cuando ambas especies fueron sujetas a una inundación corta durante el rebrote (20 días), los efectos negativos sobre la acumulación de biomasa fueron de magnitud similar a cuando fueron inundadas por un largo período (50 días) en invierno (Fig. 3.2 y Cuadros 3.2-3.3). Esto es coincidente con la idea de que los efectos de un estrés como el anaeróbico provocado por la inundación afecta el crecimiento de las plantas especialmente durante la etapa de crecimiento activo de las mismas (Crawford, 2003; Insausti, 1996 para especies de la Pampa Deprimida). A pesar de ello, la reducción en la producción de biomasa (21-33% menos biomasa que los controles) se considera leve y la tolerancia de las especies, en este aspecto, se considera de intermedia a alta (ver Striker et al. 2005 para reducciones similares en *Lotus* spp.; ver Moser et al., 2004 para pasturas tropicales). La menor biomasa por planta, en *C. gayana*, estuvo asociada a una menor biomasa de raíces y no así de laminas y vainas; en cambio en *P. coloratum* se observó el patrón opuesto (sin diferencias en raíces y mermas en biomasa aérea). Sin embargo, no se puede concluir sobre cambios en la partición de carbono a nivel de planta ya que en ambos casos la relación tallo:raíz resultó similar entre tratamientos (Cuadro 3.2; en contraposición a lo registrado en plántulas de *C. gayana* – Capítulo II). A su vez, tampoco se registró un cambio activo en la partición de biomasa aérea hacia una mayor ubicación de biomasa foliar por encima del nivel del agua, una respuesta común de plantas para mejorar su performance bajo estrés por inundación (Laan et al., 1990; van der Sman et al., 1991; Grimoldi et. al., 1999; Striker et al., 2008), ya que la proporción de biomasa aérea por encima del nivel de inundación no varió en ninguna de estas especies (Cuadro 3.2). Esta falta de respuesta contrasta con lo informado para *Cenchrus ciliaris* (Buffel grass) por Anderson (1974), quien demostró para diferentes cultivares de dicha gramínea forrajera tropical (en condiciones tropicales) una alta correlación entre la exposición de las hojas por encima del agua y la

tolerancia a la inundación, lo cual para algunas situaciones fue independiente de la duración del estrés. En el caso de las especies objeto de esta tesis, existe la posibilidad de que su alto porte (> a 50 cm de altura; Clayton et al., 1974; Bodgan, 1977), determine que para la altura de inundación ensayada (10 cm), la biomasa foliar de las plantas no haya sido una limitante severa para la aireación de los tejidos sumergidos. Más aún considerando que estas especies cuentan con tejido aerenquimático constitutivo en alta proporción para facilitar el transporte de oxígeno hacia las raíces (Imaz et al., 2012; capítulo II de esta tesis).

La inundación en ambos períodos (invierno+primavera) provocó efectos antagónicos aditivos sobre la producción de biomasa de *C. gayana* (54% menos que los controles) pero no así en *P. coloratum*, cuya reducción en biomasa fue similar a inundar en invierno o en primavera (28-31% menor biomasa que los controles). Esto llevaría a pensar que *P. coloratum* resultaría una mejor opción frente a inundaciones muy prolongadas con respecto a *C. gayana*. Sin embargo, las altas tasas de crecimiento alcanzadas por ambas especies durante la fase de recuperación muestran que las diferencias registradas entre especies y momentos de inundación desaparecen luego de un mes de crecimiento bajo condiciones de buen drenaje (ver día 100 en Fig. 3.2). Al respecto, es conocido que las especies C_4 crecen mejor con altas temperaturas, teniendo el óptimo para la fotosíntesis en el rango de 35 a 38 °C, por lo general 10°C por encima de las pasturas C_3 (Long, 1999). Así, considerando que los ensayos fueron realizados en condiciones ambientales normales es probable que el aumento de la temperatura durante el período de recuperación (noviembre) propiciara una mejora en el crecimiento de ambas especies que permitió la recuperación completa de biomasa lograda por ambas especies. Estos resultados permiten remarcar la importancia de considerar una fase de recuperación de las plantas luego de la inundación para concluir sobre su verdadera

tolerancia de las especies al exceso hídrico en el suelo (Striker, 2012), ya que la culminación del experimento inmediatamente luego de la inundación hubiera derivado en conclusiones de alcance limitado. Finalmente, resta conocer las respuestas de estas especies cuando estando inundadas sus plantas son defoliadas como consecuencia del pastoreo animal (Oesteheld y McNaughton, 1991; Striker et al., 2008), dado que se pretende utilizarlas como parte del recurso forrajero introduciéndolas en bajos hidrohalomórficos de la Pampa Deprimida.

3.4) CONCLUSIONES

A partir de los resultados obtenidos es posible aceptar la hipótesis de trabajo en forma parcial, como así también sugerir algunas estrategias de utilización y manejo con la finalidad de lograr una mayor productividad de estas especies forrajeras tropicales introducidas en pastizales naturales templados de ambientes propensos a inundación durante el invierno y/o la primavera. La utilización durante el período invernal podría agravar la condición de las pasturas; en especial *C. gayana*, debido al efecto negativo que ejercen la inundación (y posiblemente el frío). Este aspecto no fue aceptado en la hipótesis, ya que la predicción plantea que la inundación invernal no reviste efectos negativos sobre el rebrote. Cuando comienza el rebrote primaveral, no se recomienda la utilización inmediata del forraje (sobre todo si las condiciones de exceso hídrico persisten) debido a que la generación del área foliar posee un rol central en la tolerancia a inundación de pasturas en crecimiento. Es recomendable esperar hacia el último tercio de la primavera (Noviembre) para la utilización de pasturas previamente afectadas por la inundación, ya que, a partir de los resultados obtenidos, se pudo apreciar que estas recobran un crecimiento vigoroso y se recuperan completamente en términos de

biomasa, independientemente de la historia previa de inundación. En relación al rebrote y el período de recuperación posterior la hipótesis puede aceptarse en forma parcial ya que a pesar de la reducción producto de la inundación primaveral no fueron observadas diferencias al final de la recuperación. En este sentido, la inundación en ambos períodos (invernal y primaveral) tuvo efectos negativos de reducción en *Chloris gayana* y no en *Panicum coloratum* lo cual lleva a aceptar la hipótesis en forma parcial nuevamente con respecto a esta predicción.

DISCUSION GENERAL

C.1 DISCUSION GENERAL

Los experimentos que se llevaron a cabo en esta tesis tuvieron como guía dos objetivos principales y tres hipótesis de trabajo. El primer objetivo fue estudiar la tolerancia a la sumersión parcial y completa en plántulas de *Chloris gayana* y de *Panicum coloratum*. La experiencia estuvo centrada en explorar las respuestas anatómicas (aerénquima), morfológicas (altura y longitud de láminas y vainas) y la acumulación de biomasa de plantas inundadas por un período corto (14 días) simulando lo que puede suceder en condiciones de campo. Los resultados apoyan la hipótesis 1 para ambas especies, la cual postulaba que la tolerancia a la sumersión parcial de las plántulas, en términos de crecimiento con respecto a los controles no-inundados, depende de la expresión conjunta de caracteres asociados con la oxigenación de los tejidos sumergidos (*i.e.* generación de aerénquima en raíces), y con un aumento en la exposición de las hojas fuera del agua. La hipótesis 2, que proponía que la tolerancia a la sumersión total dependería de la exposición rápida de las hojas por encima del agua (de-sumersión) como resultado de un cambio activo en la partición del carbono hacia tallo (en desmedro de las raíces) conjuntamente con un pronunciado alargamiento de las hojas, sólo fue aceptada para *C. gayana* pero no para *P. coloratum*. En este sentido, observamos que *C. gayana* fue capaz de emerger por sobre el nivel de agua expresando tales respuestas; mientras que *P. coloratum* no pudo emerger. La de-sumersión de *C. gayana* se debió a un incremento rápido de la altura de las plántulas, producto del aumento en la asignación de carbono hacia parte aérea y una pronunciada elongación de las láminas foliares (y en menor medida de vainas) que le permitió una mayor exposición del área foliar por encima del agua. Por el contrario, *P. coloratum* se vio fuertemente estresado sin poder emerger del agua, lo cual afectó marcadamente su capacidad de recuperación posterior a la de-sumersión (Imaz et al. 2012, *Crop and Pasture Science*).

