

Universidad Nacional de Lomas De Zamora

Facultad de Ciencias Agrarias



Trabajo Final de Grado

“Respuestas morfofisiológicas de *Chloris gayana* Kunth, *Panicum coloratum* L. y *Panicum virgatum* L. a la alcalinidad, sodicidad, presencia de broza y anegamiento durante la etapa vegetativa”

Autor: Dario Makar

Directora: Pesqueira, Julieta

Co-directora: García, María Dina

2019

Agradecimientos

A las Doctoras Julieta Pesqueira y María Dina García por la dirección y disposición para llevar a cabo el proyecto.

A mi familia por su apoyo a lo largo de toda la carrera.

Al Instituto Fitotécnico de Santa Catalina por permitirme trabajar en sus instalaciones.

Al Ingeniero Agrónomo (M.Sc.) José Otondo por su asesoramiento y colaboración durante todo el desarrollo del trabajo.

A la Ingeniera Agrónoma Estela Postulka y al doctor Alberto De Magistris por colaborar en la determinación de especies durante la etapa de emergencia.

Al Doctor Marcelo Lovisolo y al Ingeniero Agrónomo Andrés Molla Kralj, por sus aportes en la determinación y evaluación histológica de las raíces.

A todos los integrantes de la Catedra de Fisiología Vegetal de la UNLZ por su ayuda durante la realización de los ensayos.

Carátula.....	I
Índice general.....	III
Índice de figuras.....	IV
Índice de tablas.....	V
1. Resumen.....	1
2. Introducción.....	3
3. Objetivos.....	18
4. Hipótesis.....	18
5. Materiales y Métodos.....	19
5. 1. Material Vegetal.....	19
5.2. Suelo y sitio experimental.....	19
5.3. Efectos del tipo de suelo y la presencia de rastrojo sobre la emergencia de las plántulas.....	20
5.4. Efectos del tipo de suelo sobre el crecimiento de las plantas	22
5.5. Efectos del anegamiento y el tipo de suelo sobre el crecimiento de las plantas	23
5.5.1 Cosecha.....	24
5.5.2. Contenido relativo de agua.....	24
5.5.3 Contenido de malondialdehído.....	25
5.5.4 Porcentaje de pérdida de electrolitos.....	25

5.5.5 Evaluación histológica de raíces.....	26
6. Resultados.....	28
6.1. Efectos del tipo de suelo y la presencia de broza sobre la emergencia de las plántulas.....	28
6.2. Efectos del tipo de suelo sobre el crecimiento vegetativo temprano de las plantas.....	31
6.3. Efectos del anegamiento y el tipo de suelo sobre el crecimiento de las plantas.....	34
6.3.1 Evaluación histológica de raíces.....	39
7. Discusión.....	41
8. Conclusiones.....	46
9. Bibliografía.....	48

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Porcentaje de afectación de inundaciones de suelos por partido.....	5
Figura 2. Distribución esquemática que caracteriza los ambientes de la Cuenca del Salado.....	6
Figura 3. Evolución del porcentaje diario de germinación acumulado de <i>C. gayana</i> cv. Finecut, <i>P. coloratum</i> cv. Klein verde y <i>P. virgatum</i> cv. Shawnee.....	29
Figura 4. Porcentaje de emergencia de plántulas de <i>C. gayana</i> cv. Finecut, <i>P. coloratum</i> cv. Klein verde y <i>P. virgatum</i> cv. Shawnee bajo dos condiciones de cubierta (con broza vs. suelo desnudo).....	30
Figura 5. Velocidad de emergencia (VE) (%d ⁻¹) de <i>C. gayana</i> cv. Finecut, <i>P. coloratum</i> cv. Klein verde y <i>P. virgatum</i> cv. Shawnee bajo dos condiciones de cubierta (con broza vs. suelo desnudo).....	31

Figura 6. Peso seco aéreo de plantas de 44 días de edad de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein verde y *P. virgatum* cv. Shawnee cultivadas en dos tipos de suelo (NNS vs. AS).....33

Figura 7. Cortes transversales de raíces de plantas de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein Verde y *P. virgatum* cv. Shawnee cultivadas durante 26 días en suelo a capacidad de campo y suelo inundado. Coloración combinada doble sucesiva de safranina-Verde rápido. a: parénquima medular. b: xilema. c: floema. d: periciclo. e: endodermis. f: aerénquima. g: rizodermis. h: exodermis. i: raíz lateral. j: parénquima cortical41

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Regiones climáticas de Argentina según las precipitaciones. Isohietas en mm de precipitación anual, superficies en millones de hectáreas, porcentajes del territorio y denominación (Adaptación de Sánchez *et al.*, 2015).....3

Tabla 2. Clasificación de suelos según porcentaje de sodio de intercambio (PSI %) y conductividad eléctrica del extracto saturado CE_s (dSm^{-1}). Fuente Wicke *et al.*, 2011.....8

Tabla 3. Características de los suelos donde se cultivaron las plantas. C_s : conductividad del extracto del suelo saturado. PSI: Porcentaje de sodio de intercambio. MO: materia orgánica.....20

Tabla 4. proceso de deshidratación de las muestras de raíces.....26

Tabla 5. Proceso de aclarado de muestras de raíces.....26

Tabla 6. Proceso de inclusión de muestras de raíces.....27

Tabla 7. Porcentaje de germinación de semillas de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein verde y *P. virgatum* cv. Shawnee en invernadero y en cámara28

Tabla 8. Velocidad de germinación ($\%d^{-1}$) de las semillas de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein verde y *P. virgatum* cv. Shawnee.28

Tabla 9. Análisis de la varianza y efectos del tipo suelo (NNS vs. AS) y la condición de cubierta sobre el porcentaje de emergencia de plántulas de <i>C. gayana</i> cv. Finecut, <i>P. coloratum</i> cv. Klein verde y <i>P. virgatum</i> cv. Shawnee.	29
Tabla 10. Análisis de la varianza del índice de velocidad de emergencia de plántulas de <i>C. gayana</i> cv. Finecut, <i>P. coloratum</i> cv. Klein verde y <i>P. virgatum</i> cv. Shawnee cultivadas en dos tipos de suelo (NNS vs. AS) bajo dos condiciones de cubierta (con rastrojo y suelo desnudo). Índice de velocidad de emergencia (IVE) de plantas de <i>C. gayana</i>	31
Tabla 11. Altura de planta y número de macollos de plantas de 44 días de edad de <i>C. gayana</i> , <i>P. coloratum</i> y <i>P. virgatum</i> cultivadas en dos tipos de suelo (NNS vs. AS).....	32
Tabla 12. Área foliar y el peso seco aéreo de plantas de 44 días de edad de <i>C. gayana</i> cv. Finecut, <i>P. coloratum</i> cv. Klein verde y <i>P. virgatum</i> cv. Shawnee cultivadas en dos tipos de suelo (NNS vs. AS).	33
Tabla 13. Altura máxima de plantas de <i>C. gayana</i> cv. Finecut, <i>P. coloratum</i> cv. Klein verde y <i>P. virgatum</i> cv. Shawnee cultivadas en dos tipos de suelo (NNS vs. AS) y dos condiciones hídricas (CC vs. I) durante 26 días.	34
Tabla 14. Número de macollos por planta de plantas de <i>C. gayana</i> cv. Finecut, <i>P. coloratum</i> cv. Klein verde y <i>P. virgatum</i> cv. Shawnee cultivadas en dos tipos de suelo (NNS vs. AS) y dos condiciones hídricas (CC vs. I) durante 26 días	35
Tabla 15. Área foliar de plantas de <i>C. gayana</i> , <i>P. coloratum</i> y <i>P. virgatum</i> cultivadas en dos tipos de suelo (NNS vs, AS) y dos condiciones hídricas (CC vs. I) durante 26 días.....	36
Tabla 16. Peso seco aéreo de plantas de <i>C. gayana</i> cv. Finecut, <i>P. coloratum</i> cv. Klein verde y <i>P. virgatum</i> cv. Shawnee cultivadas en dos tipos de suelo (NNS vs. AS) y dos condiciones hídricas (CC vs. I) durante 26 días.	37
Tabla 17. Peso seco de raíces de plantas de <i>C. gayana</i> cv. Finecut, <i>P. coloratum</i> cv. Klein verde y <i>P. virgatum</i> cv. Shawnee cultivadas en dos tipos de suelo (NNS	

vs. AS) y dos condiciones hídricas (CC vs. I) durante 26 días.....37

Tabla 18. Contenido relativo de agua (CRA), Contenido de malondialdehído (MDA) y porcentaje de pérdida de electrolitos foliares (PPE_f) en hojas de plantas de *C. gayana* cv. Finecut y *P. coloratum* cv. Klein verde cultivadas en dos tipos de suelo (NNS vs AS) y dos condiciones hídricas (CC vs. I) durante 26 días.
.....38

1. RESUMEN

Los objetivos de este trabajo fueron evaluar en plantas de *C. gayana* cv. Finecut (*Cg*), *P. coloratum* cv. Klein verde (*Pc*) y *P. virgatum* cv. Shawnee (*Pv*) los efectos de dos tipos de suelo, alcalino-sódico y neutro-no sódico, bajo condiciones semi-controladas de invernadero, sobre: i) el porcentaje y la velocidad de emergencia en presencia o ausencia de broza; ii) el crecimiento y desarrollo durante la etapa vegetativa temprana y iii) las respuestas morfológicas y fisiológicas luego de 26 días de anegamiento.

Para cumplir el primer objetivo, semillas de *Cg*, *Pc* y *Pv* se sembraron en macetas en invernadero. El experimento consistió en un diseño completamente aleatorizado (DCA) con estructura factorial de tres genotipos por dos tipos de suelo, uno alcalino sódico (AS) y otro neutro no sódico (NNS), por dos condiciones de cobertura (con broza y suelo desnudo). Durante 21 días se contaron diariamente las plántulas emergidas y, en función del poder germinativo de cada material en cajas de Petri, se calculó luego el porcentaje y la velocidad de emergencia. Para cumplir el segundo objetivo se realizó un diseño completamente aleatorizado con estructura factorial de tres genotipos (*Cg*, *Pc* y *Pv*), por dos tipos de suelo (AS y NNS) en invernadero. Luego de 23 días se determinó el área foliar, la altura máxima, la cantidad de macollos, la cantidad de hojas por macollo y el peso seco aéreo. Con el fin de cumplir el tercer objetivo, se realizó un diseño completamente aleatorizado, con estructura factorial de tres genotipos (*Cg*, *Pc* y *Pv*) por dos tipos de suelo (AS y NNS) por dos condiciones hídricas (anegamiento (I) y capacidad de campo (CC)). A los 26 días de iniciado el ensayo se determinaron los parámetros siguientes por planta: área foliar, altura máxima, cantidad de macollos, cantidad de hojas por macollo, peso seco aéreo, peso seco de raíces, contenido relativo de agua (CRA), contenido de malondialdehído (MDA) y porcentaje de pérdida de electrolitos (PPE). Además, se realizaron cortes histológicos de las raíces de las tres especies con el fin de observar diferencias en los tejidos entre las dos condiciones hídricas.

La broza indujo 26 % de disminución del porcentaje de emergencia respecto al suelo desnudo en las especies evaluadas. La velocidad de emergencia fue

mayor en presencia de broza, y *Cg* presentó los valores más elevados independientemente de la condición. Los pesos secos aéreos de *Cg* y *Pc* fueron más del doble en suelo AS que en suelo NNS. *Pv*, en cambio, presentó valores más bajos en todas las variables relacionadas con la generación de biomasa aérea (altura, número de macollos, área foliar y peso seco aéreo) en el suelo AS que en el suelo NNS. El cultivo de las plantas en suelos AS y NNS, inundados o en capacidad de campo, mostró que: i) La altura (en cm) de *Cg* se redujo en AS-I ($38,67 \pm 3,76$) respecto a AS-CC ($55 \pm 1,15$), y el peso seco aéreo fue más alto en AS ($9,03 \pm 1,10$) respecto a NNS ($5,66 \pm 0,61$); ii) Las plantas de *Pc* cultivadas en I presentaron menor área foliar (cm^2) y peso seco aéreo (g) ($98,57 \pm 18,95$ y $2,04 \pm 0,38$, respectivamente) que las cultivadas a CC ($270,25 \pm 26,27$ y $3,67 \pm 0,19$, respectivamente), iii) Las plantas de *Pv* mostraron disminución de la altura, la cantidad de macollos, el peso seco de las raíces, el área foliar y el peso seco aéreo en el suelo AS respecto al NNS. Solamente las plantas cultivadas en suelo NNS mostraron diferencias entre I y CC en el área foliar (cm^2) ($94,32 \pm 4,95$ y $133,95 \pm 13,58$, respectivamente) y en el peso seco (g) ($1,85 \pm 0,09$ y $2,4 \pm 0,19$ respectivamente); iv) Las raíces de *Cg* y *Pc* de las plantas cultivadas en CC presentaban aerénquima, el cual aumentó levemente en las raíces de plantas cultivadas en los suelos inundados. Además, en las raíces de *Pc* se observó desarrollo de una exodermis engrosada bajo condiciones de inundación. En el caso de *Pv* sólo algunas raíces de plantas que se mantuvieron a capacidad de campo poseían tejido aerenquimático, mientras que bajo inundación se observó la presencia de tejido aerenquimático en todas las raíces evaluadas y también se detectó engrosamiento de la exodermis.

Conclusiones: i) la presencia de broza disminuye el porcentaje de emergencia y aumenta la velocidad de emergencia de *Cg*, *Pc* y *Pv*. *Cg* muestra la mayor velocidad de emergencia. ii) *Cg* y *Pc* no disminuyen su crecimiento vegetativo temprano en el suelo alcalino-sódico, mientras que *Pv* disminuye su peso seco casi diez veces principalmente por las condiciones del suelo AS. iii) *Cg* no disminuye su crecimiento y desarrollo por la condición de inundación impuesta, mientras que *Pc* disminuye 44% su peso seco aéreo por la inundación. *Pv* disminuye severamente su biomasa aérea en el suelo alcalino-sódico, por lo que las diferencias respecto a la condición hídrica se dan sólo en el suelo neutro-no

sódico. *Cg* y *Pc* poseen aerénquima de forma constitutiva mientras que *Pv* induce el desarrollo de este tejido bajo condiciones de anegamiento.

Palabras clave: Forrajeras subtropicales, crecimiento vegetativo, alcalinidad, sodicidad, anegamiento, broza.

2. INTRODUCCIÓN

Situación mundial, en Argentina y en la Pampa Deprimida

La FAO/Unesco estima que la superficie global afectada por salinidad y alcalinidad supera los 900 millones de hectáreas (Wicke *et al.*, 2011). Argentina es el tercer país en el mundo en superficie de suelos salinizados, luego de Rusia y Australia (Puchulú, 2008). Específicamente en la provincia de Buenos Aires, el 24 % de la superficie (7 millones de has) está ocupado por suelos con problemas de hidro-halomorfismo (Miaczynski, 1995).

Las isohietas de 500 y 800 mm dividen a la Argentina en tres grandes regiones climáticas de acuerdo con el volumen de precipitaciones anuales: údica, por encima de los 800 mm; ústica, entre 500 y 800 mm y arídica, por debajo de los 500 mm (Tabla 1). Los suelos hidromórficos se encuentran exclusivamente en la región con régimen údico de precipitaciones. En cambio, los suelos halomórficos se extienden por todo el territorio nacional, abarcando también las regiones con régimen ústico y arídico (Sánchez *et al.*, 2015).

Isohietas (mm)	Superficie del Territorio Argentino (millones de hectáreas)	Proporción del territorio (%)	Denominación climática
>800	66,3	24	Údico
500-800	40	15	Ústico
<500	171	61	Arídico

Tabla 1: Regiones climáticas de Argentina según las precipitaciones. Isohietas en mm de precipitación anual, superficies en millones de hectáreas, proporción del territorio en porcentajes y denominación climática (Adaptación de Sánchez *et al.*, 2015).

En el mundo entero es poco común encontrar una superficie tan extensa de suelos halomórficos en regiones con un régimen de lluvias údico, tal como ocurre en la provincia de Buenos Aires (Miaczynski, 1995). En la Pampa Deprimida, subregión que incluye tanto a la Cuenca del Salado como a la Cuenca de Laprida, se concentra la mayor cantidad de suelos con alguna de estas restricciones; más del 60 % de los suelos están afectados por exceso de agua, junto con exceso de sales y de sodio intercambiable (INTA-CIRN, 1990; Vázquez *et al.*, 2009; Taboada *et al.*, 2017). En la Figura 1 se grafica la afectación de hectáreas por inundación en los partidos de la Cuenca del Salado. La Pampa Deprimida constituye un ambiente de depresión extendida, cuyo relieve casi plano genera condiciones de hidromorfia generalizada en distinto grado y posición, acompañada por procesos de sodificación. El escurrimiento es mínimo con pendiente menor a 0,5 % y con sistemas fluviales poco desarrollados. Las precipitaciones se distribuyen sobre el terreno formando en algunos casos lagunas, cañadones y bañados que actúan como elementos de drenaje endorreico; a veces el drenaje es arreico y el agua se infiltra o permanece en superficie hasta que se evapora en el verano (Damario y Pascale, 1988; Imbellone, 2010). La topografía plana y la carencia de un sistema de drenaje desarrollado, junto con la baja conductividad hidráulica de los suelos, generan la ocurrencia de inundaciones hacia fines de invierno y primavera, mientras que las sequías son frecuentes en verano (Miaczynski, 1995).