El segundo objetivo de esta tesis fue estudiar la tolerancia a la inundación de ambas especies en fase de planta adulta en diferentes momentos del ciclo de crecimiento: i) durante el invierno cuando el crecimiento es bajo o prácticamente nulo (reposeo vegetativo), ii) durante la primavera cuando las pasturas se encuentran rebrotando, y iii) durante ambos períodos en forma continuada (simulando una inundación prolongada). La hipótesis subyacente enunciaba que la tolerancia a la inundación de estas especies dependía del momento de ocurrencia del estrés durante el ciclo de crecimiento de las plantas y se predecía que: (1) la inundación invernal no revestiría efectos negativos sobre el crecimiento durante el rebrote, lo cual no fue comprobado experimentalmente ya que sí hubo un efecto negativo (20-25%) sobre la producción de biomasa durante el rebrote de primavera, (2) la inundación primaveral determinaría una reducción en la acumulación de biomasa por planta y un cambio en la partición hacia una mayor relación tallo: raíz, con efectos negativos posteriores en el que las plantas no llegarían a recuperarse; esto no fue corroborado con los datos experimentales debido a que, si bien se registró un efecto depresor sobre el crecimiento de las plantas motivado por la inundación, ambas especies expresaron una muy alta capacidad de recuperación que eliminó las diferencias de biomasa observadas entre tratamientos en el período de estrés; y tampoco se comprobaron cambios consistentes en la partición de biomasa entre parte aérea y subterránea (tallo:raíz) . Finalmente, la predicción 3 que postulaba que la inundación continua (invierno más primavera) provocaría una disminución en la biomasa por planta mayor que la causada por la inundación primaveral (durante el rebrote) pudo comprobarse sólo para *C. gayana* y en la cosecha realizada inmediatamente finalizado el anegamiento, pues la capacidad de recuperación de ambas especies luego del período de estrés nuevamente borro las diferencias en acumulación de biomasa entre tratamientos.

A continuación se comentan brevemente los resultados utilizando dos esquemas que intentan ilustrar las principales respuestas encontradas. Luego se presenta un apartado donde se declaran explícitamente los aportes originales derivados de esta tesis y, finalmente, una sección en la cual se formulan algunos nuevos interrogantes que surgen a partir de esta tesis.

La Figura 4.1 resume en forma gráfica los resultados más relevantes del capítulo experimental 2. Los cuatro recuadros subdivididos a la izquierda representan la intensidad de inundación (altura del agua) en cada tratamiento (sumersión parcial - líneas celestes - y sumersión completa - líneas azules -) en relación al tamaño de las plántulas de ambas especies *al comienzo del experimento*. Los paneles ubicados a la derecha muestran el aspecto de las plántulas en el día 14 (final de la sumersión) para los tres tratamientos (control, sumersión parcial y sumersión total) y las dos especies (*C. gayana* a la izquierda y *P. coloratum* a la derecha). La columna de agua se mantuvo constante desde el comienzo del experimento. En el panel inferior, y en correspondencia a cada tratamiento y especie, se encuentra una escala gráfica que contiene 5 círculos los cuales indican el grado de expresión del carácter asociado a la tolerancia a inundación. Se observó la presencia de aerénquimas constitutivos y los tratamientos de sumersión incrementaron su proporción en ambas especies. El aumento en la altura de plántulas fue un factor determinante en la tolerancia a la sumersión completa. *C. gayana* alcanzó la mayor altura (5 círculos llenos) en contraste a *P. coloratum* que no logró emerger del agua (2 círculos llenos). Bajo sumersión parcial, la altura no difirió en comparación a los controles de ambas especies (misma denotación de círculos). En concordancia con la altura de plántula, la capacidad de generar una mayor longitud de láminas fue máxima bajo sumersión completa en *C. gayana* y mínima en *P. coloratum* debido al estrés provocado. La biomasa total alcanzada por las plántulas se encuentra representada por

las figuras y la escala de círculos utilizada. Los controles acumularon la mayor cantidad de biomasa a nivel aéreo y radical. Bajo sumersión parcial se registró una reducción en la biomasa total a partir de una disminución equitativa en ambos compartimentos. Bajo sumersión completa, *C. gayana* priorizó el crecimiento de la parte aérea en detrimento de las raíces (ver la reducción a nivel de gráfico) y el estrés que generó la inundación en *P. coloratum* se vio reflejado en el tamaño de plántula del último panel y los círculos vacíos en la escala utilizada. La integración de los elementos gráficos de esta figura intenta transmitir que *Chloris gayana* es capaz de tolerar la sumersión parcial y completa, mientras que *Panicum coloratum* tolera la sumersión parcial y no la sumersión completa de sus plántulas.

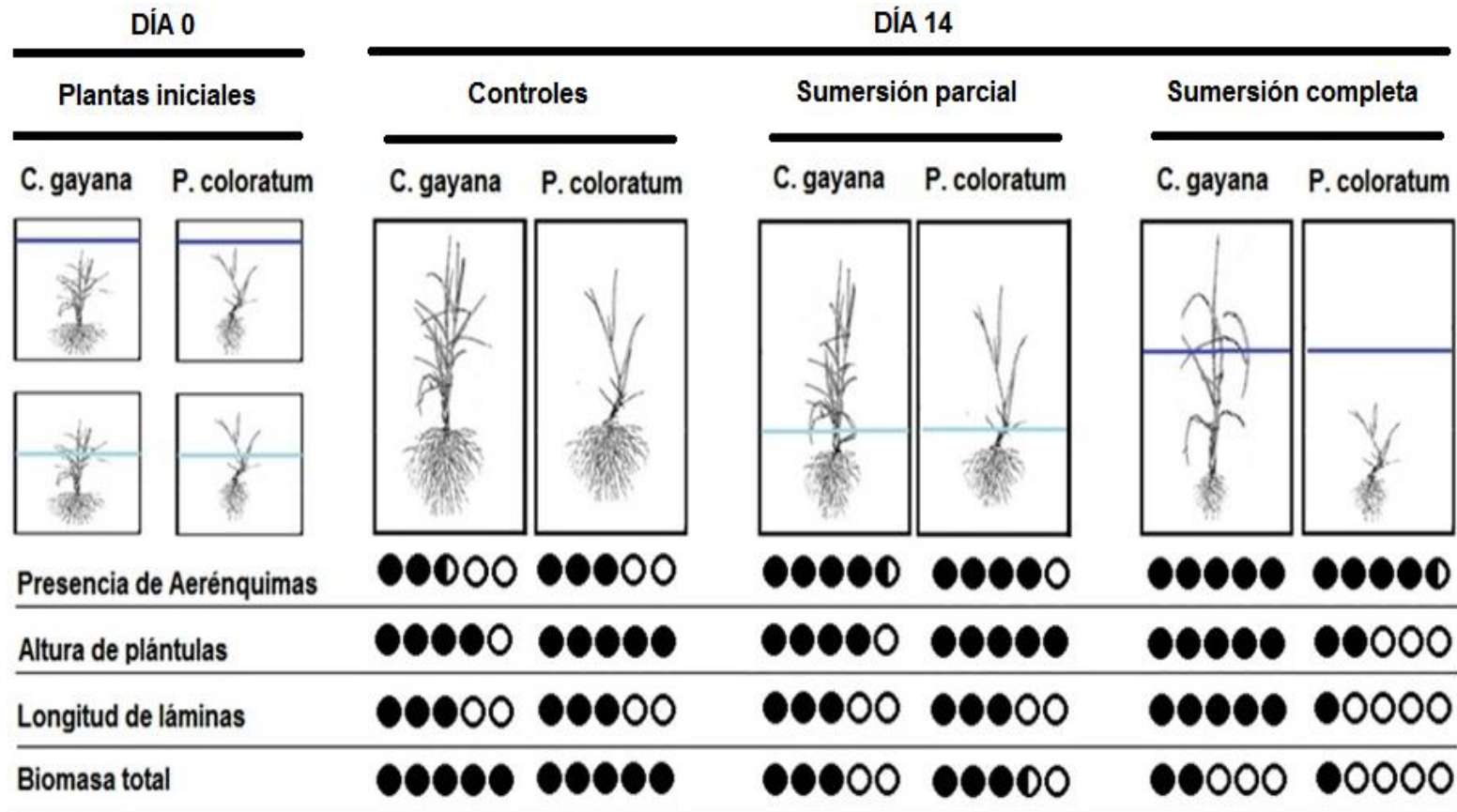


Figura 4.1. Esquema donde se muestran las principales respuestas observadas en plántulas de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum* cuando fueron sometidas a intensidades crecientes de inundación (Control, Sumersión parcial y Sumersión completa). Los círculos llenos indican la magnitud de la respuesta considerada y permite una comparación gráfica entre tratamientos dentro de cada especie. Los círculos llenos indican una mayor y los vacíos menor incidencia del carácter en comparación a las plantas control.