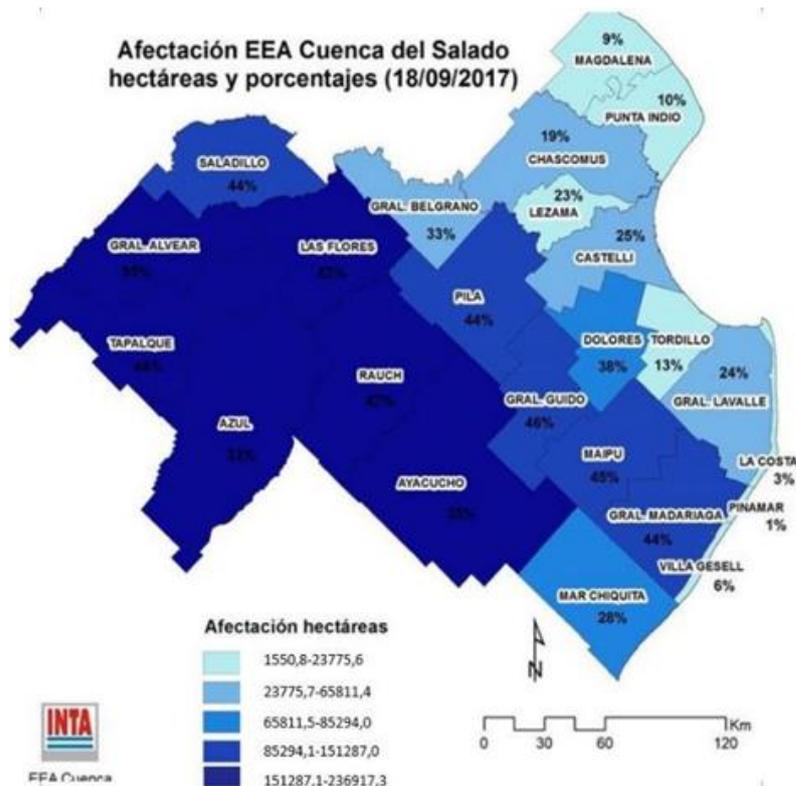


Figura 1: Porcentaje de afectación de hectáreas por inundaciones por partido. Agosto de 2017. Fuente: INTA, estación experimental Cuenca del Salado.

Dentro de la toposecuencia de la Pampa Deprimida se distinguen sectores con marcadas diferencias edáficas y productivas; en la Figura 2 se ejemplifica un esquema de la toposecuencia típica en la Cuenca del Salado. Por un lado, posiciones altas del paisaje, donde cobran mayor importancia las especies con metabolismo fotosintético C3 de producción otoño-inverno-primaveral, y se distinguen dos comunidades: la pradera de mesófitas en suelos bien drenados con una producción anual estimada de 5000-7000 kg de materia seca (MS) ha⁻¹ año⁻¹; y la pradera húmeda de mesófitas, en la denominada media loma, donde se distinguen suelos con halomorfismo en profundidad y una producción estimada de 4500-5000 kg de MS ha⁻¹ año⁻¹. Por otro lado, el bajo, donde predominan las especies con metabolismo fotosintético C4, de crecimiento primavero-estivo-otoñal, que presenta serios problemas de drenaje y puede ser subdividido en bajo dulce o alcalino-sódico. En el primero se forman suelos sin marcada alcalinidad, con producción promedio de 5000-6000 kg de MS ha⁻¹ año⁻¹. En el segundo se forman suelos salino-sódicos y una producción anual inferior a los 2000-2500 kg de MS ha⁻¹ año⁻¹ (Hidalgo y Cauhepé, 1991; Batista *et al.*, 2005; Otondo, 2011).

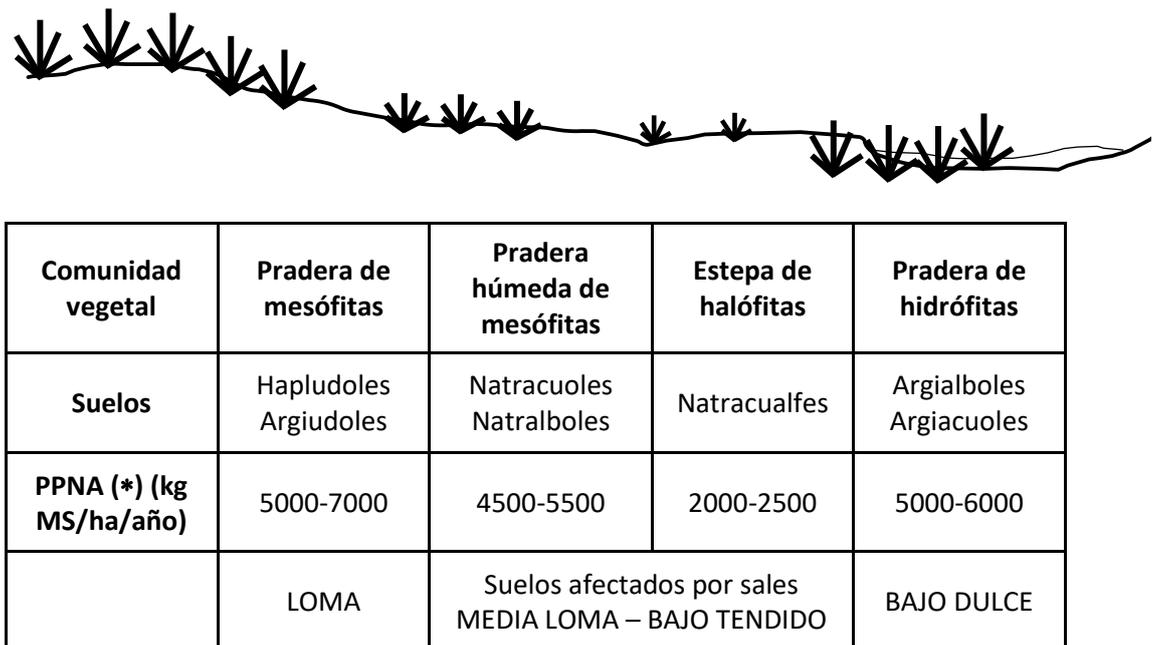


Figura 2: Distribución esquemática que caracteriza los ambientes de la Cuenca del Salado, teniendo en cuenta la ubicación topográfica, los grandes grupos de suelos dominantes y las principales comunidades vegetales con la productividad primaria neta (PPNA). MS= materia seca. Redibujado de Otondo *et al* 2017.

La principal actividad de la región es la ganadería. Sin embargo, a partir de la década del 90 comenzó un proceso de transformación, el área cultivada se incrementó alrededor de un 69 % en sectores de la Pampa Deprimida, que históricamente fueron afectados por anegamientos e inundaciones (Cañibano *et al.*, 2003; Paruelo *et al.*, 2005). Todo esto fue facilitado por las nuevas tecnologías de cultivo y el cambio de los precios relativos de los *commodities* agropecuarios (Paruelo *et al.*, 2005; Viglizzo *et al.*, 2011). Esta situación provocó el desplazamiento de los planteos ganaderos a suelos marginales o poco aptos para la agricultura, con problemas de hidrohalomorfismo (clase VI de aptitud de uso), y la intensificación de la producción sobre los mismos (Vázquez *et al.*, 2009; Taboada, 2017).

Características de suelos sódicos, alcalinos y anegados

La sodificación o alcalinización ocurre cuando en la solución del suelo existe una elevada concentración de sales sódicas de tipo carbonato y bicarbonato de sodio (Etchevehere, 1976). El porcentaje de sodio intercambiable (PSI) se define como la cantidad de sodio adsorbido por las partículas del suelo, expresado en porcentaje de

la capacidad de intercambio catiónico (CIC). Las arcillas saturadas de cationes Na^+ , en presencia de agua de lluvia y CO_2 disuelto, se hidrolizan liberando iones Na^+ y OH^- a la solución edáfica, lo cual incrementa el pH a valores superiores a ocho. El $\text{PSI} = \text{Na}^+$ intercambiable (meq/ 100 g de suelo) / CIC (meq/ 100 g de suelo), es un parámetro comúnmente usado para estimar la concentración de Na^+ de un suelo. El hecho de que un suelo sea sódico ($\text{PSI} \geq 15$) no implica necesariamente que sea alcalino ni salino. El criterio generalmente aceptado para definir a un suelo alcalino es que posea un pH mayor a 8,5. Por otro lado, el pH no es un criterio diagnóstico de sodicidad porque existen suelos sódicos con pH menor a 8,5 (Guerrero-Alves *et al.*, 2009). Una elevada concentración de sales solubles clasifica a los suelos como salinos. La salinidad de la solución del suelo se cuantifica en términos de conductividad eléctrica o de potencial osmótico. Cuanto más alta es la concentración salina, mayor es la conductividad eléctrica y menor el potencial osmótico. El límite inferior de salinidad en los suelos se establece convencionalmente en una conductividad eléctrica del extracto de saturación (CE_s) de 4 dS m^{-1} (a $25 \text{ }^\circ\text{C}$) (Tabla 2).

Tipo de suelo salino	Indicador	Nivel de severidad			
		Leve	Moderado	Alto	Extremo
Sódico	PSI (%)	15 - 20	20 - 30	30 - 40	> 40
	CE _s (dS m ⁻¹)	< 4	< 4	< 4	< 4
Salino	PSI (%)	< 15	< 15	< 15	< 15
	CE _s (dS m ⁻¹)	2 - 4	4 - 8	8 - 16	> 16
Salino-sódico	PSI (%)	15-20	15-20	15-20	20-30/ >25
			30-40	20-30	30-40/ >16
30-40			40-50	40-50/ >8	
				>50/ >4	
Salino-sódico	CE _s (dS m ⁻¹)	4-8	4-16	>25	>25
			4-8	16-25	>16
			8-16	4-8	>8
					>4

Tabla 2: Clasificación de suelos según el porcentaje de sodio de intercambio (PSI %) y la conductividad eléctrica del extracto saturado CE_s (dSm⁻¹). Fuente Wicke *et al.*, 2011.

La influencia del sodio sobre las propiedades físicas del suelo está determinada principalmente por los fenómenos de hinchamiento y depresión de las arcillas. Cuando el suelo se enriquece en sodio, y posee una alta relación respecto a los contenidos de calcio y magnesio (Sánchez *et al.*, 2015), las fuerzas que mantienen unidas a las partículas de arcilla se interrumpen y éstas tienden a separarse y dispersarse. Como consecuencia, éstas migran en el perfil y obstruyen los poros, disminuyen la infiltración y el movimiento del agua, reducen la permeabilidad y la tasa de infiltración, hasta alcanzar la saturación de la conductividad hidráulica. La capacidad de almacenamiento de los suelos sódicos se reduce, debido a la

restringida entrada de agua, lo cual los hace propensos a sequías inducidas. Además, otra consecuencia de la oclusión de poros es el anegamiento temporario después de las lluvias, producido por las bajas tasas de infiltración en el perfil. Ocurre en una zona superficial del suelo, de poca profundidad, saturada y con problemas de aireación (Lavado *et al.*, 2017). Las inundaciones, de corta duración (una a dos semanas), son muy frecuentes y de ocurrencia probable a fines de la primavera; mientras que durante el invierno y principios de la primavera en la Pampa Deprimida pueden ocurrir inundaciones prolongadas de uno a dos meses de duración (Paruelo *et al.*, 1990).

Cuando un suelo posee todos sus macroporos llenos de agua, se dice que se encuentra anegado, mientras que cuando a lo anterior se suma una película de agua por sobre la superficie, el suelo se encuentra inundado. Tanto el anegamiento como la inundación generan un intercambio gaseoso inadecuado entre el suelo y la atmósfera (Unger *et al.*, 2009). El oxígeno difunde aproximadamente 10.000 veces más lento en el agua que en el aire, y el flujo de oxígeno en un suelo inundado es aproximadamente 320.000 veces más lento aún (Watanabe *et al.*, 2013). En estas condiciones hay una deficiencia de oxígeno (hipoxia) (Jimenez, Moreno, & Magnitskiy, 2012), lo que lleva a la disminución del potencial redox del suelo (Ryser, 2011), entre otras consecuencias.

Efectos de la presencia de broza durante la emergencia de plántulas

El logro de buenas pasturas sobre suelos con problemas de hidro-halomorfismo suele ser errático debido a las restricciones que presentan estos suelos para la germinación, emergencia y establecimiento de las plántulas. Con lo cual, la decisión de reemplazar el pastizal natural por otras especies, en este caso de estudio por forrajeras subtropicales como *C. gayana*, *P. coloratum*, y *P. virgatum*, implica aún un desafío importante, ya que las causas de una implantación errática aún no están totalmente esclarecidas (Otondo *et al.*, 2017).

La forma de reproducción de *P. coloratum* es principalmente por semillas, las cuales pierden por completo la dormición luego de 6 meses de posmadurado (Petruzzi y Stritzler, 2003). *C. gayana* se propaga vegetativamente a través de estolones, y produce gran cantidad de semillas con aceptable poder germinativo, lo cual

favorecería la resiembra y rápida cobertura del suelo (Avila *et al.*, 2012). Sin embargo, en un estudio realizado sobre lotes monofíticos de *C. gayana* cv. Finecut y *P. coloratum* cv. Klein verde, ubicados en bajos hidro-halomórficos de la Cuenca del Salado, la evolución de la densidad de matas fue muy distinta entre especies. En *C. gayana* fue muy variable entre sitios y disminuyó con los años. *P. coloratum* fue menos variable entre sitios y en el tiempo, y además se observaron plántulas nuevas producto de la resiembra natural (Otondo *et al.*, 2013). En parcelas de nuestro grupo de trabajo, la aparición de plántulas nuevas de *P. coloratum* cv. Klein verde fue baja y en el caso de *C. gayana* cv. Finecut casi imperceptible, a pesar de la abundante producción de semillas viables (Pesqueira *et al.*, 2017; García *et al.*, 2018).

La presencia de broza en un pastizal es consecuencia del balance entre la acumulación de restos vegetales y su descomposición. La misma está determinada por factores como el tipo de vegetación, la calidad del material vegetal, las condiciones climáticas y el pastoreo (Sosa *et al.*, 2006). La broza puede afectar el ambiente físico y químico del suelo. Por un lado, la broza intercepta luz, lo cual disminuye la intensidad de luz que llega al suelo y reduce la amplitud térmica del mismo. Además, se reduce la evaporación de agua desde el suelo y disminuye la tasa de infiltración del agua. Por otro lado, la broza constituye una barrera física que puede impedir la llegada al suelo de algunas semillas durante la diseminación natural, así como dificultar la emergencia de las plántulas (Facelli *et al.*, 1991; Martin *et al.*, 2012). En condiciones de campo se observó un mayor porcentaje de emergencia de plántulas provenientes de la siembra de semillas de *Tragopogon dubius* en las parcelas en las cuales se había eliminado la broza en forma manual, con respecto a las parcelas cubiertas con restos vegetales (broza) (Gross *et al.*, 1982).

Por todo lo descrito anteriormente, evaluar la emergencia de estas especies, que presentan semillas tan pequeñas, en dos tipos de suelo y con presencia o no de broza cubriendo el suelo puede aportar información valiosa para entender los factores que afectan la persistencia de la pastura en la zona.

Efecto de la alcalinidad y sodicidad en las plantas

El estrés se define como un factor externo que ejerce una influencia negativa sobre el normal crecimiento y desarrollo de la planta. La tolerancia a cualquier tipo de estrés

es la capacidad para hacer frente a condiciones desfavorables. Si la tolerancia está determinada genéticamente por un proceso de selección hablamos de adaptación (Taiz y Zeiger, 2006). En cambio, se habla de aclimatación o plasticidad fenotípica cuando un organismo es capaz de producir fenotipos diferentes en respuesta a cambios en el ambiente (Gianoli & Cabrera, 2004).

En la actualidad se dispone de extensa información con relación a los efectos de la salinidad sobre las plantas, pero se sabe poco sobre los efectos de la alcalinidad. Sin embargo, en los últimos años se incrementaron los estudios sobre los efectos de la alcalinidad en la etapa de germinación y el crecimiento de las plantas. Estos estudios han mostrado que un pH elevado produce la precipitación de iones metálicos (Zn^{2+} y Fe^{2+}) de la solución edáfica, alteraciones en la absorción/remoción de iones inorgánicos tales como Na^+ , K^+ , Cl^- , Ca^{+2} , NO_3^- y $H_2PO_4^-$, perturbación del balance iónico y la homeostasis celular, la alteración del transporte de electrones, la fotosíntesis, el intercambio gaseoso y el contenido de pigmentos (Yang *et al.*, 2008; Rouphael *et al.* 2010; Islam *et al.*, 2011; Wang *et al.*, 2011). Bajo condiciones de alcalinidad, el contenido de aniones inorgánicos decrece, por lo que se torna importante el rol de los ácidos orgánicos (principalmente malato y citrato) en el mantenimiento del equilibrio iónico (Javid *et al.*, 2011; Wang *et al.*, 2011). Por otro lado, en suelos alcalinos, grandes cantidades de ácido abscísico (ABA) se pierden en la rizosfera. El ABA es un ácido débil que penetra fácilmente a través de la membrana en su forma protonada, pero no así en su forma aniónica. En condiciones de alcalinidad, el ABA predomina en su forma aniónica, por lo que tiende a acumularse en el compartimento más alcalino, en este caso, la solución del suelo y, en consecuencia, las plantas se vuelven deficientes en esta hormona y más susceptibles a las condiciones de estrés (Degenhardt *et al.*, 2000). Ante una misma concentración de Na^{+2} en la solución edáfica, se ha observado que la alcalinidad genera un aumento de la concentración del contenido de este ion en las hojas (Gago, 2017, entre otros). Por lo tanto, una concentración de Na^+ que no resulta perjudicial para una planta determinada en un suelo neutro puede resultar tóxica en un suelo alcalino.

Los efectos más significativos de la salinidad sobre las plantas son el estrés osmótico, el desequilibrio iónico, principalmente de los iones potasio y calcio y la toxicidad directa de los iones Na^+ y Cl^- sobre los procesos metabólicos (Munns, 2008).

El catión Na^+ puede ingresar a la planta por un sistema de rápida saturación que presenta alta afinidad para el K^+ y por un sistema de transporte de K^+ de baja afinidad, que no presenta saturación. Debido a la electronegatividad del citoplasma en relación con el potencial eléctrico de la pared celular, un aumento en la concentración extracelular de Na^+ establece un gradiente electroquímico a favor del ingreso pasivo del ion al citosol (Apse y Blumwald, 2007). En las plantas halófitas, gran parte del sodio que ingresa a las raíces de las plantas es excluido nuevamente a través de antiportadores Na^+/H^+ , este proceso es muy demandante de energía (Munns, 2008).