En la Figura 4.2 se encuentra la información generada en los dos experimentos realizados e integra los tópicos de tolerancia a la inundación durante el ciclo de crecimiento de las especies y los momentos del año en los cuales fueron simuladas las inundaciones (invierno, primavera). Bajo condiciones normales, las pasturas tropicales concentran la producción de forraje durante el período estival, momento en el cual son poco probables las inundaciones e incluso existen *sequías* de intensidad variable dependiendo del año (Lavado y Taboada, 1988; Soriano 1991; Grimoldi et al., inédito). Durante el invierno el crecimiento de estas especies es de bajo a *prácticamente nulo*. Las inundaciones pueden afectar a las plantas en el reposo vegetativo, el rebrote u ambos estadios como indican los recuadros azules correspondientes a las inundaciones invernales y primaverales. La siembra de pasturas tropicales se efectúa a partir de mediados de primavera, momento en el cual existen temperaturas adecuadas para el crecimiento posterior (Long, 1999). La inundación puede ser de corta duración, provocando la sumersión parcial o completa de las plántulas como fue descrito en el capítulo 2 de esta tesis. En la cuarta fila/panel se encuentra el estadio ontogénico que coincide con la estación de año, crecimiento y régimen de inundación. Por ejemplo, el estadio de planta adulta podría coincidir con el reposo vegetativo o el crecimiento activo según se trate de otoño e invierno o primavera y verano. Siguiendo la disposición de los paneles verticales se pueden observar todos los factores que influyen en la tolerancia a la inundación dependiendo de la estación del año. Se utilizó la misma escala gráfica que en la Figura 4.1 para denotar el grado de tolerancia en relación al momento y la especie. En el recuadro de invierno, para el caso de pasturas ya implantadas, tres círculos llenos en la escala gráfica indican que *C. gayana* mostró una menor tolerancia en términos de biomasa que *P. coloratum*, la cual no sufrió una reducción significativa de la biomasa bajo esta condición (cuatro círculos llenos). Cuando las pasturas comienzan a crecer

durante la primavera (rebrote), *C. gayana* mostró una ligera mejor tolerancia que *P. coloratum* sin registrar diferencias en *biomasa aérea* con respecto al tratamiento control no-inundado (aunque sí reducciones en biomasa total), en tanto que *P. coloratum* sí vio afectado su crecimiento en biomasa aérea durante dicha inundación primaveral. La inundación en ambos períodos (no mostrada en el gráfico) provocó efectos depresores aditivos sobre la acumulación de biomasa en *C. gayana*, mientras que para *P. coloratum* la reducción sufrida por la inundación prolongada fue similar a inundar en uno u otro período indistintamente (Fig. 3.2, capítulo 3). Dentro de los paneles de primavera y verano se describen también la situación asociada a la siembra de pasturas durante la primavera (ver capítulo 2 de esta tesis). *C. gayana* mostró una importante tolerancia a la sumersión parcial y completa, mientras que *P. coloratum* toleró la sumersión parcial pero no la sumersión completa, condición que le produjo un fuerte estrés.

En la figura también se observa gráficamente la tolerancia intrínseca de cada especie a la inundación dependiendo del momento del año y estadio ontogénico. La integración de la información sugiere, además, tener en cuenta otros factores que influirían sobre el crecimiento de estas especies a nivel de campo (ej. bajas temperaturas u ocurrencia de sequías), lo cual es importante a la hora de concluir la verdadera tolerancia que poseen las pasturas, ya que los experimentos fueron realizados en condiciones controladas. El crecimiento bajo de las pasturas durante el invierno pone en evidencia la importancia de los mecanismos de aclimatación a la inundación prolongada. La utilización del forraje en este período sería perjudicial en pos de la producción posterior de las plantas y posiblemente de la persistencia en las pasturas (aspecto no evaluado en esta tesis). Si bien *Chloris gayana* se comportó mejor ante la inundación primaveral, *Panicum coloratum* mostró una performance aceptable. En la práctica, los resultados sugieren que no es recomendable la utilización del rebrote

durante la primavera temprana ya que las plantas de estas especies en crecimiento pueden expresar mecanismos de tolerancia que prioricen la formación de tejidos aéreos por encima del agua.

Estaciones del año	Verano	Otoño	Invierno	Primavera
Estación de crecimiento				
Régimen de inundación				
Estadio ontogénico				
TOLERANCIA A INUNDACIÓN	Plántula		Planta Adulta	
	<p><i>Chloris gayana</i></p> <p>Sumersión parcial: </p> <p>Sumersión completa: </p>		<p></p> <p></p>	
<p><i>Panicum coloratum</i></p> <p>Sumersión parcial: </p> <p>Sumersión completa: </p>		<p></p> <p></p>		

Figura 4.2. Esquema que integra la tolerancia a la inundación (en términos de biomasa acumulada) de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum* en los estadios ontogénicos planta adulta (Pad) y de plántula (PI) en base a la estación del año, el ciclo de crecimiento y el momento de inundación aplicado. Los círculos llenos indican la magnitud de la tolerancia, sobre la base de la acumulación de biomasa respecto a los controles, y permite una comparación gráfica entre tratamientos bajo estrés por inundación.

Aportes originales derivados de esta tesis y perspectivas

Los resultados derivados de esta tesis aportan información novedosa acerca de las respuestas de dos especies forrajeras tropicales con potencial de introducción en pastizales templados; a un factor que modela la estructura de la vegetación natural como es la inundación (Soriano 1991; Insausti et al. 1999; Striker et al. 2011). Desde el punto de vista ecofisiológico, fue explorado con un buen grado de detalle a nivel de órgano, respuestas en la asignación de biomasa de plántulas bajo sumersión completa, tópico nunca antes descrito, donde se encontró por primera vez que la estrategia de ‘escape’ a la sumersión se relaciona con una complementariedad de respuestas (cambios en la partición de carbono + respuestas morfológicas) que consistieron en un aumento en la asignación de biomasa hacia parte aérea más un alargamiento de las láminas foliares (Imaz et al. 2012, *Crop and Pasture Science*). En plantas adultas, se analizó el crecimiento ante diferentes momentos de inundación (invernal vs. primaveral) sobre el material diferido de otoño y el rebrote. Fue incluido en el análisis la observación del estrato aéreo superior, inferior y radical, como así también la proporción de láminas y vainas del estrato aéreo. El estudio de la tolerancia a inundación de pasturas tropicales durante los meses invernales e primaverales resulta novedoso debido a que los antecedentes acerca de la problemática han abordado la tolerancia a inundación durante los meses del período cálido (primavera – verano), es decir, en plena estación de crecimiento en lo que a condiciones térmicas e hídricas se refiere. La remoción del material diferido fue tomada en cuenta al momento de diagramar el experimento, ya que es una práctica usual a campo para estimular el rebrote. Los tratamientos incluyeron éste punto y no solamente las respuestas a inundación sobre el crecimiento acumulado, como es frecuentemente observar en muchos experimentos. Esto contribuiría a una mayor aplicabilidad de los resultados obtenidos en condiciones reales de producción bajo un

clima templado. Debido a estas consideraciones, el trabajo realizado en esta tesis es original producto de que la información acerca de la tolerancia a inundación de dichas especies forrajeras fue generada en condiciones ambientales subtropicales y tropicales (Anderson 1974; Haddad et al. 2000). El único antecedente registrado para ambientes templados corresponde a Otondo (2011) quien aborda en su tesis de maestría aspectos muy importantes relacionados al suelo luego de la implantación de estas especies, pero no relacionados con estrés por anegamiento, al que postuló como de interés para ser investigado. Finalmente los resultados logrados representan una contribución en el marco de la introducción de especies forrajeras megatérmicas en pastizales hidrohalomórficos de clima templado, en particular para la Pampa Deprimida Argentina, teniendo en cuenta que los experimentos realizados intentaron reflejar dos situaciones factibles que pueden experimentar las pasturas en establecimientos de producción agropecuaria.

Perspectivas: impacto de mediano-largo plazo de la introducción de estas especies sobre la potencial mejora en propiedades del suelo.

Hasta el momento de inicio de la tesis, la introducción de especies forrajeras tropicales en ambientes susceptibles a inundaciones de variable intensidad y duración, produjo resultados no del todo satisfactorios en relación éxito de implantación, persistencia y producción (Otondo, 2011; Imaz et al., 2009). Las pasturas tropicales concentran su crecimiento durante la estación cálida, y la duración de la misma define su productividad forrajera en climas templados (Moore et al., 2004; Loch et al., 2004). Las comunidades vegetales que ocupan ambientes propensos a inundación y que a su vez, presentan severas condiciones de alcalinidad y/o salinidad, fueron denominadas como

estepa de halófitas (Perelman et al., 2001). Dentro de las comunidades que componen los pastizales inundables bonaerenses, éstas son las menos productivas (no superan los 2100 kg MS ha⁻¹ año⁻¹) y presentan bajos valores de cobertura (Hidalgo y Cauhepé, 1991; Batista et al., 2005). El aumento en la presión de pastoreo en estos ambientes, puede acentuar el proceso de degradación e incrementar el grado de salinidad como consecuencia del cambio en régimen hidrológico del suelo (Lavado y Taboada, 1987). En este contexto, el alto crecimiento que poseen pasturas tropicales tolerantes a salinidad y/o alcalinidad durante el verano, proporcionarían una mayor cobertura “activa” evitando la evaporación directa desde el suelo desnudo, lo cual provoca el ascenso de sales por capilaridad hacia la superficie (Loch et al., 2004). A su vez, el crecimiento que origina la mayor biomasa de raíces, contribuiría, en el tiempo, al aumento de la materia orgánica del suelo, y provocaría presumiblemente un descenso del pH, CE y una mejora en la fertilidad física y química del suelo (Qadir et al., 2007; Tisdall, 1991; Noble y Nelson, 2000). Si bien se reconoce que estas últimas ideas son teóricamente posibles, se desconoce la resiliencia que pueda tener el pastizal al cambio de las propiedades citadas como resultado de la introducción de estas especies megatérmicas. Estos tópicos, de suma importancia práctica, merecen indudablemente ser abordados en futuras investigaciones.

Nuevos interrogantes que surgen a partir de la tesis

Los capítulos experimentales desarrollados plantean la tolerancia a inundación de dos especies forrajeras tropicales. Sin embargo, las pasturas pueden verse afectadas por otros factores abióticos producto de las condiciones climáticas del área bajo estudio,

como ser la sequía y el frío. A partir de esta situación, surgen nuevos interrogantes, los cuales podrían ser la base para realizar nuevos experimentos.

1- Implantación:

A) *¿Cómo afecta una inundación inmediata a la siembra la germinación y establecimiento posterior de estas especies tropicales en ambientes templados?*

La germinación se encuentra implícitamente asociada a condiciones ambientales, las cuales se correlacionan a las condiciones ecológicas del hábitat donde crecen las plantas y las señales ambientales que estimulan la germinación (Mayer and Poljakojj-Mauber, 1989). Los factores ambientales más importantes que la regulan son la humedad, la temperatura y la luz (Loch et al., 2004). En esta tesis se simuló experimentalmente períodos de inundación en dos estadios ontogénicos diferentes: plántula y planta adulta. Bajo este escenario, durante la primavera cuando se realiza la siembra de pasturas tropicales, la incidencia de lluvias inmediatas es una situación de probable ocurrencia dejando el suelo con altos tenores de humedad o incluso inundado, generando así condiciones de anoxia durante la etapa de germinación.

2- Recuperación:

B) *¿Cómo afectarían las inundaciones intermitentes (alta frecuencia y corta duración) que provoquen la sumersión completa en plántulas de *Chloris gayana*?*

C) *Cuál sería el efecto que provoca una sequía durante el período de recuperación de plántulas con diferente historia previa de inundación?*

La duración del período de recuperación posterior a la inundación es un estadio importante para determinar la verdadera tolerancia de una especie en particular a

este factor de estrés (Striker 2008; 2012). En este sentido, *C. gayana* emergió del agua bajo sumersión completa y logró una biomasa aérea similar al tratamiento de sumersión parcial, pero en detrimento de su biomasa de raíces. Durante la fase de recuperación (condiciones de adecuado drenaje) mostró un gran desarrollo radical, restableciendo la relación parte aérea/radical. Luego de las inundaciones descriptas a lo largo de ambos capítulos experimentales, las pasturas ingresan al verano, momento en el cual se producen sequías de variable intensidad y frecuencia. Esta situación se ve agravado producto del grado de salinidad y/o alcalinidad que poseen las áreas deprimidas donde se busca implantar las especies en cuestión. Ambos escenarios (sequía e inundación) significarían una interrupción en la recuperación, la cual fue determinante de la tolerancia mostrada por *C. gayana*.

3- Persistencia:

D) ¿Cuál es la tolerancia a las bajas temperaturas (estrés por frío y por congelamiento) de las especies probadas en esta tesis y que implicancias tendría en la persistencia de las mismas dentro del pastizal?

La escasa tolerancia al frío que presentan en términos generales las especies tropicales constituye una de las mayores limitantes para su introducción y puesta en producción en ambientes templados (Anderson y Taliaferro, 1995; 2002). En este sentido, las bajas temperaturas (<15°C para megatérmicas) pueden acortar el ciclo de producción forrajera una vez establecido el stand de plantas, y si se tratase de temperaturas congelantes (< 0°C), se podrían provocar la muerte de las plantas adultas presentes en el pastizal. A su vez, la distribución de ambas especies dentro de ambientes templados de la Pampa Deprimida podría variar según las

temperaturas mínimas que pudieran tolerar para vegetar y crecer, en particular hacia el sur de la provincia de Buenos Aires.

Decididamente, a partir de los resultados obtenidos y con los nuevos interrogantes que surgen a partir de esta tesis, sería deseable el planteo de nuevos experimentos que intenten incrementar el conocimiento sobre la ecofisiología de estas especies tropicales con el objetivo final de definir con éxito su introducción y utilización en pastizales templados inundables, como los de la Pampa Deprimida.

BIBLIOGRAFÍA

- Akman M, Bhikharie AV, MacClean EH, Boonman A, Visser EJW, Schranz M, van Tienderen PH. 2012. Wait or escape? Contrasting submergence tolerance strategies of *Rorippa amphibia*, *Rorippa sylvestris* and their hybrid. *Annals of Botany* **109**, 1263-1276. doi:10.1093/aob/mcs059.
- Anderson ER. 1972. Flooding tolerance of *Panicum coloratum*. *Queensland Journal of Agricultural and Animal Sciences* **29**, 173–179.
- Anderson ER. 1974. Flooding tolerance of *Cenchrus ciliaris* cultivars. *Queensland Journal of Agricultural and Animal Sciences* **8**; 33-40.
- Anderson, JA and Taliaferro CM. 1995. Laboratory freeze tolerance of field-grown forage bermudagrass cultivars. *Agronomy Journal*, **87**:1017-1020.
- Anderson, JA, Taliaferro CM, and Martin DL. 2002. Freeze tolerance of bermudagrasses; vegetatively propagated cultivars intended for fairway and putting green use, and seed-propagated cultivars. *Crop Science* **42**:975-977.
- Armstrong W. 1979. Aeration in higher plants. *Advances in Botanical Research* **7**: 225–332.
- Armstrong W, Beckett PM. 1985. Root aeration in unsaturated soil: A multi-shelled model of oxygen distribution and diffusion with and without sectoral blocking of the diffusion path. *New Phytologist* **100**: 293–311.
- Armstrong W and Drew MC. 2002. Root growth and metabolism under oxygen deficiency. En: Y. Waisel, A. Eshel and U. Kafkafi (eds.), *Plant roots. The hidden half*. M. Dekker, New York: 729-761.