Una primera respuesta de la presencia de sodio en la rizósfera es el aumento de los niveles de calcio citoplasmático en las células de la raíz. El calcio libre en el citoplasma actúa como segundo mensajero y cumple un rol importante en la transducción de señales ambientales tales como anaerobiosis, estrés osmótico y nutricional, entre otras (Trewavas, 2000). La presencia de sodio afecta el crecimiento de las plantas, independientemente del efecto indirecto del sodio sobre la estructura del suelo. El ion Na^+ posee efectos tóxicos cuando se acumula en altas concentraciones a nivel celular. La síntesis proteica se ve afectada cuando la concentración de Na^+ citoplasmático se eleva por encima de 30 mM (Carden, 2003), esto conlleva a un daño en la estabilidad de las membranas, una reducción en la fotosíntesis (al afectarse el sistema de transporte de electrones) y a que se produzca estrés oxidativo con la consiguiente formación de especies reactivas de oxígeno (ROS) (Munns, 2008). Por otro lado, el Na^+ , que como se dijo anteriormente compite con el K^+ en la absorción a través de cotransportadores K^+ , puede bloquear los transportadores específicos de K^+ , resultando en niveles tóxicos de Na^+ e insuficientes de K^+ (Apse y Blumwald, 2007).

Un mecanismo de tolerancia a la salinidad por sodio es mantener baja la concentración en la parte aérea, ya que las células fotosintéticas son más sensibles a la presencia de Na^+ que las células de la raíz. Los principales mecanismos son, por un lado, la compartimentalización del Na^+ en la vacuola, que permite mantener baja la concentración en el citoplasma, esto resulta de la actividad de antiportadores Na^+ -

H⁺ que dependen del gradiente de pH generado a través del plasmalemma por las H⁺-ATPasas y H⁺-pirofosfatasa, y por otro lado, mantener un nivel de K⁺ citoplasmático que permita el equilibrio de los potenciales osmóticos del citoplasma y de la vacuola (este último disminuido por el incremento de la concentración de Na⁺ (Flowers, 2008) y la biosíntesis de solutos compatibles. Estos últimos son metabolitos de bajo peso molecular e hidrofílicos, tales como sacarosa, fructosa, prolina, betaína, entre otros, que se pueden acumular hasta niveles osmóticamente significativos, sin alterar el metabolismo. Por un lado, su acumulación disminuye el potencial osmótico celular, lo cual genera una disminución del potencial hídrico y ayuda a mantener el gradiente de potencial hídrico entre el suelo y la planta ante disminuciones del potencial hídrico de la solución del suelo. Por otro lado, estos solutos compatibles sintetizados por la planta cumplen funciones osmoprotectoras, por ejemplo, la estabilización de estructuras subcelulares como membranas y proteínas, eliminación de radicales libres, reservorios de carbono y nitrógeno, y regulación del potencial redox de la célula (Chen y Murata, 2000; Munns, 2008; Flowers, 2008; Wu, 2018).

Un nivel moderado de Na⁺ en el suelo resulta beneficioso para el crecimiento de las plantas halófitas. En plantas que poseen metabolismo C₄, como *Atriplex spp.*, el sodio es considerado como microelemento esencial ya que está implicado en el cotransporte de piruvato hacia los cloroplastos, en el resto de las plantas esta función es mediada por un H⁺ (Maathuis, 2014). En plantas glicófitas el sodio puede ser considerado como beneficioso, ya que se observó una respuesta positiva al sodio ante deficiencias de potasio, cumpliendo funciones como osmolito en la osmorregulación y como cofactor enzimático (Munns, 2008). Tal es el caso de *Solanum tuberosum*, en donde se observó que la almidón-sintetasa reacciona con una concentración de potasio en solución de 50 mM, este y frente a una deficiencia de potasio puede ser reemplazado por el sodio (Lindhauer *et al.*, 1990).

Efecto del anegamiento en las plantas

Tal como se mencionó anteriormente, en un suelo inundado/anegado, la cantidad de oxígeno disponible para las raíces disminuye (Jackson, 2005; Lee *et al.*, 2011). Las raíces anegadas tienen menor flujo de agua en comparación con las raíces bajo condiciones normales (aireadas). La menor disponibilidad de oxígeno inhibe la

producción de ATP respiratorio en la raíz, lo cual incrementa la resistencia de la raíz, principalmente al nivel de las células de la endodermis. Por otro lado, esta falta de ATP puede tener un efecto negativo sobre los mecanismos de remoción del Na^+ del citoplasma en plantas halófitas, que como se mencionó anteriormente es demandante de energía.

El menor ingreso de agua a la planta genera estrés hídrico, disminución del crecimiento foliar y cierre de estomas, las cuales están entre las primeras respuestas de las plantas al anegamiento. El anegamiento produce aumentos en los niveles de etileno (Smith y Russell, 1969; Jackson, 1982), auxinas y ABA, mientras que reduce el nivel de las citocininas y giberelinas. Poco tiempo después del inicio del anegamiento, los contenidos de reguladores de crecimiento tales como citocininas y giberelinas se reducen sustancialmente (Jimenez *et al.*, 2012).

Como consecuencia de la disminución de los niveles de oxígeno, las plantas pueden cambiar su metabolismo de la respiración aeróbica a la vía de la fermentación etanólica como mecanismo de supervivencia frente a las condiciones de hipoxia/anoxia, aunque la misma genera una menor cantidad de energía. La fotosíntesis neta se reduce sustancialmente, y por lo tanto el crecimiento (Peseshki, 1991). A causa de la disminución del CO_2 en los espacios intercelulares y la disminución de la fotosíntesis, se induce la formación de especies reactivas de oxígeno (ROS) (Mittler, 2002). Las ROS pueden causar mutaciones, disfunción de proteínas, oxidación de lípidos, daños en membranas, inhibición de la síntesis de clorofila y, por tanto, disminución en la tasa fotosintética (Ella *et al.*, 2003). La peroxidación lipídica de las membranas produce cambios en la permeabilidad de estas y el producto que se forma como consecuencia es el malondialdehído (Heath y Packer, 1968).

Frente a un ambiente edáfico anaeróbico provocado por anegamiento o inundación, las plantas tolerantes pueden desarrollar cambios anatómicos, morfológicos y fisiológicos que inducen la aclimatación a esas condiciones edáficas desfavorables. La entrada de oxígeno a la raíz necesita de una interfase gaseosa externa a la planta, que está representada por los macroporos del suelo cuando éstos están libres de agua. En cambio, en un suelo saturado de agua, se produce una deficiencia de oxígeno. En especies adaptadas al anegamiento, esta deficiencia es disminuida por

la presencia de aerénquima que permite un transporte gaseoso apoplástico de larga distancia. El oxígeno es tomado en órganos de la planta que tienen acceso directo al aire o, en su defecto, están en contacto con agua bien aireada. El mecanismo por el que las plantas pueden tolerar en mayor o en menor medida la inundación, dependiendo de la especie, es la presencia de tejido aerenquimático en las raíces. La difusión entre células en cortas distancias a través de espacios de aire del tejido aerenquimático provee a las células de oxígeno, necesario para la respiración. Este tejido además permite eliminar productos indeseados como el etileno, el ácido salicílico o el etanol (Seago, 2005; Jackson y Armstrong, 1999).

La formación del aerénquima puede ser del tipo esquizógeno o lisígeno. El primero se forma mediante la expansión de espacios intercelulares, que forman lagunas aerenquimáticas, sin implicar lisis celular (Seago, 2005). El segundo se forma por la muerte celular y la posterior degradación de las paredes celulares (Jackson y Armstrong, 1999). La presencia de aerénquima lisígeno puede ser una característica constitutiva o inducida por el anegamiento (Jackson, 1982).

Frente a una deficiencia de oxígeno en el suelo, otra estrategia que involucra cambios morfológicos y que también permite mantener un nivel de oxígeno más adecuado en las raíces, es la generación de una barrera con deposiciones de suberina y lignina en la exodermis, la cual inhibe la potencial fuga de oxígeno a través del aerénquima, conocida como ROL (Radial Oxygen Loss) (Visser *et al.*, 2000; Colmer, 2003).

El desarrollo de aerénquima en las raíces de gramíneas se ha observado en diversas especies, por ejemplo, *Paspalum paludivagum* y *Paspalum dilatatum* (Grimoldi, 2005), *Chloris gayana* y *Panicum coloratum*. En éstas últimas se describe la presencia de aerénquima constitutivo y aumentos en la superficie de éste luego de un periodo de inundación, debido principalmente a la formación de aerénquima lisígeno (Imaz *et al.*, 2012; Imaz *et al.*, 2015).

Características de las especies evaluadas

Dentro de las especies con posibilidades de uso en los suelos restrictivos de la Pampa Deprimida, se encuentran algunas poáceas perennes con metabolismo C4 tales como *Panicum coloratum* L., *Chloris gayana* Kunth y *Panicum virgatum* L. Esta

última no es una especie utilizada actualmente en el país, mientras que *C. gayana* Kunth y *P. coloratum* L. ya se cultivan en la región.

Chloris gayana Kunth es una especie con valor como forrajera que fue introducida en Argentina para ser utilizada en suelos salinos de áreas subtropicales (Burkart, 1969). En cuanto a su morfología, *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). Posee un porte erecto y capacidad de formar estolones que enraízan en los nudos y le permiten cubrir el suelo eficientemente. Presenta tolerancia a la sequía (Ponsens *et al.*, 2010), a la salinidad (Russell, 1976; Taleisnik *et al.*, 1997; Deifel *et al.*, 2006; Ribotta *et al.*, 2013; Otondo *et al.*, 2014), a bajas temperaturas (Bodgan 1969; Ducke, 1978; Pesqueira *et al.*, 2016) y a la alcalinidad (Pérez *et al.*, 2007; Bui, 2013; García *et al.*, 2015). Avaca *et al.*, (2015) estudiaron el efecto de la alcalinidad en *Chloris gayana* cv. Finecut y no observaron diferencias significativas entre los pesos secos de plantas cultivadas en soluciones con pH de 5,8 y 9,5 durante 30 días en hidroponía. Sin embargo, también bajo condiciones controladas de hidroponía, en plantas de *C. gayana* Kunth cv. Finecut cultivadas con pH 10 y baja salinidad, el contenido de malondialdehído aumentó y como consecuencia se produjo una disminución del peso seco de las mismas respecto de un control (Pesqueira *et al.*, 2014).

La perennidad de esta especie en la zona ya está evaluada, en plantas del cv. Finecut se registró durante cuatro años la producción de biomasa seca aérea de $1147,18 \pm 73,96 \text{ kg ha}^{-1}$ en un suelo alcalino-sódico de la Pampa Deprimida, demostrando a la vez tolerancia a la alcalinidad (Pesqueira *et al.*, 2017). Por otro lado, estudios referidos a la tolerancia de esta especie al anegamiento muestran que periodos cortos de anegamiento durante el establecimiento del cv. Finecut indujeron disminuciones del rendimiento 28 % (Imaz *et al.*, 2012), pero también se observaron estrategias de tolerancia al anegamiento como el aumento del porcentaje de aerénquima (Imaz *et al.*, 2015). Rendimientos reducidos por estrés (salinidad) en esta especie se manifiestan por un mayor número de hojas senescentes, una menor área foliar y menor número de estolones por planta (De Luca *et al.*, 2001).

Panicum coloratum L. es una gramínea subtropical perenne crecimiento primavero-estival originaria de África de difusión reciente en el país, que puede alcanzar 80 cm

de altura. Esta especie posee tolerancia a la sequía (Ponsens *et al.*, 2010), a la salinidad (Otondo *et al.*, 2014), y a heladas (Imaz *et al.*, 2017; Pesqueira *et al.*, 2016). Pesqueira *et al.*, (2017) informaron que el cv Klein Verde mantuvo una producción de biomasa de $1.390,32 \pm 73,96$ kg ha⁻¹ en un suelo alcalino-sódico de la Pampa Deprimida durante cuatro años. Aunque, por otro lado, se encontraron reducciones en el peso seco de las plantas cultivadas en suelo con pH 10 respecto a suelo con pH 7, pero no se detectaron diferencias en el contenido de malondialdehído entre las plantas cultivadas en sustrato inerte a pH 7 y 9 (Luna *et al.*, 2017). Coincidiendo con esto último, también en sustrato inerte, Bermúdez *et al.*, (2016) informaron que la concentración de sodio en las hojas de plantas de 34 días de edad no se vio afectada por el aumento del pH de 6 a 9,5. En cuanto al poder germinativo y la velocidad de germinación se observaron diferencias marcadas entre *Panicum coloratum* cv. Klein Verde y *Chloris gayana* cv. Finecut ambas bajo pH elevado y baja salinidad, siendo siempre más bajos los valores de *P. coloratum* (García *et al.*, 2018), esto estaría indicando su menor tolerancia a la alcalinidad durante la germinación respecto de *C. gayana*. La presencia de aerénquima constitutivo, al igual que en *C. gayana*, le da cierta tolerancia al anegamiento (Imaz *et al.*, 2012; Imaz *et al.*, 2015; Striker *et al.*, 2017). Tanto para esta especie como para *C. gayana* estudios recientes demuestran su capacidad para recuperarse totalmente luego de periodos cortos de anegamiento (Imaz *et al.*, 2015).

Panicum virgatum L. es una especie originaria de Estados Unidos, con posibilidad de inserción en la Argentina. Existen varios cultivares que se agrupan en dos ecotipos contrastantes: “lowland” y “upland” que presentan diferencias morfológicas y fisiológicas. El ecotipo “lowland” se caracteriza por desarrollar plantas más vigorosas, altas, con tallos más anchos, adaptadas a condiciones de anegamiento. “Upland” presenta plantas de tallos más finos, más bajas y rizomatosas, con más macollos por planta, son más demandantes en nitrógeno, aunque presentan tasas fotosintéticas mayores que el ecotipo “lowland” (Porter, 1966; Warner *et al.*, 1987; Grigatti *et al.*, 2004; Barney, 2009; Lowry *et al.*, 2014). Esta especie está siendo estudiada para su implantación en suelos restrictivos de Europa ya que mostró tolerancia a suelos ácidos, salinos, anegados, a condiciones de sequía y aparte presenta la ventaja de tener una amplia variabilidad en respuesta al estrés entre los cultivares (Parenti *et al.*, 2018). En cuanto a la tolerancia a la alcalinidad, Guofu *et al.* (2015) no

encontraron diferencias para el contenido relativo de agua y el porcentaje de pérdida de electrolitos en 30 cultivares creciendo en solución salino-alcalina. Específicamente, en el cultivar Shawnee, se observó una respuesta a la salinidad similar a *C. gayana*, pero una sensibilidad mayor a la alcalinidad durante la etapa de germinación (Markan *et al.*, 2013). También en el cultivar Shawnee se ha observado, en plántulas bajo condiciones de hidroponía, que un incremento en el pH de la solución genera un aumento en los niveles de sodio en las hojas de las plántulas (Gago, 2017). Por lo que la toxicidad de este ion en presencia de pH elevado podría ser un factor a tener en cuenta. En referencia a la tolerancia a la inundación, Barney *et al.* (2009) informó rendimientos más elevados en cultivares “lowland” respecto de los “upland”.

En función de los efectos que generan la alcalinidad y la sodicidad en las plantas, en este trabajo se estudiarán algunas respuestas a estas condiciones en el crecimiento (altura, número de macollos, área foliar, peso aéreo y de raíces) de las especies mencionadas durante etapas iniciales del cultivo. Posteriormente, se evaluarán los efectos de la inundación, para lo cual se determinarán las variables antes mencionadas y otras tales como el contenido relativo de agua y el daño oxidativo (porcentaje de pérdida de electrolitos y del contenido de malondialdehído). Por último, se realizará un análisis histológico de las raíces de las tres especies sometidas a inundación para determinar la presencia/ausencia de tejido aerenquimático.

3. OBJETIVOS

Evaluar el porcentaje y la velocidad de emergencia de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein verde y *P. virgatum* cv. Shawnee, en macetas con dos tipos de suelo (Alcalino-Sódico y Neutro-No Sódico), con presencia o ausencia de broza, bajo condiciones semicontroladas en invernadero.

Analizar las diferencias en crecimiento en plantas de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein verde y *P. virgatum* cv. Shawnee, cultivadas durante 44 días en macetas con dos tipos de suelo (Alcalino-Sódico y Neutro-No Sódico) bajo condiciones semicontroladas en invernadero.

Estudiar las respuestas morfológicas (altura de planta, número de macollos, pesos secos aéreos y radiculares, área foliar y presencia de aerénquima) y fisiológicas (contenido relativo de agua, estabilidad de las membranas) luego de 26 días de anegamiento en plantas de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein verde y *P. virgatum* cv. Shawnee en estado vegetativo cultivadas en maceta con dos tipos de suelo (Alcalino-Sódico y Neutro-No Sódico) bajo condiciones semicontroladas en invernadero.

4. HIPÓTESIS

La presencia de broza afecta la emergencia de plántulas de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein verde y *P. virgatum* cv. Shawnee.

Los factores alcalinidad y sodicidad combinados o no con el anegamiento del suelo, generan respuestas morfofisiológicas diferentes y consecuentemente afectan la producción de biomasa de los genotipos *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein Verde y *P. virgatum* cv. Shawnee.

5. MATERIALES Y METODOS

5.1 Material vegetal

Las especies evaluadas fueron *Chloris gayana* cv. Finecut, *Panicum coloratum* cv. Klein Verde y *Panicum virgatum* cv. Shawnee. Las semillas de los cultivares Finecut de *Chloris gayana* y Klein Verde de *Panicum coloratum* fueron provistas por la empresa Peman en el año 2015; y en el caso del cultivar Shawnee de *Panicum virgatum* por el Ing. José Otondo del INTA. Las semillas se mantuvieron en la heladera hasta la siembra. La estructura botánica que habitualmente se denomina semilla en las especies utilizadas es una unidad de dispersión que comprende el cariopse encerrado en las glumas y glumelas.

5.2. Suelo y sitio experimental

Las macetas se llenaron con suelo recolectado de los primeros 20 centímetros del perfil de dos localidades: Llavallol y Chascomús. Las características de los suelos se detallan en la Tabla 3 siendo las diferencias más marcadas entre ambos el pH y el porcentaje de sodio de intercambio. El suelo de Llavallol, de pH cercano a la neutralidad y baja sodicidad se lo llamó neutro no-sódico (NNS)

mientras que el suelo de Chascomús, de pH más alto y elevada sodicidad se lo llamó alcalino-sódico (AS).