- Armstrong J, Armstrong W. 2005. Rice: sulphide-induced barriers to root radial oxygen loss, Fe²⁺ and water uptake, and lateral root emergence. *Annals of Botany* **96**: 625–638.
- Armstrong J, Jones RE, Armstrong W. 2006. Rhizome phyllosphere oxygenation in Phragmites and other species in relation to redox potential, convective gas flow, submergence and aeration pathways. *New Phytologist* **172**: 719–731.
- Arnell, N & Liu, C. 2001. Climatic Change 2001: hydrology and water resources. Report from the Intergovernmental Panel on Climate Change. <http://www.ipcc.ch/> [Verified 28 July 2011].
- Ashraf M. 2003. Relationships between leaf gas exchange characteristics and growth of differently adapted populations of Blue panicgrass (*Panicum antidotale* Retz.) under salinity or waterlogging. *Plant Science* 165–75. doi:10.1016/S0168-9452(03)001286.
- Bailey-Serres J, Voesenek LACJ. 2008. Flooding stress: acclimations and genetic diversity. *Annual Review of Plant Biology* **59**: 313–339.
- 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 LACJ. 2010. Life in the balance: a signaling network controlling survival of flooding. *Current Opinion in Plant Biology* **13**: 489–494.
- Baruch, Z. 1994. Responses to drought and flooding in tropical forage grasses. Biomass allocation, leaf growth and mineral nutrients. *Plant and Soil* **164**, 97–105. doi:10.1007/BF00010115.

- Batista WB, Taboada MA, Lavado RS, Perelman SB y León RJC. 2005. Asociación entre comunidades vegetales y suelos en el pastizal de la Pampa Deprimida. En: La Heterogeneidad de la Vegetación de los Agroecosistemas. Un Homenaje a Rolando León. Eds: M. Oesterheld, M. Aguiar, C. Ghersa y J. Paruelo. Editorial de la Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- Blom CWPM, Voisenek LACJ, Banga M. 1994. Physiological ecology of riverside species: adaptive responses of plants to submergence. *Annals of Botany* **74**: 253–263.
- Bogdan, AV. 1958. A revised list of Kenya Grasses. Government Printer. Nairobi.
- Bogdan, AV. 1969. *Chloris gayana* without antocynain colouration. *Herbage Abstracts Hurley Berks* **39**, 1–13.
- Bogdan, AV. 1977. Tropical Pasture and Fodder Plants (Grasses and Legumes). *Tropical Agriculture Series*. Longman, London.
- Boschma SP, Lodge GM, Harden S. 2008. Herbage mass and persistence of pasture legumes and grasses at two potentially different saline and waterlogging sites in northern New South Wales. *Australian Journal of Experimental Agriculture* **48**, 553–567. Doi:10.1071/EA07115.
- Brouwer, R. 1962. Distribution of dry matter in the plant. *Netherlands Journal of Agricultural Science*. **10**: 361-376.
- Chaneton EJ, Facelli JM, León RJC. 1988. Floristic changes induced by flooding on grazed and ungrazed lowland grasslands in Argentina. *Journal of Range Management* **41**: 495–499.

- Chen X, Huber H, de Kroon H, Peeters AJM, Poorter H, Voesenek LACJ, Visser EJW. 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 EJW, de Kroon H, Pierik R, Voesenek LACJ, Huber H. 2011. Fitness consequences of natural variation in flooding-induced shoot elongation in *Rumex palustris*. *New Phytologist* **190**: 409–420.
- Chippindall LKA. 1955. Part 1-A guide to the identification of grasses in South Africa. p. 1-527. In D. Meredith (ed.) *The grasses and pastures of South Africa*. Central News Agency, Cape Town, S. Africa.
- Clayton WD, Phillips SM and Renvoize SA. 1974. *Flora of Tropical East Africa. Gramineae (Part 2)*. Crown Agents, London.
- Colmer TD. 2003a. 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 TD. 2003b. Long-distance transport of gases in plants: a perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant, Cell and Environment* **26**: 17– 36.
- Colmer TD, Greenway H. 2005. Oxygen transport, respiration, and anaerobic carbohydrate catabolism in roots in flooded soils. In: *Plant respiration: from cell to ecosystem*. Lambers H, Rivas-Carbo M. eds. Springer. The Netherlands, pp. 137–158.
- Colmer TD, 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 TD, Voeselek LACJ. 2009. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Functional Plant Biology* **36**: 665–681.

- Cook BG, Pengelly BC, Brown SD, Donnelly JL, Eagles DA, Franco MA, Hanson J, Mullen BF, Partridge IJ, Peters M and Schultze-Kraft R. 2005. Tropical Forages: an interactive selection tool., [CD-ROM], CSIRO, DPI&F(Qld), CIAT and ILRI, Brisbane, Australia. <http://www.tropicalforages.info>.

- Cox MCH, Millenaar FF, van Berkel YEM, Peeters AJM, Voeselek LACJ. 2003. Plant movement. Submergence-induced petiole elongation in *Rumex palustris* depends on hyponastic growth. *Plant Physiology* **132**, 282–291. doi:10.1104/pp.102.014548.

- Crawford RMM. 1992. Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution. *Advances in Ecological Research* **23**: 93–185.

- Crawford RMM. 2003. Seasonal differences in plant responses to flooding and anoxia. *Canadian Journal of Botany* **81**, 1224–1246. Doi: 10.1139/ b03-127.

- Davies CL, Turner DW y Dracup M. 2000a. Yellow lupin (*Lupinus luteus*) tolerates waterlogging better than narrow-leafed lupin (*L. angustifolius*). II Leaf gas exchange, plant water status, and nitrogen accumulation. *Australian Journal of Agricultural Research* **51**, 701-709.

- Davies CL, Turner DW y Dracup M. 2000b. Yellow lupin (*Lupinus luteus*) tolerates waterlogging better than narrow-leafed lupin (*L. angustifolius*). III Comparisons under field conditions. *Australian Journal of Agricultural Research* **51**, 721-727.

- Dear BS, Reed KFM, Craig AD. 2008. Outcomes of the search for new perennial and salt tolerant pasture plants for southern Australia. *Australian Journal of Experimental Agriculture* **48**, 578–588. doi: 10.1071/EA07118.

- De Boeck HJ, Lemmens CMHM, Zavalloni C, Gielen B, Malchair S, Carnol M, Merck R, Van den Berge J, Ceulemans R, Nijs I. 2008. Biomass production in experimental grasslands of different species richness during three years of climate warming. *Biogeosciences* **5**, 585–594. Doi: 10.5194/bg-5-585-2008.
- Duru M, Ducrocq H. 2000. Growth and senescence of the successive grass leaves on a tiller. Ontogenic development and effect of temperature. *Annals of Botany* **85**, 635–643. doi:10.1006/anbo.2000.1116.
- Ehleringer JR and RK Monson. 1993. Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation. *Annual Review of Ecology and Systematic* **24**:411–439.
- Fukao T, Bailey–Serres J. 2004. Plant responses to hypoxia. Is survival a balancing act? *Trends in Plant Science* **9**: 1403–1409.
- Fukao T, Xu K, Ronald PC, Bailey–Serres JA. 2006. 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 JA. 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.
- Geurts CJ, Fox JED, Luong TM and Cox MC. 2005. Flood tolerance of *Panicum decompositum*: Effects on seedling biomass. *Tropical grasslands*. **39**, 160-170.
- Gibbs J, Greenway H. 2003. Mechanisms of anoxia tolerance in plants. I. Growth, survival and anaerobic catabolism. *Functional Plant Biology* **30**: 1–47.

- Grimoldi AA, Insausti P, Roitman GG, Soriano A. 1999. Responses to flooding intensity in *Leontodon taraxacoides*. *New Phytologist* **141**: 119–128.
- Grimoldi AA, Insausti P, Vasellati V, Striker GG. 2005a. 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. doi:10.1086/431805.
- Grimoldi AA, Kavanova M, Lattanzi FA, Schnyder H. 2005b. Phosphorus nutrition-mediated effects of arbuscular mycorrhiza on leaf morphology and carbon allocation in perennial ryegrass. *New Phytologist* **168**, 435–444. doi:10.1111/j.1469-8137.2005.01500.x
- Haffar I and Alhadrami G. 1997. Effect of various bale treatments on physical quality and chemical composition of Rhodes grass (*Chloris gayana*) hay. *Grass and Forage Science* **52**: 199-206.
- Hassad MH. 2000. Establecimiento do capim Setaria cv. Kazungula em condicoes de inundacao. *Revista Brasileira de Zootecnia* **43**, 205-2012.
- Hattori Y, Nagai K, Ashikari M. 2010. Rice growth adapting to deep water. *Current Opinion in Plant Biology* **14**: 1–6.
- Hidalgo LG. y Cauhepé MA. 1991. Producción de forraje de las comunidades de la Depresión del Salado. *Revista de AACREA* **149**: 58-62.
- Hsiao AI, Huang WZ. 1989. Effects of flooding on rooting and sprouting of isolated stem segments and on plant growth of *Paspalum distichum* L. *Weed Research* **29**: 335–344.

- Imaz JA. 2008. Sobreviviencia y crecimiento de matas de Grama Rhodes después de períodos de inundación. Congreso Argentino de Fisiología Vegetal 2008. Rosario. Argentina.
- Imaz JA. 2009. Implantación de forrajeras subtropicales en bajos salinos – sódicos de la Cuenca del Salado. Congreso de la Red Argentina de Salinidad 2009. Córdoba, Argentina.
- Imaz JA, Gimenez DO, Grimoldi AA y Striker GG. 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 (2012, doi:10.1071/CP12335).
- Insausti P, Chaneton EJ, Soriano A. 1999. Flooding reverted grazing effects on plant community structure in Mesocosms of lowland grassland. *Oikos* **84**: 266–276.
- Insausti P, Grimoldi AA, Chaneton EJ, Vasellati V. 2001. Flooding induces a suite of adaptive plastic responses in the grass *Paspalum dilatatum*. *New Phytologist* **152**: 291–300.
- Jackson MB, Drew M. 1984. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. In: Flooding and plant growth. T.T. Koslowski (Ed). *Academic Press* Inc., Orlando, Florida, pp. 47–128.
- Jackson MB, Fenning TM, Drew MC & Saker LR. 1985. Stimulation of ethylene production and gas-space (aerenchyma) formation in adventitious roots of *Zea mays* L. by small partial pressures of oxygen. *Planta* **165**, 486–492.

- Jackson MB, 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 MB, Ram PC. 2003. Physiological and molecular basis of susceptibility and tolerance of rice plants to complete submergence. *Annals of Botany* **91**: 227–241.
- Justin, SHFW & Armstrong W. 1987. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. *New Phytologist* **106**, 465–495.
- Jutila HM, Grace JB. 2002. Effects of disturbance on germination and seedling establishment in coastal prairie grassland: a test of the competitive release hypothesis. *Journal of Ecology* **90**, 291–302. doi:10.1046/j.1365-2745.2001.00665.
- Kawano N, Ito O, Sakagami JI. 2009. Morphological and physiological responses of rice seedlings to complete submergence (flash flooding). *Annals of Botany* **103**, 161–169. doi:10.1093/aob/mcn171.
- Ken Ohta and Motokazu Ochi. 1982. Comparison of high soil moisture tolerance in seven warm season grasses. Pasture plants division. National grassland research institute. Nishinasumo, Tochigi, 329-27.
- Klimesova, J. 1994. The effects of timing and duration of floods on growth of young plants of *Phalaris arundinacea* L. and *Urtica dioica* L: an experimental study. *Aquatic Botany*. **48**, 21–29.
- Kozłowski TT, Pallardy SG. 1984. Effects of flooding on water, carbohydrate and mineral relations. In *Flooding and plant growth*. T.T. Kosłowski (ed). *Academic Press Inc.*, Orlando, Florida, pp. 165–193.

- Kretschmer AE and Wilson. 1995. Cool season grown and quality of Callide Rhodesgrass. *Soil and Crop and Society of Florida* **54**:24-28.
- Kreyling J. 2010. Winter climate change: a critical factor for temperate vegetation performance. *Ecology* **91**, 1939–1948. doi:10.1890/09-1160.1.
- Laan P, Berrevoets MJ, Lythe S, Armstrong W, Blom C. 1989a. Root morphology and aerenchyma formation as indicators of the flood tolerance of *Rumex* species. *Journal of Ecology* **77**: 693–703.
- Laan P, Smolders A, Blom CWPM, Armstrong W. 1989b. The relative roles of internal aeration radial oxygen losses, iron exclusion and nutrient balances in flood tolerance of *Rumex* species. *Acta Botanica Neerlandica* **38**: 131–145.
- Laan P, Blom CWPM. 1990. Growth and survival responses of *Rumex* species to flooded and submerged conditions: The importance of shoot elongation, underwater photosynthesis and reserve carbohydrates. *Journal of Experimental Botany* **41**: 775–783.
- Laan P, Tosserams M, Blom CWPM, Veen BW. 1990. Internal oxygen transport in *Rumex* species and its significance for respiration under hypoxic conditions. *Plant and Soil* **122**: 39–46.
- Lavado RS, Taboada MA. 1987. Soil salinization fluxes as an effect of grazing in a native grassland soil in the Flooding Pampa in Argentina. *Soil, Use and Management* **4**:143–148.
- Lenssen JPM, Van de Steeg HM, de Kroon H. 2004. Does disturbance favour weak competitors? Mechanisms of altered plant abundance after flooding. *Journal of Vegetation Science* **15**, 305–314.

- Loch DS and Harvey GL. 1999. *Chloris gayana* in Australia. P. 341-349. In DS. Loch and JE Ferguson (ed). Forage seed production. 2. Tropical and Subtropical species. Wallingford, Oxon, UK.
- Loch DS, Adkins SW, Heslehursts MR, Paterson MF and Bellairs SM. 2004. Seed formation, development, and germination. P. 95-144. In LE Moser et al. (ed) Warm season (C₄). *Agronomy Monograph* **45**. ASA, CSSA and SSSA. Madison, WI.
- Long SP. 1999. Environmental responses. P. 215-249. In RF Sage and Monson. (ed) C₄ plant biology. *Academic Press*, New York.
- Ludlow MM. 1980. Stress physiology of tropical pasture plants. *Tropical Grasslands* **14**, 136–145.
- Luo F-L, Nagel KA, Zeng B, Schurr U, Matsubara S. 2009. Photosynthetic acclimation is important for post-submergence recovery of photosynthesis and growth in two riparian species. *Annals of Botany* **104**: 1435–1444.
- Luo F-L, Nagel KA, 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.
- Lynn DE, Waldren S. 2003. Survival of *Ranunculus repens* L. (creeping buttercup) in an amphibious habitat. *Annals of Botany* **91**: 75–84.
- Malik AI, Colmer TD, Lambers H, Schortemeyer M. 2001. Changes in physiological 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 AI, Colmer TD, Lambers H, Setter TL, Schortemeyer M. 2002. Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat. *New Phytologist* **153**, 225–236. doi:10.1046/j.0028-646X.2001.00318x.
- Manzur ME, Grimoldi AA, Insausti P, Striker GG. 2009. Escape from water or remain quiescent? *Lotus tenuis* changes its strategy depending on depth of submergence. *Annals of Botany* **104**: 1163–1169.
- Mayer AM and Poljakoff-Mayber A. 1989. The germination of seeds. 4th ed. Pergamon Press, New York.
- Mollard FPO, Striker GG, Ploschuk EL, Vega AS & Insausti P. 2008. Flooding tolerance of *Paspalum dilatatum* (Poaceae: Paniceae) from upland and lowland positions in a natural grassland. *Flora* **203**, 548–556.
- Mollard FPO, Striker GG, Ploschuk EL, Insausti P. 2010. Subtle topographical differences along a floodplain promote different plant strategies among *Paspalum dilatatum* subspecies and populations. *Austral Ecology* **35**: 189–196.
- Mommer L, Pedersen O, Visser EJW. 2004. Acclimation of a terrestrial plant to submergence facilitates gas exchange under water. *Plant Cell Environ.* **27**, 1281–1287.
- Mommer L, Visser EJW. 2005. Underwater photosynthesis in flooded terrestrial plants: a matter of leaf plasticity. *Annals of Botany* **96**: 581–589.
- Mommer L, Pons TL, Visser EJW. 2006. Photosynthetic consequences of phenotypic plasticity in response to submergence: *Rumex palustris* as a case study. *Journal of Experimental Botany* **57**: 283–290.

- Moser LE, Burson BL and Sollenberger LE. 2004. Warm-Season (C4) Grasses. American Society of Agronomy. Number 45 in the series Agronomy. Madison, Wisconsin, USA Publishers.
- Murata Y, Iyana J, Honma T. 1965. Studies on the photosynthesis of forage crops. 4. Influence of air-temperature upon the photosynthesis and respiration of alfalfa and several southern-type forage crops. *Proceedings of the crop science society of Japan*. **34**:154-158.
- Naidoo G y Naidoo S. 1992. Waterlogging responses of *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth. *Oecologia* **90**:445-450.
- Naidoo G, Mundree SG. 1993. Relationship between morphological and physiological responses to waterlogging and salinity in *Sporobolus virginicus* (L) Kunth. *Oecologia* **93**: 360–366.
- Newsome RE, Kozlowski TT, Tang ZE. 1982. Responses of *Ulmus Americana* seedlings to flooding of soil. *Canadian Journal of Botany* **60**: 1688-1695.
- Noble AD and Nelson P. 2000. Sustainability of *Stylosanthes* Based Pasture Systems in Northern Australia: Managing Soil Acidity. Final Report on Project NAP3. 218. Meat and Livestock Australia, Sydney, Australia.
- Noy-Meir I. 1978. Grazing and production in seasonal pastures: analysis of a simple model. *Journal of Applied Ecology* **15**: 809–835.
- Oosterheld M, McNaughton SJ. 1991a. Interactive effect of flooding and grazing on the growth of Serengeti grasses. *Oecologia* **88**: 153–156.