Parámetros medidos	Llavalloí NNS	Chascomús AS
pH	6,3	8,3
C _s (dS m ⁻¹)	0,16	0,98
PSI (%)	5,02	26,2
MO (%)	3,92	3,59
Nitratos (ppm)	26,16	27,2
N de Nitratos (ppm)	5,91	6,14
Mg intercambiable (cmol kg ⁻¹)	4,2	6,37
Mg soluble (mg l ⁻¹)	0,89	0,87
Textura	Franco-limoso	Franco-limoso

Tabla 3: Características de los suelos donde se cultivaron las plantas. C_s: conductividad del extracto del suelo saturado. PSI: Porcentaje de sodio de intercambio. MO: materia orgánica.

El ensayo y las determinaciones se llevaron a cabo en el invernadero y en los laboratorios de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Lomas de Zamora.

5.3. Efectos del tipo de suelo y la presencia de broza sobre la emergencia de las plántulas

Previo a la siembra, y con el objetivo de constatar si las condiciones del invernadero afectan el poder germinativo de las semillas de los genotipos a evaluar, se colocaron semillas sobre dos papeles de filtro en cajas de Petri, se embebieron con agua destilada, y se ubicaron en el invernadero protegidas de la luz solar directa. Luego se compararon los resultados de la cámara de cultivo (condiciones controladas) con los del invernadero. La unidad experimental fue la caja de Petri y se realizaron cuatro repeticiones. En el caso de *C. gayana*, por tener un alto porcentaje de vanas, se seleccionaron unidades de dispersión con cariopse por verificación manual aplicando presión sobre las mismas.

Con el fin de luego obtener un número similar de plántulas por maceta en las tres especies, la cantidad de semillas sembradas por caja fue diferente; en el caso de *C. gayana* cv. Finecut 100 semillas, de *P. coloratum* cv. Klein verde 200 semillas y de *P. virgatum* cv. Shawnee 50 semillas.

En la cámara de cultivo se incubaron bajo 16 h de fotoperíodo y temperaturas (en °C) máxima media y mínima media de $25 \pm 0,5$ / $15 \pm 0,5$, respectivamente. En el invernadero las temperaturas máxima media y mínima media fueron de $29,7 \pm 2,3$ y $16,7 \pm 1,4$, respectivamente; y fotoperíodo de 16 h.

Diariamente, las semillas con la radícula ≥ 2 mm se contaron como germinadas y se descartaron. La germinación final (en porcentaje) se calculó 20 días después del comienzo de la imbibición, según la siguiente fórmula (ISTA, 2007):

% de germinación = Número de semillas germinadas / Número de semillas viables

La velocidad de germinación (en invernadero) fue calculada utilizando la fórmula de Timson (1965) modificada (Zhang *et al.*, 2012), según la siguiente fórmula:

$$\Sigma G/t$$

Donde G es el porcentaje de germinación diario, calculado como las semillas germinadas en el día sobre el total de semillas germinadas; y t es el periodo total de germinación (en días) de cada fracción germinada. El máximo valor posible del índice es 100 (todas las semillas germinan el primer día), valores más bajos representan una velocidad de germinación más lenta.

En macetas de polietileno negro de 14 centímetros de diámetro se sembraron a 1 cm de profundidad 100 semillas de *C. gayana* cv. Finecut, 200 semillas de *P. coloratum* cv. Klein verde y 50 semillas de *P. virgatum* cv. Shawnee. El experimento consistió en un diseño completamente aleatorizado (DCA) con estructura factorial de 3 especies x 2 tipos de suelo (NNS y AS) x 2 coberturas (con y sin broza), con 6 repeticiones por tratamiento. Para el tratamiento de cobertura con broza se utilizó material seco recolectado-del campo y la cantidad utilizada por maceta fue de 6 gramos, que correspondía a unos 5 centímetros de altura de ésta.

Las macetas se mantuvieron a capacidad de campo con agua corriente (pH= 7) durante el tiempo que duró el ensayo. Las temperaturas máxima media y mínima media del período fueron $32,7\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2,62$ y $18,3\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2,3$, respectivamente; y el fotoperiodo de 16 horas.

Diariamente, durante 21 días, se contaron las plántulas emergidas en cada maceta, considerando como emergida a aquella plántula que presentaba su primera hoja con un largo de lámina ≥ 1 cm. A partir de los valores obtenidos en los recuentos de plantas emergidas se calcularon el porcentaje final de emergencia y la velocidad de emergencia. El porcentaje se calculó considerando como 100 % el porcentaje de germinación obtenido en las cajas de Petri para cada especie; y la velocidad según la fórmula de Timson (Timson,1965) modificada (Zhang *et al.*, 2012), de la siguiente manera:

$$\Sigma E/t$$

Donde E es el porcentaje de emergencia diario, calculado como las plántulas emergidas diariamente con relación al total de semillas germinadas en cajas de Petri, t es el periodo total de emergencia (días) de cada fracción emergida. El máximo valor posible es 100 (en el caso de que todas las plántulas emerjen el primer día), valores más bajos representan una velocidad de emergencia más lenta.

5.4. Efectos del tipo de suelo sobre el crecimiento vegetativo temprano de las plantas

Tres plantas por maceta, equidistantes, de aproximadamente 3 semanas de edad se mantuvieron en el invernadero bajo fotoperiodo de 16 horas y temperaturas máxima media y mínima media de $28,8\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2,1$ y $13,2\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2,8$, respectivamente. La mitad de las macetas contenía suelo alcalino-sódico (AS) y la otra mitad suelo neutro-no sódico (NNS).

Una doble hilera de luces fluorescentes se instaló sobre las plantas con el fin de mantener un fotoperiodo de 16 horas y suplementar la radiación solar. Las lámparas aportaban una densidad de flujo fotónico fotosintético de $420\text{ }\mu\text{moles m}^{-2}\text{ s}^{-1}$, medido a 10 cm de la lámpara, desde las 6 de la mañana hasta las 10 de la noche. Las mediciones de la radiación emitida por las lámparas se realizaron con un radiómetro marca Apogee. Las macetas se mantuvieron a capacidad de

campo y se fertilizaron con 5 g l⁻¹ de urea y 0,52 g l⁻¹ de fosfato diamónico por maceta, y se aplicaron 100 mililitros a cada una, para proveer cantidades adecuadas de esos nutrientes a todas las plantas.

A los 23 días de iniciado el ensayo las plantas se cosecharon y se midieron el área foliar, la altura máxima, el número de macollos, la cantidad de hojas por macollo (utilizado para calcular área foliar total), el peso fresco y el peso seco aéreo (para lo cual los vástagos cosechados se mantuvieron en estufa a 70°C hasta peso constante).

Para determinar el área foliar teórica se midieron el largo y ancho de cada hoja, y se calculó la superficie de un rectángulo. Luego se tomaron cinco hojas al azar por especie se determinó el área real de las mismas con el programa Image-Pro Plus TM, 1997 y, mediante la relación entre el área real y la teórica, se calculó un factor de corrección (fc) por especie, que se aplicó al área foliar teórica total (AFTtotal) para estimar el área foliar real (AFreal).

$$AF_{real} = AFT_{total} \times fc$$

5.5. Efectos del anegamiento y el tipo de suelo sobre el crecimiento de las plantas

Plantas de *Chloris gayana* cv. Finecut, *Panicum coloratum* cv. Klein verde y *Panicum virgatum* cv. Shawnee se cultivaron en macetas de polietileno de cuatro litros con suelo NNS y AS y a las 6 semanas, aproximadamente, la mitad de las macetas se inundaron y se mantuvieron bajo esa condición durante 26 días. Para esto se utilizaron cuatro cubas de plástico transparente de (cm) 62 x 34 x 31 en las cuales se introdujeron las macetas. Las macetas de una misma cuba contenían el mismo tipo de suelo.

La otra mitad de las macetas se mantuvo a capacidad de campo. El diseño empleado fue completamente aleatorizado con estructura factorial de 3 especies (*Cg*, *Pc* y *Pv*) x 2 tipos de suelo (AS y NNS) x 2 condiciones hídricas (capacidad de campo e inundación), con tres repeticiones por tratamiento.

Las cubas se llenaron con agua corriente (pH = 7) para simular la condición de inundación parcial y periódicamente se midió el contenido de oxígeno disuelto con el fin de cuantificar el nivel de hipoxia generado. Las mediciones del oxígeno

disuelto se realizaron periódicamente con el dispositivo Lutron DO-5510. Las mismas se tomaron en agitación a 10 cm de profundidad.

El agua de las cubas se cambió cada cuatro días y el nivel del agua se mantuvo aproximadamente 3 cm sobre el nivel del suelo, simulando una inundación parcial. Para cambiar el agua se utilizó el método del sifón. En cada recambio se limpiaron las paredes y el piso de las cubas para eliminar las algas formadas sobre la superficie, y se volvían a llenar inmediatamente con agua corriente.

Durante este periodo las temperaturas máxima media y mínima media en invernadero fueron de $25,3\text{ °C} \pm 2,78$ y $12,5\text{ °C} \pm 3,16$, respectivamente; y el fotoperiodo de 16 horas.

Durante el experimento se realizaron dos fertilizaciones (al quinto y al décimo día desde el inicio de la inundación) con 600 ml de solución de urea en agua (5 g l^{-1}) y 600 ml de solución de fosfato diamónico en agua ($0,52\text{ g l}^{-1}$) por cuba, respectivamente, para proveer cantidades adecuadas de esos nutrientes a todas las plantas.

5.5.1. Cosecha

A los 26 días de iniciado el anegamiento se cosecharon el vástago y las raíces de todas las plantas.

En la parte aérea se registraron las siguientes mediciones: altura máxima, número de macollos, cantidad de hojas por macollo, área foliar, peso fresco y peso seco, el contenido relativo de agua (CRA), el contenido de malondialdehído (MDA) y el porcentaje de pérdida de electrolitos (PPE)

La limpieza de las raíces se realizó en baldes donde se sumergieron los terrones de cada maceta completos y se desmenuzó el suelo. Luego cada raíz se enjuagó tres veces en un colador de malla de 2 mm de diámetro. Una vez limpia, se tomaron muestras para hacer una evaluación histológica y determinar la presencia de tejido aerenquimático, y el resto se llevó a estufa a 70 °C hasta peso constante y se determinó el peso seco.

5.5.2. Contenido relativo de agua

El día de la cosecha se cortaron dos rectángulos de igual área a partir de la última hoja totalmente expandida de una planta por maceta y se pesaron para

determinar el peso fresco (PF). Inmediatamente después se sumergieron en agua destilada y se mantuvieron a 25 °C y baja intensidad de luz durante 6 horas, transcurridas las cuales se pesaron nuevamente para determinar el peso turgente (PT). Después se llevaron a estufa a 70 °C hasta peso constante para determinar peso seco (PS). El contenido relativo de agua se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$\text{CRA} = (\text{PF} - \text{PS} / \text{PT} - \text{PS}) * 100$$

5.5.3. Contenido de malondialdehído

El nivel de daño de membranas se estimó en términos del contenido de malondialdehído, que es un producto de la peroxidación de lípidos, siguiendo el método de Heath y Packer (1968). Una muestra de hoja verde de 0,5 g se homogeneizó en 10 ml de ácido tricloroacético (TCA) 0,1 %. El homogeneizado se centrifugó a 15000 g por 10 minutos. A una alícuota de 2 ml del sobrenadante se le agregaron 4 ml de ácido tiobarbitúrico 0,1 % en 20 % de TCA. La mezcla se calentó a 95 °C por 30 minutos, la absorbancia del sobrenadante se midió a 532 nm. El valor de la absorción no específica a 600 nm se le restó. El contenido de MDA se calculó usando su coeficiente de extinción de 155 nm⁻¹ cm⁻¹ y se expresó como nmol de MDA g⁻¹ de peso fresco (Hernández *et al.*, 2008). Se realizaron dos repeticiones técnicas por tratamiento

5.5.4. Porcentaje de pérdida de electrolitos

La estabilidad de las membranas se estimó mediante la pérdida relativa de electrolitos, para lo cual se utilizaron secciones rectangulares de hojas de 2 cm por 0,5 cm (una repetición por maceta). Las muestras de hoja se colocaron en tubos con agua destilada a temperatura ambiente y baja intensidad de luz (cercano al punto de compensación), se mantuvieron durante 6 horas en un agitador orbital y se determinó la conductividad inicial (C_i) de la solución. Luego, los tubos tapados con papel aluminio se mantuvieron en autoclave a una atmósfera de presión durante 15 minutos para inactivar las células y liberar todos los iones al medio acuoso. Después de 24 horas se determinó la conductividad final (C_f) de la solución a 25 °C, y se calculó el PPE (%) mediante la fórmula siguiente:

$$\text{PPE (\%)} = (\text{C}_i / \text{C}_f) \times 100$$

5.5.5 Evaluación histológica de las raíces

Para la fijación del material se tomaron tres muestras de la porción media de raíces de aproximadamente 2 mm de diámetro por planta y por tratamiento. Las mismas debidamente identificadas se colocaron en frascos de vidrio con un fijador a base de formol, alcohol etílico y ácido acético (FAA) durante 48 horas. El material previamente fijado en FAA se sumergió en una serie de concentraciones ascendentes de alcohol etílico para lograr la deshidratación del tejido (Tabla 4).

DESHIDRATACION	50% FAA/ 50% alcohol 70°	24 horas
	Alcohol 70°	24 horas
	50% alcohol 70°/ 50% alcohol 80°	24 horas
	Alcohol 80°	24 horas
	50% alcohol 80°/ 50% alcohol 96°	24 horas
	Alcohol 96°	24 horas
	50% alcohol 96°/ 50% alcohol 100°	24 horas
	Alcohol 100°	24 horas

Tabla 4: Proceso de deshidratación de muestras de raíces

Para eliminar el alcohol de las muestras se realizó el aclarado del material a través del lavado con xilol al 50% con etanol y luego con xilol puro (Tabla 5).

ACLARADO	50% alcohol 100°/ 50% xilol	24 horas
	Xilol puro	24 horas

Tabla 5: Proceso de aclarado de muestras de raíces

El material proveniente del aclarado con xilol se sumergió en una mezcla de xilol y parafina y luego en parafina pura y líquida (Tabla 5). Las porciones de raíz sumergidas en parafina en estado líquido se volcaron en cajitas de papel, se orientaron en forma horizontal para facilitar el posterior corte y cada cajita se colocó en agua helada de forma inmediata para enfriar y solidificar la parafina. El bloque resultante de parafina se subdividió y los sub-bloques se pegaron sobre tacos de madera y se emparejaron con hoja de afeitar.

INCLUSIÓN	Xilol/parafina	24 horas
	Parafina pura	24 horas
	Parafina pura	24 horas

Tabla 6: Proceso de inclusión de muestras de raíces

Los cortes histológicos se realizaron con micrótopo rotativo vertical tipo minot a un espesor de 13 μm . A cada portaobjeto se le colocó albumina de Meyer, agua destilada y las muestras de raíz. Posteriormente se procedió al “planchado” con una plancha eléctrica a 60 °C, tras el cual se esperó a que los preparados completen su secado a temperatura ambiente.

A los cortes pegados y secos se les realizó la desparafinación y luego una coloración combinada doble sucesiva de safranina-verde rápido. Los mismos se colocaron en coplin con xilol durante dos horas, luego se realizaron sucesivos pasajes por alcohol 100°, 96° y 80° durante dos minutos cada uno. Se coloreó con safranina a saturación en alcohol 80° durante dos horas. Luego se realizó otro pasaje por alcohol 80° y 96°, se coloreó durante 30 segundos con verde rápido. Para estos dos últimos pasos se utilizó la técnica de doble coloración sucesiva (D'Ambrogio, 1986). Finalmente se pasó por alcohol 100° y xilol y se terminó por montar en bálsamo de Canadá sintético.

Los preparados se observaron para su análisis en microscopio óptico binocular de campo claro con cámara de video incluida.

6. RESULTADOS

6.1. Efectos del tipo de suelo y la presencia de broza sobre la emergencia de las plántulas

Los valores de poder germinativo *P. coloratum*, *C. gayana* y *P. virgatum* no difirieron dentro de cada genotipo entre las semillas incubadas en la cámara y el invernadero ($p = 0,81$) (Tabla 7).

Genotipo	Porcentaje de germinación	
	Cámara	Invernadero
<i>P. coloratum</i> cv. Klein Verde	19,00 ± 0,83 Aa	20,0 ± 1,87 Aa
<i>C. gayana</i> cv. Finecut	48,33 ± 2,28 Bb	50,5 ± 1,04 Bb
<i>P. virgatum</i> cv. Shawnee	95,67±2,16 Cc	95,0 ± 4,43 Cc

Tabla 7: Porcentaje de germinación de semillas de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein Verde y *P. virgatum* cv. Shawnee en invernadero y en cámara (temperaturas máxima media y mínima media 32,7 °C ± 2,62 / 18,3 °C ± 2,3 y 25 ± 0,5 / 15 ± 0,5, respectivamente). Los valores porcentuales son promedio de 4 repeticiones ± error estándar de la media. Letras mayúsculas distintas en la columna indican diferencias significativas entre especies y letras minúsculas indican diferencias entre condiciones de incubación (Tukey, $p = 0,05$).

En función de la evolución de la germinación diaria de cada especie en el invernadero (Figura 3) se evaluó la diferencia la velocidad de germinación. *C. gayana* fue la especie que más rápido germinó (Tabla 8).

Genotipo	Velocidad de Germinación (% d ⁻¹)
<i>P. coloratum</i> cv. Klein Verde	19,08 ± 0,51 a
<i>C. gayana</i> cv. Finecut	37,46 ± 1,79 b
<i>P. Virgatum</i> cv. Shawnee	22,21 ± 0,62 a

Tabla 8: Velocidad de germinación (% d⁻¹) de las semillas de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein Verde y *P. virgatum* cv. Shawnee. Temperaturas máxima media y mínima media de 32,7 °C ± 2,62 y 18,3 °C ± 2,3, respectivamente. Los datos son promedio de 4 repeticiones ± error estándar de la media. Letras distintas en la columna indican diferencias significativas (Tukey, $p = 0,05$).

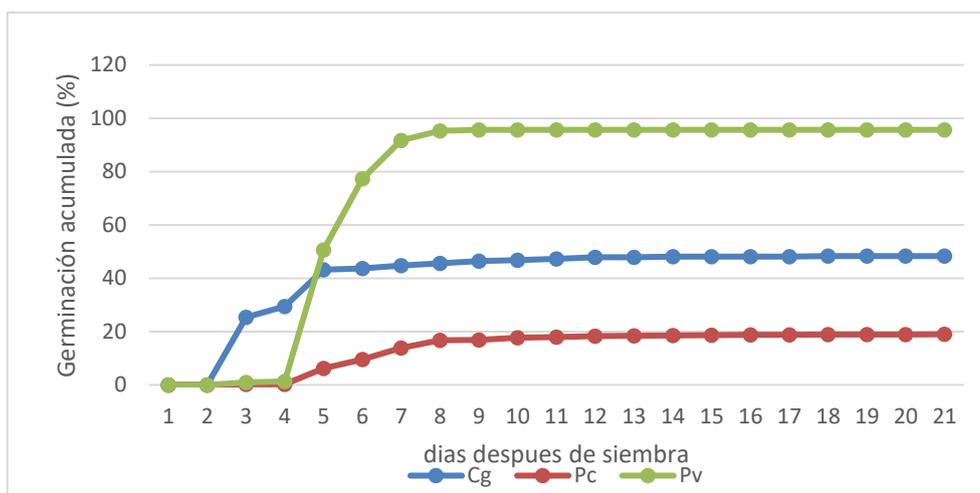


Figura 3: Evolución del porcentaje diario de germinación acumulado de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein Verde y *P. virgatum* cv. Shawnee en invernadero. Las temperaturas máxima media y mínima media fueron de $32,7\text{ °C} \pm 2,62$ y $18,3\text{ °C} \pm 2,3$ respectivamente. Los datos son promedio de 4 repeticiones.

De los tres factores evaluados, el genotipo y la presencia de broza afectaron la emergencia, la interacción entre los mismos no fue significativa (Tabla 9). Independientemente de la especie, la presencia de broza indujo una disminución del porcentaje de emergencia del 26 %, respecto al del suelo desnudo (Figura 4). *P. virgatum* presentó los valores más altos de porcentaje de emergencia, *P. coloratum* los más bajos, y *C. gayana* mostró valores intermedios (Tabla 9).

Fuente de variación		Valor p
Suelo		0,7343
Especie		0,0069*
Cubierta		<0,0001*
Suelo*especie		0,1174
Suelo*cubierta		0,6336
Especie*cubierta		0,2728
Suelo*especie*cubierta		0,6010
Error		
Especie	Porcentaje de Emergencia	
<i>P. coloratum</i> cv Klein Verde	72,48 ± 5,86 a	
<i>C. gayana</i> cv Finecut	85,26 ± 3,06 ab	
<i>P. virgatum</i> cv Shawnee	90,33 ± 4,77 b	

Tabla 9: Análisis de la varianza y efectos del tipo suelo (NNS vs. AS) y la condición de cubierta sobre el porcentaje de emergencia de plántulas de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein Verde y *P. virgatum* cv. Shawnee. Temperaturas máxima media y mínima media de $32,7^{\circ}\text{C} \pm 2,62$ y $18,3^{\circ}\text{C} \pm 2,3$ respectivamente. Fotoperiodo de 16 horas. Los valores de porcentaje de emergencia son promedio de seis repeticiones \pm el error estándar de la media. Letras distintas en la columna indican diferencias significativas (Tukey; $p = 0,05$).

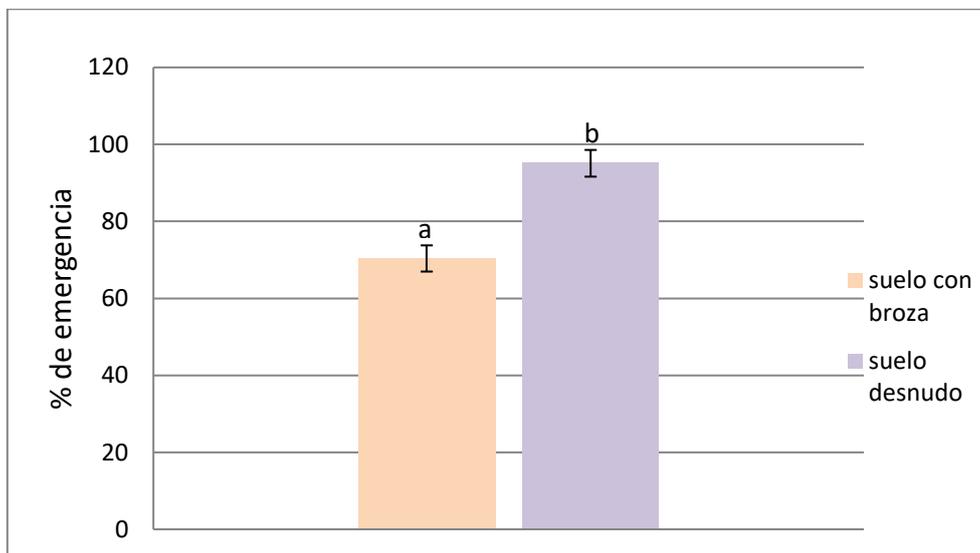


Figura 4: Porcentaje de emergencia de plántulas de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein Verde y *P. virgatum* cv. Shawnee bajo dos condiciones de cubierta (con presencia de broza vs. suelo desnudo). Temperaturas máxima media y mínima media de $32,7^{\circ}\text{C} \pm 2,62$ y $18,3^{\circ}\text{C} \pm 2,3$ respectivamente. Fotoperiodo de 16 horas. Las columnas son promedios de seis repeticiones y las barras indican los errores estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas (Tukey; $p = 0,05$).

De los tres factores evaluados, sólo la especie y la cubierta afectaron la velocidad de emergencia (VE). Las interacciones entre suelo y cubierta y entre especie y cubierta fueron significativas. La VE fue más alta en los tratamientos con broza para ambos tipos de suelo; sin embargo, en las macetas con suelo neutro-no sódico la diferencia fue levemente mayor (Tabla 4). La presencia de broza incrementó la velocidad de emergencia de *C. gayana* y *P. coloratum*, pero no el de *P. virgatum* (Figura 5). *C. gayana* fue la especie que más rápido emergió, independientemente de la presencia o no de broza (Figura 5).

Fuente de variación	gl	p
Suelo	1	0,7961
Especie	2	<0,0001*
Cubierta	1	<0,0001*
Suelo*especie	2	0,1385
Suelo*cubierta	1	<0,0001*
Especie*cubierta	2	0,0020*
Suelo*especie*cubierta	2	0,1130
Error	60	
Suelo	VE	
	Broza	Suelo desnudo
alcalino-sódico	16,71 ± 0,75 c	15,47 ± 0,59 b
neutro-no sódico	17,84 ± 0,92 d	14,21 ± 0,70 a

Tabla 10: Análisis de la varianza de la velocidad de emergencia (VE) de plántulas (% d⁻¹) de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein Verde y *P. virgatum* cv. Shawnee cultivadas en dos tipos de suelo (NNS vs. AS) bajo dos condiciones de cubierta (con broza y suelo desnudo). Temperaturas máxima media y mínima media 32,7 °C ± 2,62; 18,3 °C ± 2,3. Fotoperiodo de 16 horas. Los valores de son promedios de 6 repeticiones ± el error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas (Tukey; p = 0,05).

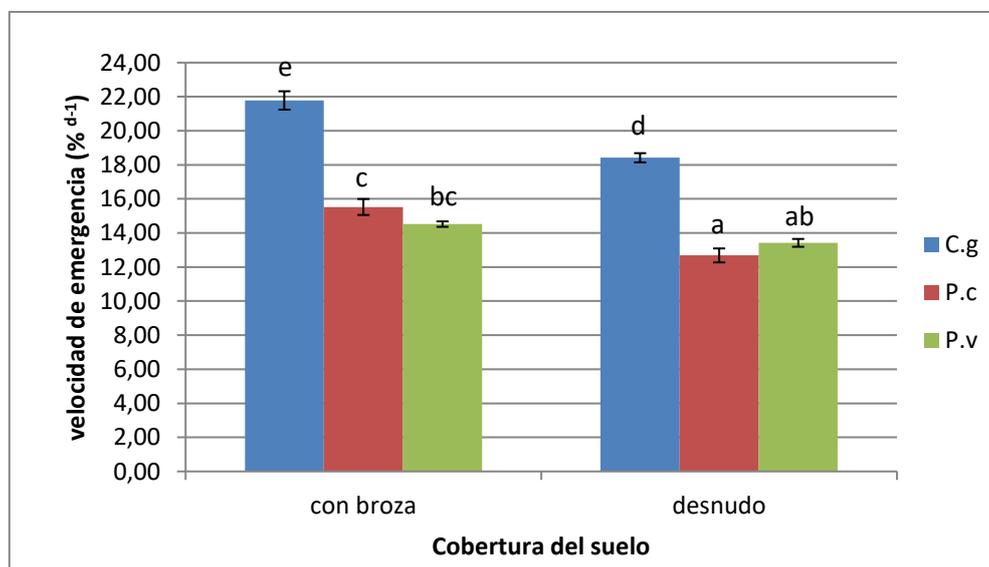


Figura 5: Velocidad de emergencia (% d⁻¹) de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein Verde y *P. virgatum* cv. Shawnee bajo dos condiciones de cubierta (con broza vs. suelo desnudo). Temperaturas máxima media y mínima media de 32,7 °C ± 2,62 y 18,3 °C ± 2,3, respectivamente. Fotoperiodo de 16 horas. Las columnas son los promedios de 6 repeticiones y las barras indican el error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas (Tukey; p = 0,05).

6.2. Efectos del tipo de suelo sobre el crecimiento vegetativo temprano de las plantas

Los datos no mostraron homogeneidad de la varianza, por lo tanto, se comparó el efecto del suelo dentro de cada genotipo. El factor suelo no afectó la altura de las plantas de *C. gayana* ni de *P. coloratum* (Tabla 11), pero sí de *P. virgatum*, cuyas plantas mostraron más del doble de altura en suelo NNS que en suelo SA (Figura 6).

La cantidad de macollos por planta a los 44 días de edad no presentó diferencias significativas entre tipos de suelo para *C. gayana* ni para *P. coloratum* (Tabla 11). Para esta variable no fue posible analizar estadísticamente a *P. virgatum* ya que en suelo AS las plantas no presentaron macollaje. Igualmente, hay que destacar que el tratamiento con suelo NNS presentó una media de 1,69 macollos por planta, más elevada que AS.

Parámetros	Tratamientos	Genotipo		
		<i>C. gayana</i> cv. Finecut	<i>P. coloratum</i> cv. Klein Verde	<i>P. virgatum</i> cv. Shawnee
Altura (cm)	NNS	42,67 ± 1,84	6,28 ± 0,55	42,57 ± 1,99 b
	AS	40,67 ± 0,62	6,67 ± 0,35	19,24 ± 2,53 a
	Valor p	0,3274	0,5682	<0,0001*
Número de macollos	NNS	6,28 ± 0,55	3,56 ± 0,55	1,69 ± 0,2
	AS	6,67 ± 0,35	3,28 ± 0,18	-
	Valor p	0,5682	0,3884	-

Tabla 11: Altura y número de macollos de plantas de 44 días de edad de *C. gayana*, *P. coloratum* y *P. virgatum* cultivadas en dos tipos de suelo (NNS vs. AS). Los datos son los promedios de 6 repeticiones ± el error estándar de la media. Temperaturas máxima media y mínima media de 28,8 °C ± 2,1 y 13,2 °C ± 2,8, respectivamente. Fotoperiodo de 16 horas. Letras distintas indican diferencias significativas (Tukey; p= 0,05). * indica diferencias significativas.

El área foliar tampoco mostró diferencias significativas entre suelos para cada especie (Tabla 12). Sin embargo, el peso seco de la parte aérea de las plantas difirió según el tipo de suelo, y hubo diferencias entre especies (Figura 7). Las plantas de *C. gayana* y de *P. coloratum* cultivadas en el suelo AS tuvieron el doble de peso seco que las cultivadas en suelo NNS (Tabla 12). Por el contrario,

el peso seco aéreo de las plantas de *P. virgatum* cultivadas en suelo NNS triplicó el de las cultivadas en suelo AS (Figura 7).

Parámetros	Tratamientos	Genotipo		
		<i>C. gayana</i> cv. Finecut	<i>P. coloratum</i> cv. Klein Verde	<i>P. virgatum</i> cv. Shawnee
Área foliar	NNS	169,8 ± 33,78	77,8 ± 18,19	75,8 ± 4,36
	AS	190,6 ± 76,4	141,1 ± 14,1	78,7 ± 6,4
	Valor p	0,8155	0,0512	0,7185
Peso seco	NNS	0,75±0,14 b	0,18 ± 0,03 b	0,17 ± 0,02 a
	AS	1,51±0,10 a	0,37 ± 0,06 a	0,05 ± 0,01 b
	Valor p	0,0014*	0,0262*	0,0003

Tabla 12: Área foliar y el peso seco aéreo de plantas de 44 días de edad de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein Verde y *P. virgatum* cv. Shawnee cultivadas en dos tipos de suelo (NNS vs. AS). Temperaturas máxima media y mínima media de 28,8 °C ± 2,1 y 13,2 °C ± 2,8, respectivamente. Fotoperiodo de 16 horas. Los datos son los promedios de 6 repeticiones ± el error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas (Tukey; p= 0,05). * indica diferencias significativas.

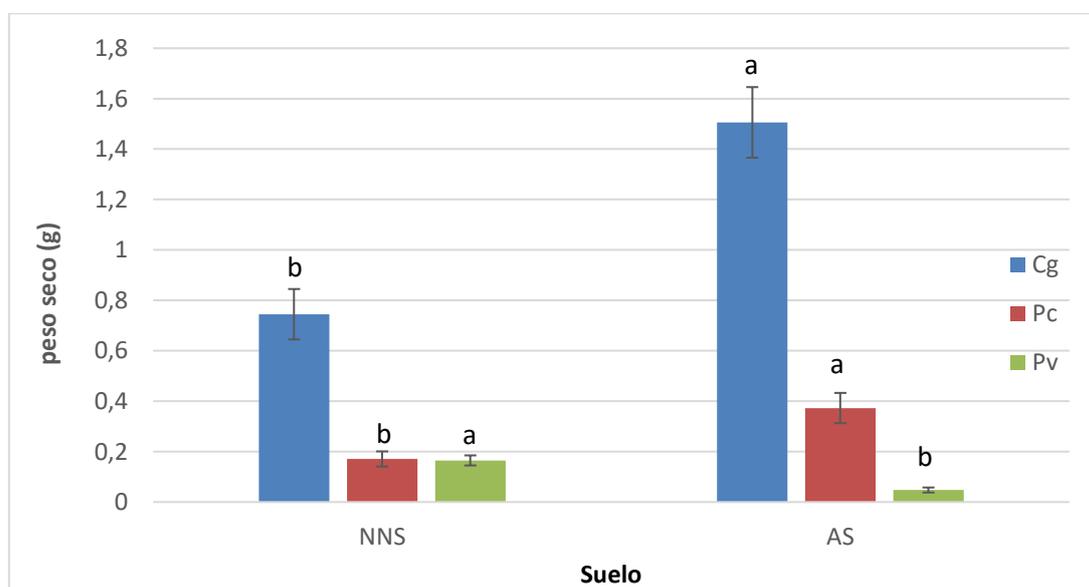


Figura 6: Peso seco aéreo de plantas de 44 días de edad de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein Verde y *P. virgatum* cv. Shawnee cultivadas en dos tipos de suelo (NNS vs. AS). Las columnas son los promedios de 6 repeticiones y las barras indican el error estándar de la media. * indica diferencia significativa para cada especie entre los dos tipos de suelo.

6.3. Efectos del anegamiento y el tipo de suelo sobre el crecimiento de las plantas

El nivel de oxígeno del agua donde estaban sumergidas las macetas varió de 7,3 mg L⁻¹ el primer día de inundación hasta 5,7 mg L⁻¹ después de 4 días. En este diseño los datos tampoco mostraron homogeneidad de varianza, por lo que el efecto del anegamiento y el tipo de suelo también se evaluó dentro de cada genotipo

El potencial redox no difirió entre tipo de suelo ni entre condición hídrica. La densidad aparente del suelo NNS fue de 1,30 ± 0,2 cm⁻³ y de 1,28 ± 0,02 g cm⁻³ en suelo AS. El pH al finalizar el ensayo fue de 7,2 en el suelo neutro-no sódico y 8,2 en el suelo alcalino-sódico.

Ni el tipo de suelo ni la condición hídrica afectaron la altura de las plantas de *P. coloratum* (Tabla 13). Sólo el tipo de suelo afectó la altura de las plantas de *P. virgatum*, y no se detectó interacción significativa con la condición hídrica. La altura (cm) de las plantas cultivadas en el suelo NNS (73,6 ± 2,20) fue 44 % superior al de las cultivadas en el suelo AS (32,48 ± 5,92). El tipo de suelo también afectó la altura de las plantas de *C. gayana*, pero la interacción con la condición hídrica fue significativa (Figura 8). La inundación no afectó la altura de las plantas cultivadas en el suelo NNS, pero indujo una disminución del 30% en la altura de las plantas que crecían en el suelo AS (Tabla 13).

Parámetros	Tratamientos	Genotipo		
		<i>C. gayana</i> cv. Finecut	<i>P. coloratum</i> cv. Klein Verde	<i>P. virgatum</i> cv. Shawnee
Altura (cm)	NNS CC	50,67 ± 0,33 b	69,93 ± 2,64	75,4±1,51
	NNS I	60,67 ± 2,4 b	55,8 ± 9,55	71,8±4,33
	AS CC	55 ± 1,15 b	82,67±14,02	26,93±7,22
	A-S I	38,67 ± 3,76 a	68,67±6,62	38,53±9,30
Valor p	S (suelo)	0,0051*	0,2016	0,0002*
	C (condición hídrica)	0,2075	0,1648	0,5201
	S*C	0,2075	0,5201	0,2493

Tabla 13: Altura máxima de plantas de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein Verde y *P. virgatum* cv. Shawnee cultivadas en dos tipos de suelo (NNS vs. AS) y dos condiciones hídricas (CC vs. I) durante 26 días. Temperaturas máxima media y mínima media 25,3 °C ± 2,78 y 12,5 °C ± 3,16, respectivamente. Fotoperiodo de 16 horas. Los

datos son los promedios de tres repeticiones \pm el error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas (Tukey $p = 0,05$). * indica diferencias significativas.