- Oosterheld M, McNaughton SJ. 1991b. Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia* **85**: 305–313.
- Otondo J, Cicchino MA y Melani EM. 2011. Experiencias con megatérmicas en bajos alcalinos de la Cuenca del Salado. Planteos Ganaderos. Aapresid. ISSN 1850- 0633. Pág. 77-80.
- Parent C, Berger A, Folzer H, Dat J, Crèvecoeur M, Badot PM, Capelli N. 2008. A Novel nonsymbiotic hemoglobin from oak: cellular and tissue specificity of gene expression. *New Phytologist* **177**, 142–154. doi:10.1111/j.1469-8137.2007.02250.
- 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. doi:10.1093/ aob/mcr086.
- Puelo JM, Sala OE. 1990. Caracterización de las inundaciones en la Depresión del Salado: dinámica de la capa freática. *Turrialba* **40**: 5–11.
- Pedersen O, Borum J, Duarte CM, Fortes MD. 1998. Oxygen dynamics in the rhizosphere of *Cymodocea rotundata*. *Marine Ecology Progress Series* **169**, 283–288.
- Pedersen O, Binzer T, Borum J. 2004. Sulfide intrusion in eelgrass (*Zostera marina* L.). *Plant, Cell and Environment* **27**: 595–602.
- Perata P, Pozueta-Romero J, Akazawa T, Yamaguchi J. 1992. Effect of anoxia on starch breakdown in rice and wheat seeds. *Planta* **188**: 611–618.
- Petruzzi HJ, Stritzler NP, Adema EO, Ferri CM y Pagella JH. 2003. Mijo Perenne. Publicación Técnica N° 51, EEA Guillermo Covas, INTA Anguil.

- Perelman SB, León RJC, Oesterheld M. 2001. Cross-scale vegetation patterns of flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology* **89**: 562–577.
- Pérez R, Rossi C, Otondo J, Torra E, Bidart A. 2007. Implantación de gramíneas subtropicales en bajos alcalino-sódicos del pastizal de la cuenca del Salado. IV Congreso Nacional y I del Mercosur de la Asociación para el Manejo de Pastizales Naturales.
- Pierik R, van Aken JM, Voeselek LACJ. 2009. Is elongation-induced leaf emergence beneficial for submerged *Rumex* species? *Annals of Botany* **103**: 353–357.
- Pfister-Sieber M and Braendle. 1994. Aspects of plant behaviour under anoxia and post-anoxia. In Oxygen and environmental stress in plants. Edited by R.M.M. Crawford, G.A.F. Hendry, and B.A. Goodman. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*. **102B**: 313–324.
- Ponnamperna FN. 1984. Effects of flooding on soils. In *Flooding and Plant Growth*. T.T. Kozlowski (ed). pp 9–45. *Academic Press*. Orlando, Florida.
- Poorter H, Nagel O. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* **27**, 595–607. doi:10.1071/PP99173_CO.
- Poorter H, Niklas KJ, Reich PB, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. 2012. Biomass allocation to leaves stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist* **193**, 30–50. doi:10.1111/j.1469-8137.2011.03952.
- Qadir M, Oster JD, Schubert S, Noble AD y Sahrawat KL. 2007. Phytoremediation of sodic and saline sodic soils. *Advances in Agronomy* **96**: 197- 247.

- Ram PC, Singh BB, Singh AK, Ram P, Singh PN, Singh HP, Boamfa I, Harren F, Santosa E, Jackson MB, Setter TL, Reuss J, Wade LJ, Pal Singh V, Singh RK. 2002. Submergence tolerance in rainfed lowland rice: Physiological basis and prospects for cultivar improvement through marker–aided breeding. *Field Crops Research* **76**: 131 - 152.
- Rodrigues T, Rodrigues LR, Reis RA. 1993. Adaptação de plantas forrageiras às condições adversas. In: Simposio sobre ecossistema de pastagens. Anais Jaboticabal: p.17-61.
- Rosenzweig CE, Tubiello F, Goldberg R, Mills E and Bloomfield J. 2002. Increased crop damage in the U.S. from excess precipitation under climate change. *Global Environment Change* A, 12, 197-202, doi:10.1016/S0959-3780(02)00008-0.
- Sachs JA. 1882. A text book of botany. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Sachs MM. 1996. A flooding-induced xyloglucan endo-transglycosylase homolog in maize is responsive to ethylene and associated with aerenquima. *Plant Physiology* **112**:385-391.
- Santosa E, Jackson MB, Setter TL, Reuss J, Wade LJ, Pal Singh V, Singh RK. 2002. Submergence tolerance in rainfed lowland rice: Physiological basis and prospects for cultivar improvement through marker–aided breeding. *Field Crops Research* **76**: 131– 152.
- Sala OE, Oesterheld M, León RJC, Soriano A. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* **67**: 27–32.

- Schnyder H, de Visser R. 1999. Fluxes of reserve-derived and currently assimilated carbon and nitrogen in perennial ryegrass recovering from defoliation. The regrowing tiller and its component functionally distinct zones. *Plant Physiology* **119**: 1423–1435.
- Seago JL Jr, Marsh LC, Stevens KJ, Soukup A, Votrubová O, Enstone DE. 2005. A reexamination of the root cortex in wetland flowering plants with respect to aerenchyma. *Annals of Botany* **96**: 565–579.
- Setter TL, Laureles EV. 1996. The beneficial effect of reduced elongation growth on submergence tolerance of rice. *Journal of Experimental Botany* **47**: 1551–1559.
- Shimamura S, Yoshida S, Mochizuki T. 2007. Cortical aerenchyma formation in hypocotyl and adventitious roots of *Luffa cylindrica* subjected to soil flooding. *Annals of Botany* **100**: 1431–1439.
- Shiono K, Ogawa S, Yamazaki S, Isoda H, Fujimura T, Nakazono M, Colmer TD. 2011. Contrasting dynamics of radial O₂ loss barrier induction and aerenchyma formation in rice roots of two lengths. *Annals of Botany* **107**: 89–99.
- Siebel HN. 1998. Floodplain forest restoration. Tree seedling establishment and tall herb interference in relation to flooding and shading. PhD Thesis, University of Nijmegen, The Netherlands.
- Smirnoff N & Crawford RMM. 1983. Variation in the structure and response to flooding of root aerenchyma in some wetland plants. *Annals of Botany* **51**, 237–249.
- Soriano A. 1991. Río de la Plata Grasslands. In: Coupland RT, ed. *Ecosystems of the world 8A. Natural grasslands. Introduction and Western Hemisphere*. Amsterdam: Elsevier, 367–407.

- Striker GG, Insausti P, Grimoldi AA, Ploschuk EL, Vasellati V. 2005. Physiological and anatomical basis of differential tolerance to soil flooding of *Lotus corniculatus* L. and *Lotus glaber* L. *Plant and Soil* **276**: 301–311.
- Striker GG, Insausti P, Grimoldi AA, Vega AS. 2007. Trade-off between root porosity and mechanical strength in species with different types of aerenchyma. *Plant, Cell and Environment* **30**: 580–589.
- Striker GG, Insausti P, Grimoldi AA. 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 GG, Mollard FPO, Grimoldi AA, León RJC, Insausti P. 2010. Trampling enhances the dominance of graminoids over forbs in flooded grassland mesocosms. *Applied Vegetation Science* **14**: 95–106.
- Striker GG, Manzur ME & Grimoldi AA. 2011a. Increasing defoliation frequency constrains regrowth of *Lotus tenuis* under flooding. The role of crown reserves. *Plant & Soil* **343**, 261–272.
- Striker GG, Izaguirre RF, Manzur ME & Grimoldi AA. 2011b. Different strategies of *Lotus japonicus*, *L. corniculatus* and *L. tenuis* to deal with complete submergence at seedling stage. *Plant Biology* (doi:10.1111/j.1438–8677.2011.00493.x).
- Striker GG. 2012. Time is on our side: the importance of considering a recovery period when assessing flooding tolerance in plants. *Ecological Research*. **27**: 983–987.
- Summers JE, Jackson MB. 1994. Anaerobic conditions strongly promote extension by stems of overwintering tubers of *Potamogeton pectinatus* L. *Journal of Experimental Botany* **45**: 1309–1318.

- Taboada MA, Lavado RS. 1986. Características del régimen ácuico de un Natracuol de la Pampa Deprimida. *Ciencia del Suelo* **4**: 66–71.
- Teakle NL, Armstrong J, Barrett–Lennard EG & Colmer TD. 2011. Aerenchymatous phellem in hypocotyl and roots enables O₂ transport in *Melilotus siculus*. *New Phytologist* **190**, 340–350.
- Tischler CR and Ocumpaugh WR. 2004. Kleingrass, Blue Panic, and Vine Mesquite. Warm-Season (C₄) Grasses. *American Society of Agronomy*. Number **45** in the series Agronomy. Madison. Wisconsin, USA Publishers.
- Tisdall JM. 1991. Fungal Hyphae and structural stability of soil. *Australian Journal Soil Research*. **29**: 729-743.
- Van der Sman AJM, Voeselek LACJ, Blom CWPM, Harren FJM, Reuss J. 1991. The role of ethylene in shoots elongation with respect to survival and seed output of flooded *Rumex maritimus* L. plants. *Functional Ecology* **5**: 304–313.
- Van Eck WHJM, Van De Steeg HM, Blom CWPM, De Kroon H. 2004. Is tolerance to summer flooding correlated with distribution patterns in Submergence tolerance of tropical grasses seedlings river floodplains? A comparative study of 20 terrestrial grassland species. *Oikos* **107**, 393–405. doi:10.1111/j.0030-1299.2004.13083.
- Van Eck WHJM, Lenssen JPM, Rengelink RHJ, Blom CWPM, H. de Kroon. 2005. Water temperature instead of acclimation stage and oxygen concentration determines responses to winter flood. *Aquatic Botany*. **81** 253-264.
- Van Eck WHJM, Lenssen JPM, Van de Steeg HM, Blom CWPM, De Kroon H. 2006. Seasonal dependent effects of flooding on plant species survival and zonation: A comparative study of 10 terrestrial grassland species. *Hydrobiologia* **565**: 59–69.

- Vervuren PJA, Beurskens SMJH and Blom CWPM. 1999. Light acclimation CO₂ response and long-term capacity of underwater photosynthesis in three terrestrial plant species. *Plant Cell and Environment* **22**, 959–968.
- Vignolio OR, Maceira NO and Fernandez ON. 1994. Efectos del anegamiento en invierno y verano sobre el crecimiento y la supervivencia de *Lotus tenuis* y *Lotus corniculatus*. *Ecología Austral* **4**, 19-28.
- Vignolio OR, Fernández ON, Maceira NO. 1999 Flooding tolerance in five populations of *Lotus glaber* Mill. (Syn. *Lotus tenuis* Waldst. et. Kit.). *Australian Journal of Agricultural Research* **50**: 555-559.
- Visser EJW, Cohen JD, Barendse GWM, Blom CWPM, Voeselek LACJ. 1996. An ethylene-mediated increase in sensitivity to auxin induces adventitious root formation in flooded *Rumex palustris* Sm. *Plant Physiology* **112**: 1687–1692.
- Visser EJW, Colmer TD, Blom CWPM, Voeselek LACJ. 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.
- Visser EJW, Voeselek LACJ. 2004. Acclimation to soil flooding –sensing and signal transduction. *Plant and Soil* **254**: 197–214.
- Voeselek LACJ, Harren FJ, Bögemann GM, Blom CWPM, 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 LACJ, Rijnders J, Peeters AJM, Vande Steeg HMV, De Kroon H. 2004. Plant hormones regulate fast shoot elongation under water: from genes to communities. *Ecology* **85**: 16–27.
- Voesenek LACJ, Colmer TD, Pierik R, Millenaar FF, Peeters AJM. 2006. How plants cope with complete submergence. *New Phytologist* **170**: 213–226.
- Xu K, Xu X, Fukao T, Canlas P, Marghirang–Rodriguez R, Heuer S, Ismail AM, Bailey–Serres J, Ronald PC, Mackill DJ. 2006. *Sub1A* is an ethylene–response–factor Like gene that confers submergence tolerance to rice. *Nature* **442**: 705–708.

ANEXO



Foto 1 (experimento 1): siembra para la obtención de plántulas.



Foto 2: Aplicación de los tratamientos. En la foto de la derecha se puede observar los tratamientos control, sumersión parcial y sumersión completa para *Chloris gayana* (abajo) y *Panicum coloratum* (arriba).

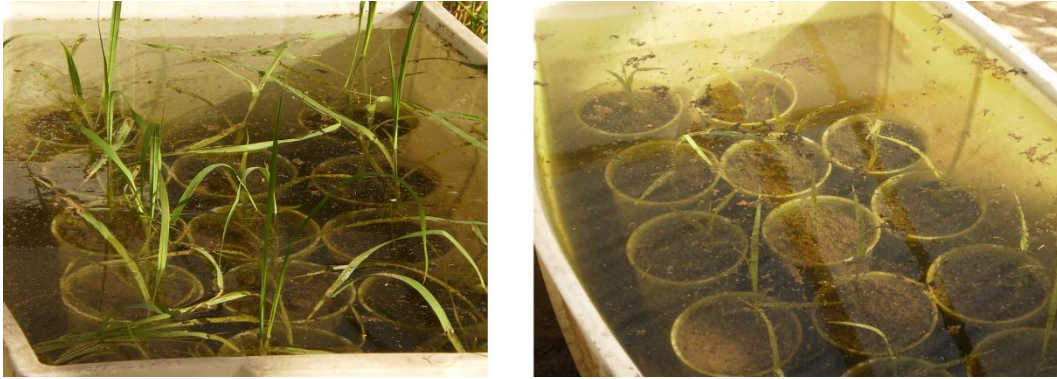


Foto 3: aspectos de las plántulas de *Chloris gayana* (izquierda) y *Panicum coloratum* (derecha) durante la sumersión completa.



Foto 4 (Experimento 1): plántulas de *Chloris gayana* en el día 13 de sumersión completa.

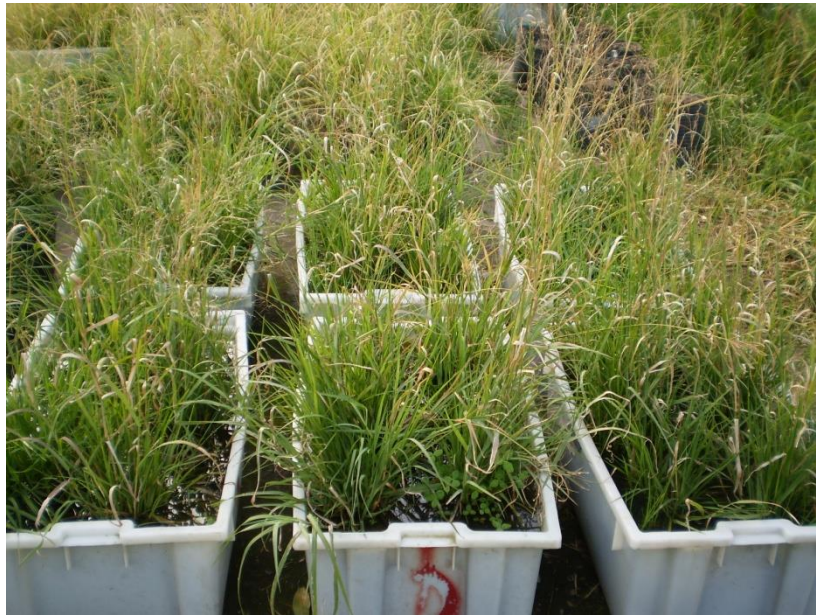


Foto 5 (Experimento 2): Inundación invernal de plantas de *Panicum coloratum*.



Foto 6 (Experimento 2): aspecto del follaje de *Panicum coloratum* (parte inferior más verde) y *Chloris gayana* (parte superior) durante la inundación invernal de plantas.



Foto 7 (Experimento 2): inundación primaveral de plantas.