Ninguno de los factores (*i.e.*, tipo de suelo y condición hídrica) afectó la cantidad de macollos por planta de *C. gayana* ni de *P. coloratum* (Tabla 14). En cambio, la cantidad de macollos de las plantas de *P. virgatum* cultivadas en suelo AS ($1,17 \pm 0,17$), independientemente de la condición hídrica, fue 74 % menor que el de las plantas cultivadas en suelo NNS ($4,5 \pm 0,76$).

Parámetros	Tratamientos	Genotipo		
		<i>C. gayana</i> cv Finecut	<i>P. coloratum</i> cv Klein Verde	<i>P. virgatum</i> cv Shawnee
Número de macollos	NNS CC	18,67 \pm 0,33	14 \pm 2,52	3,67 \pm 0,67
	NNS I	10,33 \pm 1,20	10 \pm 1,53	5,33 \pm 1,33
	AS CC	20,67 \pm 7,88	10,33 \pm 2,03	1,33 \pm 0,33
	A-S I	17,67 \pm 6,49	9,67 \pm 1,86	-
Valor p	S	0,3907	0,3497	0,0024*
	C	0,3025	0,2800	0,2268
	S*C	0,6187	0,2268	0,4082

Tabla 14: Número de macollos por planta de plantas de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein Verde y *P. virgatum* cv. Shawnee cultivadas en dos tipos de suelo (NNS vs. AS) y dos condiciones hídricas (CC vs. I) durante 26 días. Temperaturas máxima media y mínima media $25,3 \text{ }^\circ\text{C} \pm 2,78$ y $12,5 \text{ }^\circ\text{C} \pm 3,16$, respectivamente. Fotoperiodo de 16 horas. Los datos son los promedios de tres repeticiones \pm el error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas (Tukey $p=0,05$). * indica diferencias significativas.

Ninguno de los factores principales afectó el área foliar de *C. gayana* (Tabla 15). Sólo la condición hídrica afectó el área foliar de *P. coloratum*. Las plantas de *P. coloratum* cultivadas en capacidad de campo mostraron un área foliar ($270,25 \pm 26,27 \text{ cm}^2$) 174 % mayor que las cultivadas en inundación ($98,57 \pm 18,95 \text{ cm}^2$). El tipo de suelo afectó el área foliar de *P. virgatum*, y la interacción con la condición hídrica fue significativa. El área foliar (cm) en el suelo AS ($18,25 \pm 4,62$) fue aproximadamente seis veces menor que en el suelo NNS ($114,13 \pm 10,97$), independientemente de la condición hídrica. Luego de 26 días de inundación, el área foliar de las plantas de *P. virgatum* que crecieron en suelo NNS fue 29,6 %

menor que el de las que crecieron a capacidad de campo; mientras que el área foliar de las plantas cultivadas en suelo AS no fue afectada por la inundación.

Parámetros	Tratamientos	Genotipo		
		<i>C. gayana</i> cv Finecut	<i>P. coloratum</i> cv Klein Verde	<i>P. virgatum</i> cv Shawnee
Área foliar	NNS CC	373,95 ± 35,42	88,41 ± 23,83	133,95 ± 13,58c
	NNS I	300,04 ± 100,85	291,09 ± 48,69	94,32 ± 4,95 b
	AS CC	607,77 ± 15,37	249,41 ± 25,43	14,58 ± 6,85 a
	A-S I	276,26 ± 66,67	108,72 ± 33,53	21,92 ± 6,82 a
Valor p	S	0,8379	0,7644	<0,0001*
	C	0,2841	0,0010*	0,1004
	S*C	0,6720	0,3928	0,0270*

Tabla 15: Área foliar de plantas de *C. gayana*, *P. coloratum* y *P. virgatum* cultivadas en dos tipos de suelo (NNS vs, AS) y dos condiciones hídricas (CC vs. I) durante 26 días. Temperaturas máxima media y mínima media 25,3 °C ± 2,78 y 12,5 °C ± 3,16, respectivamente. Fotoperiodo de 16 horas. Los datos son los promedios de tres repeticiones ± el error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas (Tukey p: 0,05). * indica diferencias significativas.

Las plantas de *C. gayana* cv. Finecut cultivadas en suelo AS mostraron pesos secos (g) más elevados (9,03 ± 1,10) que las cultivadas en suelo NNS (5,66 ± 0,61), independientemente de la condición hídrica (Tabla 16). El crecimiento de las plantas de *P. coloratum* cv. Klein Verde fue más sensible a la condición hídrica que al tipo de suelo. El anegamiento produjo una disminución del 44 % del peso seco aéreo (g) (de 3,67 ± 0,19 a 2,04 ± 0,38), independientemente del tipo de suelo.

El tipo de suelo y la interacción con la condición hídrica afectaron el peso seco aéreo de *P. virgatum* cv. Shawnee. En el suelo AS, el peso seco (g) (0,23 ± 0,06) aéreo fue casi diez veces menor que en el suelo NNS (2,12 ± 0,15) y a la vez, en este último las plantas que crecieron en CC mostraron un peso seco aéreo mayor que las que crecieron en I. El peso seco aéreo de las plantas cultivadas en suelo AS no mostró diferencias entre ambas condiciones hídricas (Tabla 16 y Figura 10).

Parámetros	Tratamientos	Genotipo		
		<i>C. gayana</i> cv Finecut	<i>P. coloratum</i> cv Klein Verde	<i>P. virgatum</i> cv Shawnee
Peso seco aéreo (g)	NNS CC	6,51 ± 0,62	1,74 ± 0,53	2,4 ± 0,19 c
	NNS I	4,8 ± 0,86	3,43 ± 0,33	1,85 ± 0,09 b
	AS CC	10,86 ± 1,28	3,91 ± 0,11	0,15 ± 0,05 a
	A-S I	7,81 ± 1,28	2,35 ± 0,6	0,31 ± 0,08 a
Valor p	S	0,0091*	0,2841	<0,0001*
	C	0,0544	0,0057*	0,1219
	S*C	0,5386	0,8790	0,0139*

Tabla 16: Peso seco aéreo de plantas de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein Verde y *P. virgatum* cv. Shawnee cultivadas en dos tipos de suelo (NNS vs. AS) y dos condiciones hídricas (CC vs. I) durante 26 días. Temperaturas máxima media y mínima media 25,3 °C ± 2,78 y 12,5 °C ± 3,16, respectivamente. Fotoperiodo de 16 horas. Los datos son los promedios de tres repeticiones ± el error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas (Tukey p: 0,05). * indica diferencias significativas

El crecimiento de las raíces de las plantas de *C. gayana* Finecut y *P. coloratum* Klein Verde no presentaron diferencias significativas para ninguno de los factores evaluados. El promedio de los pesos secos (g) de raíces de plantas de *P. virgatum* Shawnee cultivadas en suelo alcalino-sódico fue considerablemente inferior que en suelo neutro-no sódico, 0,06 ± 0,01 y 0,43 ± 0,1, respectivamente (Tabla 17).

Parámetros	Tratamientos	Genotipo		
		<i>C. gayana</i> cv Finecut	<i>P. coloratum</i> cv Klein Verde	<i>P. virgatum</i> cv Shawnee
Peso seco de raíces (g)	NNS CC	1,28 ± 0,4	0,82 ± 0,26	0,46 ± 0,21
	NNS I	1,16 ± 0,23	0,68 ± 0,19	0,40 ± 0,05
	AS CC	1,39 ± 0,31	0,54 ± 0,15	0,04 ± 0,01
	A-S I	2,5 ± 0,55	0,41 ± 0,13	0,08 ± 0,01

Valor p	S	0,1004	0,1855	0,0087*
	C	0,2440	0,4771	0,9539
	S*C	0,1566	0,9791	0,6785

Tabla 17: Peso seco de raíces de plantas de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein Verde y *P. virgatum* cv. Shawnee cultivadas en dos tipos de suelo (NNS vs. AS) y dos condiciones hídricas (CC vs. I) durante 26 días. Temperaturas máxima media y mínima media $25,3\text{ °C} \pm 2,78$ y $12,5\text{ °C} \pm 3,16$, respectivamente. Fotoperiodo de 16 horas. Los datos son los promedios de tres repeticiones \pm el error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas (Tukey $p= 0,05$). * indica diferencias significativas.

Ninguno de los factores evaluados (suelo y condición hídrica) afectó el contenido relativo de agua (CRA), la concentración de malondialdehído (MDA) ni el porcentaje de pérdida de electrolitos (PPE). El material vegetal disponible de las plantas de *P. virgatum* no fue suficiente para realizar estas determinaciones (Tabla 18).

Parámetros	Tratamientos	Genotipo	
		<i>C. gayana</i> cv. Finecut	<i>P. coloratum</i> cv. Klein Verde
CRA (%)	NNS CC	92,1 \pm 3,43	87,57 \pm 3,23
	NNS I	94,13 \pm 0,95	90,23 \pm 4,88
	AS CC	93,17 \pm 0,73	93,67 \pm 0,59
	A-S I	90,87 \pm 1,67	93,8 \pm 2,92
Valor p	S	0,5975	0,1792
	C	0,9485	0,6811
	S*C	0,3104	0,7097
MDA (nmol/g ⁻¹ PF)	NNS CC	4,08 \pm 0,42	4,49 \pm 0,45
	NNS I	3,74 \pm 0,13	4,81 \pm 0,61
	AS CC	3,24 \pm 0,24	5,93 \pm 0,1
	A-S I	4,21 \pm 0,83	3,9 \pm 0,33
Valor p	S	0,7074	0,5834
	C	0,5334	0,1097
	S*C	0,2109	0,0500
PPE _f (%)	NNS CC	13,03 \pm 3,42 a	9,12 \pm 0,03
	NNS I	8,47 \pm 0,47 a	6,94 \pm 1,11
	AS CC	8,92 \pm 0,93 a	5,31 \pm 0,71
	A-S I	13,91 \pm 1,99 a	7,43 \pm 0,59

Valor p	S	0,7543	0,1729
	C	0,9188	0,7313
	S*C	0,0475	0,0785

Tabla 18: Contenido relativo de agua (CRA), Contenido de malondialdehído (MDA) y porcentaje de pérdida de electrolitos foliares (PPE_f) en hojas de plantas de *C. gayana* cv. Finecut y *P. coloratum* cv. Klein Verde cultivadas en dos tipos de suelo (NNS vs. AS) y dos condiciones hídricas (CC vs. I) durante 26 días. Temperaturas máxima media y mínima media 25,3 °C ± 2,78 y 12,5 °C ± 3,16, respectivamente. Fotoperiodo de 16 horas. Los datos son los promedios de tres repeticiones ± el error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas (Tukey p= 0,05). * indica diferencias significativas.

6.3.1 Evaluación histológica de las raíces

Las raíces de las plantas *C. gayana* Finecut que crecieron en suelo a capacidad de campo mostraron una exodermis con tres capas de células. La capa más externa estaba formada por células de mayor tamaño y menos engrosadas que las más internas. La capa de células intermedia presentó mayor engrosamiento en todas sus paredes, a diferencia de la capa más interna que estaba engrosada en las paredes laterales. En la corteza radical se observó abundante aerénquima entre las células del parénquima cortical. En raíces de plantas que estuvieron durante 26 días bajo anegamiento la exodermis se disponía de igual manera que en las plantas que se mantuvieron a capacidad de campo y no se observaron mayores engrosamientos de las paredes celulares. En las células de la corteza radicular comparativamente se observó más cantidad de aerénquima generado por lisis celular y escasa cantidad de células del parénquima cortical (Figura 11 A y B).

Las plantas de *P. coloratum* Klein Verde que crecieron a capacidad de campo presentaron una exodermis radicular de tres capas de células de aspecto normal. El aerénquima en la corteza se encontraba bien desarrollado. En las fotos de raíces de plantas que se mantuvieron inundadas, se observa una exodermis bien desarrollada de tres capas de células, de las cuales la más interna presenta un engrosamiento en forma de U. No se observaron grandes diferencias en la cantidad de aerénquima en la corteza entre raíces de plantas inundadas y a capacidad de campo (Figura 11 C y D).

Las raíces de las plantas de *P. virgatum* Shawnee que crecieron a capacidad de campo presentaron, una endodermis engrosada y sin desarrollo de aerénquima en la corteza. Luego de los 26 días de inundación, la exodermis se presentó totalmente engrosada con tres o cuatro capas de células. La más externa se encuentra más desarrollada que las interiores y con células de mayor tamaño. La endodermis también estaba totalmente engrosada y en la corteza se observa abundante tejido aerenquimático (Figura 11 E y F).

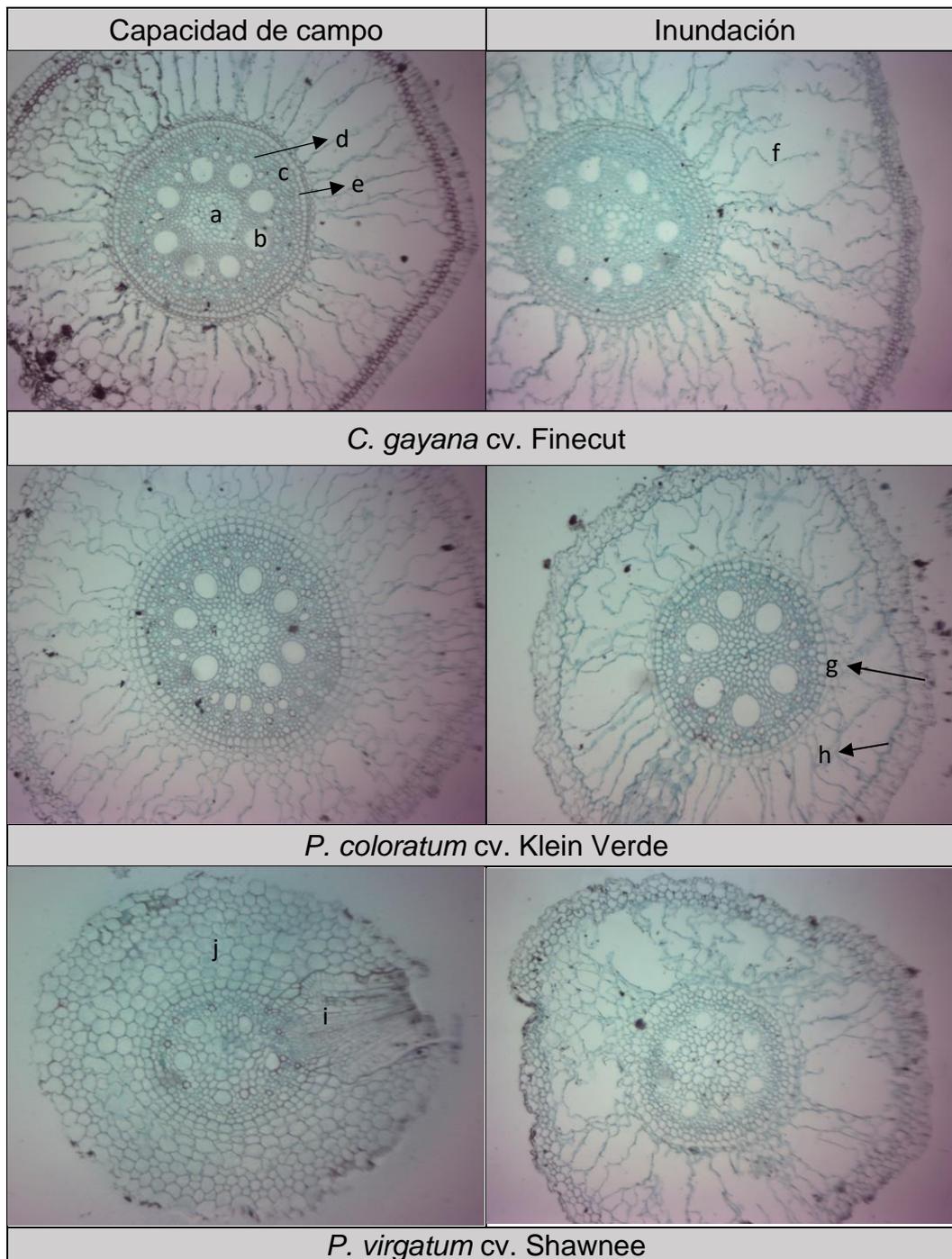


Figura 7: Cortes transversales de raíces de plantas de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein Verde y *P. virgatum* cv. Shawnee cultivadas durante 26 días en suelo a capacidad de campo y suelo inundado. Coloración combinada doble sucesiva de safranina-Verde rápido. a: parénquima medular. b: xilema. c: floema. d: periciclo. e: endodermis. f: aerénquima. g: rizodermis. h: exodermis. i: raíz lateral. j: parénquima cortical.

7. DISCUSIÓN

El porcentaje y la velocidad de emergencia fueron similares en los dos suelos evaluados para los tres genotipos, *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein Verde y *P. virgatum* cv. Shawnee. Esto coincide con lo expuesto por Luna *et al.* (2017), quienes observaron que el porcentaje de emergencia de *P. coloratum* cv. Klein no se afectó por parámetros edáficos tales como el pH (7 y 10), la CE_e (0,079 y 0,626 mmho cm^{-1}), y el contenido de sodio extractable (7,38 y 68,3 g kg^{-1}). En cuanto a *P. virgatum*, por el contrario, tres cultivares mostraron disminución del porcentaje de emergencia y la velocidad de germinación cuando el nivel de salinidad fue de 60 mM y el pH se incrementó de 7,1 a 8,3 en sustrato inerte (Liu *et al.*, 2014).

La presencia de broza sobre el suelo, independientemente de la especie, provocó una disminución del porcentaje de emergencia de las plántulas. Martín *et al.*, (2012) duplicaron la densidad de plantas cuando sembraron *C. gayana* cv. Katambora en un suelo sin tapiz vegetal, en líneas y enterradas ($21,40 \pm 4,2$ plantas m^{-2}), en comparación con la siembra al voleo ($10,54 \pm 5,6$); lo cual indica la importancia de lograr un buen contacto de la semilla con el suelo al momento de la siembra. Aunque en el presente trabajo las semillas estaban en contacto con el suelo, la presencia de broza pudo haber generado cambios en el ambiente de la semilla, por ejemplo, una disminución de la intensidad lumínica, por lo cual las semillas probablemente agotaron sus reservas antes de que la plántula pudiera autoabastecerse mediante la fotosíntesis. La emergencia de plántulas de *Daucus carota* fue mayor en la siembra en parcelas con suelo desnudo (10,96 %) respecto a las mismas con presencia de broza (2,34%) (Gross *et al.*, 1982). La presencia de rastrojo también indujo la disminución de la emergencia en trigo y en *Amaranthus quitensis*, sembrados en este caso bajo rastrojo de sorgo y de trigo, respectivamente, en relación con la siembra en suelo desnudo (Jessop, 1983; Vázquez, 2012). A diferencia del porcentaje de emergencia, la velocidad de emergencia aumentó en los tratamientos con broza. Al respecto podría pensarse en una diferencia en la temperatura del suelo entre los tratamientos, pero la misma medida en los tratamientos con y sin broza, ($23,46 \pm 2,69$ y $23,7 \pm 3,04$ respectivamente) no fue diferente.

Las respuestas morfológicas de las plantas de las especies evaluadas en los dos tipos de suelo fueron muy contrastantes. Por un lado, *C. gayana* Finecut y *P.*

coloratum Klein Verde no presentaron diferencias para las variables altura, cantidad de macollos y área foliar, aunque todas presentaron una tendencia a aumentar en suelo AS. El peso seco aéreo de las plantas de ambas especies cultivadas en el suelo AS fue de casi el doble respecto al suelo NNS. Por un lado, muchas especies halófitas se caracterizan por presentar mejor crecimiento bajo concentraciones moderadas de sodio con respecto a un suelo control sin sodio; ejemplos de estas son *Thinopyrum ponticum* (Jenkins *et al.*, 2010), *Distichlis spicata* (Parrondo *et al.*, 1978) y *Chloris gayana* (Dagar *et al.*, 2003). Por otro lado, se podría pensar que algún otro factor en el suelo neutro-no sódico podría estar afectando el crecimiento de estas especies. Hay antecedentes de que las altas concentraciones de magnesio en el suelo pueden afectar el crecimiento de *C. gayana* (Kobayashi, 2008); sin embargo, no se encontraron diferencias en los contenidos de Mg entre ambos tipos de suelo que puedan explicar la disminución en el peso seco de las plantas (Tabla 3). Otro factor que puede afectar el crecimiento es la resistencia mecánica del suelo que está directamente relacionada con la textura y la densidad aparente (Mathers *et al.*, 1966), pero la textura de ambos suelos fue la misma y el análisis de densidad aparente no mostró diferencias significativas (Tabla 3). Trabajos previos indican baja tolerancia de *C. gayana* al manganeso del suelo (Pengelli *et al.*, 2006), por lo que sería interesante en futuros trabajos determinar el contenido de este elemento en los dos tipos de suelo.

En un trabajo previo de nuestro grupo, plantas de *C. gayana* cv. Finecut, cultivadas en hidroponia durante 30 días con pH 5,8 y 9,5, no mostraron diferencias en el peso seco aéreo (Avaca, 2015). Sin embargo, Pesqueira *et al.*, (2014) si informaron disminución en el peso seco del vástago de plantas creciendo en las mismas condiciones, pero cuando pasaron de pH 7 a pH 10 con una concentración salina de 25 mM. En *P. coloratum* cv. Klein Verde, Luna *et al.* (2017) observaron una reducción del 40 % en el peso seco de las plantas cuando se cultivaron en suelo alcalino (pH 10) durante 60 días, en relación con las cultivadas en un suelo neutro (pH 7).

El crecimiento de *P. virgatum* cv. Shawnee fue mucho más inhibido en el suelo alcalino-sódico que el de *C. gayana* y *P. coloratum*. Guofu *et al.* (2015) calcularon índices de tolerancia en 30 cultivares de *P. virgatum* con variables tales como el

contenido relativo de agua y el porcentaje de pérdida de electrolitos. Luego de 6 días de cultivo en solución salino-alcalina (150 mM Na⁺ y pH de 9,5), todos los cultivares fueron afectados por la condición de estrés respecto al control, pero el índice permitió identificar cultivares más tolerantes que otros (sensibles).

En nuestro trabajo, tanto la altura de la planta, como el número de macollos y el peso seco por planta, fueron menores en el suelo alcalino-sódico, mientras que el área foliar no arrojó diferencias. La presencia de una menor cantidad de macollos indica que no sólo se afectó el crecimiento sino también el desarrollo.

C. gayana Kunth cv. Finecut fue el genotipo menos afectado por la inundación, en ambos tipos de suelo, en relación con la condición capacidad de campo. Los pesos secos aéreo y radicular, la cantidad de macollos y el área foliar de las plantas fueron similar en ambas condiciones hídricas. Imaz *et al.* (2012), por el contrario, observaron una reducción del 28% del peso seco de plantas de *C. gayana* cv. Finecut expuestas durante dos semanas a condiciones del anegamiento, en relación con plantas cultivadas a capacidad de campo. Sin embargo, Imaz *et al.* (2012) evaluó plantas que se encontraban en un estadio vegetativo más temprano (plantas de dos semanas), lo cual sugiere que las plantas más jóvenes son más sensibles a la inundación.

Luego de 26 días de inundación, el potencial redox del suelo no se vio afectado si lo comparamos con suelo a capacidad de campo, aunque la tendencia fue a disminuir con la hipoxia generada durante la inundación. La textura franco-limosa, igual en ambos tipos de suelo (Tabla 3), podría explicar que el potencial redox no llegó a ser diferente debido a la inadecuada infiltración del agua que genera la presencia de componentes de textura fina.

Las plantas de *P. coloratum* cv. Klein Verde crecieron menos (83 % del PS aéreo respecto al control a capacidad de campo) cuando se inundaron las macetas durante 26 días, independientemente del tipo de suelo. Coincidiendo con esto, Luna *et al.* (2017) encontraron que tanto la alcalinidad (pH = 9) como el anegamiento (16 días), en sustrato inerte (arena) bajo condiciones controladas de invernadero, redujeron en un 85 % el peso seco de plantas de 28 días de edad, respecto a un control con pH 7, sin efectos sinérgicos entre las dos restricciones.

El tipo de suelo es el factor que más afectó a *P. virgatum* cv. Shawnee ya que todas las variables de crecimiento evaluadas fueron menores en suelo alcalino-sódico. Inclusive, el peso seco de la parte aérea en este suelo no presentó diferencias entre condiciones hídricas, probablemente por la fuerte restricción que representaron la alcalinidad y la sodicidad del mismo. En el suelo neutro-no sódico, luego de 26 días de inundación, el peso seco aéreo fue un 23 % inferior respecto al observado a capacidad de campo. Barney *et al.* (2009) evaluaron la respuesta al anegamiento durante 11 semanas de cultivares del tipo "upland" y "lowland" de *P. virgatum*. Los ecotipos "lowland" superaron a los "upland" en condiciones de inundación en la producción de biomasa, el área foliar y la eficiencia en el uso del agua. El cultivar Shawnee, utilizado en este trabajo, es del tipo "upland" (Grigatti *et al.*, 2004) y, a pesar de que no se encontraron estudios sobre las respuestas al anegamiento, su comportamiento fue tal como lo describe Barney *et al.* (2009) para este tipo de cultivares, o sea que las condiciones de anegamiento reducen la producción de biomasa aérea.

P. virgatum cv. Shawnee mostró desarrollo de aerénquima bajo condiciones de anegamiento, pero en los cortes de raíces de plantas expuestas a capacidad de campo se observó tanto presencia como ausencia de dicho tejido. En el cultivar Álamo, a pesar de ser del tipo "lowland", Edwards (2007) observó presencia de aerénquima en el 41,7 % del sistema radicular bajo condiciones control y un aumento de esta proporción (70,8 %) con el agregado de ethephon (precursor del etileno). Según las respuestas descriptas, en *P. virgatum* se vio tanto la presencia como la ausencia de aerénquima constitutivo pero la inundación, en una respuesta mediada por el etileno, incrementa la proporción del tejido aerenquimático en las raíces.

Las plantas de *C. gayana* cv. Finecut cultivadas en suelo NNS y AS mostraron valores de MDA foliar similares (3,91 g⁻¹ PF y 3,76 nmol g⁻¹ PF, respectivamente). Sin embargo, estos valores se podrían considerar elevados, ya que, en un trabajo previo se observó que el MDA foliar del mismo genotipo cultivado en hidroponía fue de 1,8 nmol g⁻¹ PF en solución a pH 7, y de 3,5 nmol MDA g⁻¹ PF a pH 10 (Pesqueira *et al.*, 2014). Esto sugiere la presencia de alguna restricción para *C. gayana* cv. Finecut en el suelo neutro-no sódico que está generando

daño en la membrana similar al observado en condiciones del suelo alcalino-sódico.

P. coloratum cv. Klein Verde no se diferenció entre ninguno de los factores alcalinidad y anegamiento para las variables CRA, MDA y PPE. Coincidentemente, Luna *et al.* (2017), para el mismo cultivar, no encontraron diferencias en los valores de MDA foliar de plantas cultivadas en sustrato inerte con pH 7 y 9, a capacidad de campo. Sin embargo, bajo condiciones de inundación y pH 9, el MDA foliar aumentó.

Los resultados constatan que tanto *C. gayana* cv *Finecut* como *P. coloratum* cv. Klein Verde presentan aerénquima de forma constitutiva, ya que este tejido se observó en los tratamientos a capacidad de campo en ambos tipos de suelo. Tal como lo describe Imaz *et al* (2012), alrededor de un 37% de la superficie de la corteza radicular, en ambas especies, está ocupada por aerénquima constitutivo; y tras 14 días de inundación observaron que dicha superficie llegó a cubrir el 40-48 % en *C. gayana* y 50-55 % en *P. coloratum*. En cambio, Luna *et al.* (2017) no encontraron diferencias en la proporción de aerénquima en *P. coloratum* cv. Klein Verde cuando se inundaron plantas de dos semanas de edad durante 28 días vs las mismas mantenidas a capacidad de campo, ambas en sustrato inerte.

Una diferencia observada en *P. coloratum* fue la presencia de una exodermis bien desarrollada en los tratamientos bajo inundación. Esto se correspondería con la barrera que evita la pérdida radial de oxígeno descrita en algunas especies (Visser *et al.*, 2000; Colmer, 2003).

Aunque hay autores que destacan a *Panicum virgatum* como buena productora de biomasa para suelos con condiciones restrictivas como suelo salinos o alcalinos (Lee *et al.*, 2007; McLaughlin *et al.*, 2005; Parenti *et al.*, 2018; entre otros), en este estudio se observa que la alcalinidad y sodicidad del suelo inhiben fuertemente el crecimiento de *P. virgatum* cv. Shawnee.

Por otro lado, *Chloris gayana* cv. *Finecut* y *Panicum coloratum* cv. Klein Verde responden muy bien a condiciones de alcalinidad, sodicidad y anegamiento. A pesar de que, como se mencionó anteriormente, tanto el anegamiento como la alcalinidad afectan los mecanismos que poseen las plantas para tolerar la toxicidad por sodio al afectar principalmente la disponibilidad de energía en forma

de ATP en las raíces , esto no fue un impedimento para el crecimiento de estas especies, lo cual hace aún más destacado su comportamiento. Además, vale la pena destacar que estos resultados se obtuvieron a partir del cultivo de las plantas utilizando el suelo tal cual se extrajo del lugar, por lo tanto, fueron expuestas a la combinación natural de factores edáficos característicos de estos suelos. En cambio, la mayoría de los datos recabados de la bibliografía sobre el tema se han obtenido a partir del cultivo de las plantas en un sustrato inerte (normalmente perlita, vermiculita y/o arena lavada) y soluciones nutritivas con las condiciones de alcalinidad y salinidad obtenidas a través del agregado de sales de sodio neutras o alcalinas.

El buen comportamiento de *C. gayana* y *P. coloratum* incentiva a hacer extensivo el estudio a otros cultivares y otras condiciones restrictivas, tales como el anegamiento más prolongado, el uso de plantas en un estado fenológico más avanzado, en reposo y a bajas temperaturas, simulando las condiciones que se dan naturalmente en invierno y principio de primavera en la Pampa Deprimida.

8. CONCLUSIONES

A partir de la comparación de la emergencia de plántulas de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein verde y *P. virgatum* cv. Shawnee en dos tipos de suelo, que difieren principalmente en los niveles de pH (6,3 vs. 8,3) y la sodicidad (PSI 5,02 % vs. 20,2 %), y del efecto de la presencia o ausencia de broza en la superficie, se concluyó que:

- La cubierta de broza reduce el porcentaje de emergencia respecto al suelo desnudo en ambos tipos de suelo, independientemente de la especie.
- La velocidad de emergencia es más elevada en los tratamientos con broza.
- *C. gayana* cv. Finecut muestra una VE un 30 % mayor que *P. coloratum* cv. Klein verde y *P. virgatum* cv. Shawnee en todas las condiciones.

A partir de la comparación de las respuestas de plantas de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein verde y *P. virgatum* cv. Shawnee en un estadio vegetativo temprano (hasta 44 días después de la siembra) en dos suelos que difieren

principalmente en los niveles de pH (6,3 vs. 8,3) y sodicidad (PSI 5,02 % vs. 20,2 %) se concluyó que:

- *C. gayana* cv. Finecut y *P. coloratum* cv. Klein verde no muestran diferencias en las variables medidas por efecto del tipo de suelo, excepto para el peso seco aéreo, que fue más del doble en el suelo alcalino-sódico respecto al neutro-no sódico.
- Las plantas de *P. virgatum* cv. Shawnee cultivadas en el suelo alcalino-sódico muestran una marcada inhibición del crecimiento y desarrollo, con respecto a las cultivadas en el suelo neutro-no sódico.

A partir de la comparación de las respuestas (crecimiento vegetativo y desarrollo) de plantas de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein verde y *P. virgatum* cv. Shawnee al anegamiento en dos tipos de suelo se concluyó que:

- Las plantas de *C. gayana* cv. Finecut presentan un peso seco aéreo más elevado en el suelo alcalino-sódico, el doble respecto al suelo neutro no sódico, y no se ven afectadas por el anegamiento.
- Las plantas de *P. coloratum* cv. Klein verde muestran un área foliar dos veces menor en el suelo alcalino-sódico, respecto al neutro no sódico y disminución del 44% del peso seco en el suelo inundado, en relación con el suelo a capacidad de campo.
- La alcalinidad y sodicidad del suelo afecta negativamente el crecimiento y desarrollo de las plantas de *P. virgatum* cv. Shawnee.
- La alcalinidad, sodicidad e inundación no afectan la estabilidad de las membranas de las especies evaluadas.

La evaluación visual de cortes histológicos de raíces de *C. gayana* cv. Finecut, *P. coloratum* cv. Klein verde y *P. virgatum* cv. Shawnee en las dos condiciones hídricas (CC vs. I) y los dos tipos de suelo (AS vs. NNS) mostró que:

- Las raíces de *C. gayana* cv. Finecut y *P. coloratum* cv. Klein verde poseen aerénquima constitutivo en sus raíces, sin embargo, se observa un leve aumento en la condición de inundación respecto a capacidad de campo en los cortes observados. *P. coloratum* presenta una exodermis más desarrollada en inundación, con relación a capacidad de campo.

- Sólo algunas plantas de *P. virgatum* cv. Shawnee cultivadas a capacidad de campo presentaban aerénquima, mientras que en las raíces de plantas inundadas, el parénquima cortical presentaba gran cantidad de tejido aerenquimático y una exodermis totalmente engrosada.

9. BIBLIOGRAFIA

- Aguirrezábal L.A.N., Orioli G.A., Hernández L.F., Pereyra V.R., Miravé J.P. 1996. Girasol: aspectos fisiológicos que afectan el rendimiento. Unidad Integrada Balcarce, Buenos Aires. url: <http://www.biblioteca.org.ar/libros/210709.pdf>
- Apse M.P., Blumwald E. 2007. Na⁺ transport in plants. FEBS Letters 581 (12): 2247- 2254.
- Avaca F.M., García M.D., Pesqueira J. 2015. Efectos de la salinidad y la alcalinidad sobre la germinación y el crecimiento vegetativo temprano de *Chloris gayana* Kunth Universidad Católica Argentina. url: <http://bibliotecadigital.uca.edu.ar/repositorio/tesis/efectos-salinidad-alcalinidad-germinacion.pdf>.
- Avila R.E., Marco O.D., Agnusdei M. 2012. Calidad nutritiva de láminas de *Chloris gayana* en estado vegetativo. Efecto de la reducción del tamaño foliar y envejecimiento. Arch. Latinoam. Prod. Anim. 20(1-2): 17–27.
- Barney J.N., Mann J.J., Kyser G.B., Blumwald E., Van Deizne A., Ditomaso J.M. 2009. Tolerance of switchgrass to extreme soil moisture stress: Ecological implications. Plant Science. doi: 10.1016/j.plantsci.2009.09.003.
- Batista W.B., León R.J.C., Perelman S. 1988. Las comunidades vegetales de un pastizal natural de la región de Laprida, Prov. De Buenos Aires, Argentina. Phytocoenologia 16: 465-480.
- Bodgan. A. 1969. Rhodes grass. Herbage Abstracts 39: 1-13.
- Bui E. 2013. Possible role of soil alkalinity in plant breeding for salt-tolerance. Biol. Lett. 9: 20130566.
- Burkart A. 1969. Flora ilustrada de Entre Ríos, Tomo IV, II: Gramíneas. Ediciones INTA, Buenos Aires.

- Cañibano A., Gandini M., Sacido M., Vázquez P. 2003. El crecimiento de la actividad agrícola en la cuenca del arroyo del Azul, Buenos Aires, Argentina. XI Simposio Latinoamericano sobre percepción remota y sistemas de información espacial- Selper Chile.
- Cannarozzi G., Weichert A., Schnell M., Ruiz C., Bossard S., Blösch R., Plaza S., Chanyalew S., Assefa K., Tadele Z. 2018. Waterlogging affects plant morphology and the expression of key genes in tef (*Eragrostis tef*). Plant Direct.; 2:1–22. <https://doi.org/10.1002/pld3.56>
- Carden D.E. Walker D.J., Flowers T.J., Miller A.J. 2003. Single-cell measurements of the contributions of cytosolic Na⁺ and K⁺ to salt tolerance. Plant Physiology. 131:676–83.
- Chen T.H.H., Murata N. 2000. Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. Curr. Opin. Plant Biol. 5: 250-257.
- Colmer T. D. 2003. 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.
- Dagar J.C., Singh G. 2003. Pasture production in degraded and problematic soils-status and respects, 94-119, En: Jakhmola, R.C. and Jain, R.K. (Editores). Sustainable Animal Production. Pointer Publishers, Jaipur.
- Damario E.A., Pascale A.J. 1988. Características agroclimáticas de la Región Pampeana Argentina. Rev. Facultad de Agronomía, Buenos Aires, 9 (1-2): 41-64.
- D’Ambrogio de Argüeso A. 1986. Manual de Técnicas en Histología Vegetal. Cátedra de Botánica Agrícola. Facultad de Agronomía, U.B.A. Hemisferio Sur, Buenos Aires, Argentina.
- Degenhardt B., Gimmler H., Hose E., Hartung W. 2000. Effect of alkaline and saline substrates on ABA contents, distribution and transport in plant roots. Plant Soil 225: 83-94.
- De Luca M. García Seffino L. Grumberg K. Salgado M. Córdoba A. Luna C. Ortega L. Rodríguez A. Castagnaro A. Taleisnik E. 2001. Physiological causes for decreased productivity under high salinity in Boma, a tetraploid

- Chloris gayana* cultivar. Australian Journal of Agricultural Research 52: 903-910.
- Deifel K.S., Kopittke M. P., Menzies N.W. 2006. Growth response of various perennial grasses to increasing salinity. Journal of Plant Nutrition 29: 1573-1584.
 - Ducke J.A. 1978. The quest for tolerant germoplasm. ASA Special symposium (32): 1-61. Madison, WI.
 - Edwards, L. 2007. "Enhancing the ability of *Panicum virgatum* to survive flooding and its effects on soil activity when used for lakeshore stabilization" (2007). All Dissertations. Paper 146.
 - Etchevehere P.H., 1976. Normas de Reconocimiento de suelos. 2da. Edición actualizada INTA, CIRN, Dept. de Suelos de Castelar, Colección Suelos Nro. 52.
 - Facelli J.M., Picket S.T.A. 1991. Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. Botanical Review 57:(1): 1-32.
 - Furumoto T., Yamaguchi T., Ohshima-Ichie Y. 2011. A plastidial sodium-dependent pyruvate transporter. Nature 476: 472-475.
 - Gago A.M. 2017. Comparación de la germinación de *Panicum virgatum* y *Chloris gayana* y efectos del priming de las semillas sobre la germinación y crecimiento de plántulas de *Panicum virgatum* en condiciones de salinidad y alcalinidad. Trabajo Final de grado. Universidad Nacional de Lomas de Zamora, Facultad de Ciencias Agrarias.
 - García M.D., Pesqueira J., Gago A., Bermúdez P.S., La Greca C.L., Otondo J. 2015. Physical purity and germination of *Chloris gayana* and *Panicum coloratum* seeds collected from plants grown in an alkaline-sodic soil. 2015. 5th International Symposium of Forage Breeding, Buenos Aires, Argentina.
 - García M.D., Pesqueira J., Otondo J. 2018. Pureza física y germinación de cariopses de *Chloris gayana* Kunth y *Panicum coloratum* L. cosechados de plantas cultivadas en un suelo alcalino-sódico. Revista de Investigaciones Agropecuarias, INTA, Vol. 44, N° 1, 84-91.
 - Gianoli E., Cabrera H. 2004. Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. Fisiología ecologica en plantas. Valparaiso, Chile Pp 13-25.

- Hu G., Liu Y., Duo T., Zhao B., Cui G., Ji J, *et al.* 2018. Antioxidant metabolism variation associated with alkali-salt tolerance in thirty switchgrass (*Panicum virgatum*) lines. PLoS ONE 13(6): e0199681. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199681>
- Grigatti M., Barbanti L., Pritoni G., Venturi G. 2004. Comparison of switchgrass (*Panicum virgatum* L.) genotypes as potential energy crop. Second World Conference on Biomass for Energy, Industry and Climate Protection.
- Grimoldi A.A., Insausti P., Vasellati V., Striker G.G. 2005. Constitutive and plastic root traits and their role in differential tolerance to soil flooding among coexisting species of lowland grassland. International Journal of Plant Sciences 166: 805-813.
- Gross K.L., Werner P.A. 1982. Colonizing abilities of biennial plant species in relation to ground cover: Implications for their distributions in a succesional serie. Ecological Society of America, 63(4):921-931.
- Heath R.L., Parker L. 1968. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. Archives of Biochemistry and Biophysics, 125, 189–198.
- Imaz A.J. Tolerancia a la Inundación de Especies Gramíneas Forrajeras Megatérmicas: Bases Ecofisiológicas Relacionadas con su Instalación y Producción. 2009. Tesis de M.Sc. Universidad de Buenos Aires.
- Imaz A.J., Giménez D.O., Grimoldi A.A., Striker G.G. 2012. The effects of submergence on anatomical, morphological and biomass allocation responses of tropical grasses *Chloris gayana* and *Panicum coloratum* at seedling stage. Crop & Pasture Science 63: 1145-1155 <http://dx.doi.org/10.1071/CP12335>
- Imaz J.A., Giménez D.O., Grimoldi A.A., Striker G.G. 2015. High recovery ability overrides the negative effects of flooding on growth of tropical grasses *Chloris gayana* and *Panicum coloratum*. Crop and Pasture Science 66(1): 100-106.
- Imaz J.A., Merani V., Dos Santos D., Benvenuti M., Giménez D.O., Hernandez O., Arroquy J.I. 2017. Efectos del forraje diferido como cobertura de invierno en el crecimiento primaveral de las gramíneas

tropicales *Chloris gayana* y *Panicum coloratum*. Tropical Grasslands-Forrajes Tropicales. Vol. 5(1):29–39.

- Imbellone P.A., Gimenez J.E., Panigatti J.L. 2010. Suelos de la región pampeana, procesos de formación. Ediciones INTA. Instituto de suelos, INTA.
- INTA-CIRN (1990) “Atlas de suelos de la republica argentina”. Proyecto PNUD ARG 85/019. Buenos Aires, Argentina.
- Islam M., Akhter M., Sabagh A. El Liu L.Y., Nguyen N.T., Ueda A., Y.M., Saneoka H. 2011. Comparative studies on growth and physiological responses to saline and alkaline stresses of Foxtail millet (*Setaria italica* L.) and Proso millet (*Panicum* L.). Aust. J. Crop Sci. 5: 1269–1277.
- ISTA, 2007. International rules for seed testing, International Rules for Seed Testing 2007. The International Seed Testing Association (ISTA) Zürichstr. 50, CH-8303 Bassersdorf, Switzerland.
- Jackson M.B. 1982. Ethylene as a growth promoting hormone under flooded conditions. In: Wareing PF, ed. Plant growth regulators 1982. London: Academic Press, 291-301.
- Jackson M.B, Armstrong W. 1999. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. Plant Biology. 1: 274-287.
- Jackson M.B., Colmer T.D. 2005. Response and adaptation by plants to flooding stress – Preface. Annals of Botany. 96: 501–505. <https://doi.org/10.1093/aob/mci205>
- Javid M., Nicolas M., Ford R. 2011. Current knowledge in physiological and genetic mechanisms underpinning tolerances to alkaline and saline subsoil constraints of broad acre cropping in dryland regions. In Abiotic stress in plants -mechanisms and adaptations (eds A Shanker, B Venkateswarlu), pp. 193–214. Rijeka, Croatia.
- Jenkins S., Barrett-Lennard E.G., Rengel Z. 2010. Impacts of waterlogging and salinity on puccinellia (*Puccinellia ciliata*) and tall wheatgrass (*Thinopyrum ponticum*): zonation on saltland with a shallow water-table, plant growth, and Na⁺ and K⁺ concentrations in the leaves. Plant Soil 329: 91-104.

- Jessop R.S., Stewart L.W. 1983. Effects of crop residues, soil type and temperature on emergence and early growth of wheat. *Plant and Soil* 74:101-109.
- Jimenez J. de la C., Moreno L. P., Magnitskiy S. 2012. Respuesta de las plantas a estrés por inundación. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*. 6 (1): 96-109.
- Kobayashi H., Masaoka Y., Takahashi Y., Sato S. 2007. Ability of salt glands in Rhodes Grass (*Chloris gayana* Kunth) to secrete Na⁺ and K⁺. *Soil Science and Plant Nutrition* 53: 764-771.
- Laanbroek H.J. 1990. Bacterial cycling of minerals that affect plant growth in waterlogged soils – A review. *Aquatic Botany*, 38: 109-125. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(90\)90101-P](https://doi.org/10.1016/0304-3770(90)90101-P)
- Lavado. R.S., Taboada. M.A. 2017. Genesis y propiedades de los suelos halomorficos. En: Taleisnik E., Lavado R.S (ed). *Ambientes salinos y alcalinos de la Argentina*. Universidad Católica de Córdoba. 9-28.
- Lee D.K., Doolittle J.J., Owens V.N. 2007. Soil carbon dioxide fluxes in established switchgrass land managed for biomass production. *Soil Biology & Biochemistry*. 39, 178-186.
- Li R., Shi F., Fukuda K., Yang Y. 2010. Effects of salt and alkali stresses on germination, growth, photosynthesis and ion accumulation in alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Soil Sci. Plant Nutr.* 56: 725-733.
- Lindhauer M.G., de Fekete M.A.R. 1990. Starch synthesis in potato (*Solanum tuberosum*) tubers: Activity of selected enzymes in dependence of potassium content in storage tissue. *Plant and Soil* 125: 291-295.
- Liu Y., Wang Q., Zhang Y., Cui J., Chen G. 2014. Synergistic and Antagonistic Effects of Salinity and pH on Germination in Switchgrass (*Panicum virgatum* L.). *PLoS ONE* 9(1): 82-95 e85282. doi:10.1371/journal.pone.0085282
- Luna D.F., Aguirre A., Pittaro G., Bustos D., Ciacci B., Taleisnik E. 2017. Nutrient deficiency and hypoxia as constraints to *Panicum coloratum* growth in alkaline soils. *Grass and Forage Science*. 72(4): 640-653.

- Lowry D.B., Behrman K.D., Grabowski P., Morris G.P., Kiniry R., Juenger T.E. 2014. adaptations between ecotypes and along environmental gradients in *Panicum virgatum*. *The American Naturalist* 183(5): 51-65
- Markan E., LaGreca C., Gago A., Pesqueira J., García M.D. 2013. Germinación de semillas de *Panicum virgatum* L. bajo estrés por salinidad y alcalinidad. Reunión de la sociedad argentina de botánica. Actas de la reunión.
- Martín B., Sosa O., Magra G., Zerpa G., Besson P. 2012. Emergencia de forrajeras en un suelo salino-alcalino tratado con yeso. *Revista Argentina de Producción Animal*, 32(2):157-164.
- Maathius F.J.M. 2014. Sodium in plants: Perception, signalling, and regulation of sodium fluxes. *Journal of Experimental Botany*. 65(3): 849-858.
- Mathers A.C., Lotspeich F.B., Laase G.R., Wilson G.C. 1966. Strength of compacted Amarillo fine sandy loam as influenciaded by moisture, clay content and exchangeable cation. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 30: 788-791
- McLaughlin S.B., Kszos L.A. 2005. Development of switchgrass (*Panicum virgatum*) as a bioenergy feedstock in the United States. *Biomass and Bioenergy* 28: 515–535.
- Miaczynski C.R.O. 1995. Los suelos Hidromorficos E Hidroalomorficos. *Rev. Fac. Agr.* 15(1417): 23-36.
- Morello J., Mateucci S.D., Rodríguez A.F., Silva M. 2018. Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos, 466-473. FADU, UBA.
- Mwale S.S., Hamusimbi C., Mwansa K. 2003. Germination, emergence and growth of sunflower (*Helianthus annuus* L.) in response to osmotic seed priming. *Seed Sci. Technol.* 31: 199-206.
- Nishiuchi S., Yamauchi T., Takahashi H., Kotula L., Nakazono M. 2012. Mechanisms for coping with submergence and waterlogging in rice. *Rice* (N.Y.) 5(1): 2. <https://doi.org/10.1186/1939-8433-5-2>
- Otondo J. 2011. Efectos de la introducción de especies megatérmicas sobre características agronómicas y edáficas de un ambiente halomórfico de la pampa inundable. Tesis de M. Sc. Escuela para graduados Alberto Soriano. FAUBA, argentina, pp 58.

- Otondo J., Melani E.M., Cicchino M.A., Calvetty M. 2013. Evolución de la densidad de matas de pasturas subtropicales de la cuenca del salado. 36° Congreso AAPA. RAPA 33, Sup 1: 237.
- Otondo J., Pesqueira J., Markan E., García M.D. 2014. Implantación de *Panicum coloratum* y *Chloris gayana* en suelos bajos salino-alcalinos. Tercera Reunión de la Red Argentina de Salinidad. Chascomús, Buenos Aires
- Otondo J., Borrajo C., Bandera R. 2017. Forrajeras templadas y subtropicales en suelos afectados por sales de regiones húmedas y subhúmedas de la República Argentina. En: Taleisnik E., Lavado R.S (ed). Ambientes salinos y alcalinos de la Argentina. Universidad Católica de Córdoba.
- Parenti A., Lambertini C., Monti A. 2018. Areas with Natural Constraints to Agriculture: Possibilities and Limitations for The Cultivation of Switchgrass (*Panicum Virgatum* L.) and Giant Reed (*Arundo Donax* L.) in Europe. Springer International Publishing AG, part of Springer Nature 2018 R. Li, A. Monti (eds.), *Land Allocation for Biomass Crops*, <https://doi.org/10.1007/978-3-319-7453673>.
- Parrondo R.T., Gosselink J.G., Hopkinson C.S. 1978. Effects of salinity and drainage on the growth of three salt marsh grasses. *Botanical Gazette* 139: 102-107.
- Paruelo J.M., Sala O.E. 1990. Caracterización de las inundaciones en la Depresión del Salado: dinámica de la capa freática. *Turrialba* 40: 5–11.
- Paruelo J.M., Guerscchman J.P., Veron S.R. 2005. Expansión agrícola y cambios en el uso del suelo. *Revista ciencia hoy* 15 (87): 14-23
- Pengelly B.C., Auricht G., Benell M., Cook B.G. 2006. Identifying potential pasture species for grazing systems in the Malee-Wimmera. CSIRO Sustainable Ecosystems, Canberra, pp109.
- Pérez R.A., Rossi C.A., Otondo J., Torrá E., Bidart A. 2007. Implantación de gramíneas subtropicales en bajos alcalino-sódicos del pastizal de la Cuenca del Salado. Primera evaluación. *Sitio Argentino de Producción Animal*, 11 pp. url: <https://www.researchgate.net/publication/237653646> Implantacion de

Gramineas Subtropicales en Bajos Alcalino

Sodicos del Pastizal de la Cuenca del Salado Primera Evaluacion

- Pesqueira J., Markan E.D., Bermúdez P.S., García M.D. 2014. La alcalinidad y la salinidad disminuyen el crecimiento e incrementan la peroxidación lipídica en *Chloris gayana*. III Congreso de la Red Argentina de Salinidad, Chascomús, abril 2014, pág. 81.
- Pesqueira J., Huarte R.H., García M. D. 2016. Producción de biomasa y respuesta a la fertilización de especies forrajeras subtropicales cultivadas en la Pampa Deprimida Bonaerense. RIA (Revista de Investigaciones Agropecuarias) INTA 42 (1), 79-86.
- Pesqueira J.; Otondo J.; García M.D. 2017. Producción de biomasa, cobertura y calidad forrajera de *Chloris gayana* y *Panicum coloratum* en un suelo alcalino sódico de la Depresión del Salado. Revista Investigaciones Agropecuarias, INTA Ediciones, pág. 231 – 238, vol.43, n°3, 2017.
- Petruzzi H., Stritzler N. 2003. Mijo perenne - *Panicum coloratum*. EEA Anguil INTA. 1-28.
- Pezeshki S.R. 1991. Respuestas de las plantas al anegamiento. Traducción y adaptación de Plant response to flooding. En “Plant Environment Interactions”, Robert E. Wilkinson Ed. Pezeshki.
- Ponsens J., Hanson J., Schellberg J., Moeseler B.M. 2010. Characterization of phenotypic diversity, yield and response to drought stress in a collection of Rhodes grass (*Chloris gayana* Kunth) accessions. Field Crops Research 118(1): 57-72.
- Porter C.L. 1966. An Analysis of Variation Between Upland and Lowland Switchgrass, *Panicum Virgatum* L., in Central Oklahoma. Ecology: 47(6): 980-992.
- Puchulu M.E. 2008. Salinización de los suelos. Su incidencia en la provincia de Tucumán y en la República Argentina. Acta Geológica Lilloana 21(1): 81-94.
- Ribotta A.N., Griffa S.M., Díaz D., Carloni E.J., López Colomba E., Tommasino E.A. Quiroga M., Luna C., Grunberg K. 2013. Selecting salt-tolerant clones and evaluating genetic variability to obtain parents of new diploid and tetraploid germplasm in rhodesgrass (*Chloris gayana* Kunth). South African Journal of Botany 84: 88-93.

- Roupheal Y., Giordano M., Cardarelli M., Cozzolino E., Mori M., Kyriacou M., Bonini P., Colla G., Roupheal Y., Giordano M., Cardarelli M., Cozzolino E., Mori M., Kyriacou M.C., Bonini P., Colla G., 2018. Plant- and seaweed-based extracts increase yield but differentially modulate nutritional quality of greenhouse spinach through biostimulant action. *Agronomy* 8: 126. <https://doi.org/10.3390/agronomy8070126>
- Russell J.S. 1976. Comparative salt tolerance of some tropical and temperate legumes and tropical grasses. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry* 16: 103-109.
- Ryser P., Harneet K.G., Collin J.B. 2011. Constraints of root response to waterlogging in *Alisma triviale*. *Plant Soil* 343: 247-260.
- Sánchez R.M., Guerra L., Scherger M. 2015. Evaluación de las áreas bajo riego afectadas por salinidad y/o sodicidad en Argentina. Programa nacional de agua.
- Seago M.B., Colmer T.D. 2005. Responce and adaptation by plants to flooding stress. *Annals of botany* 96: 501-505.
- Singh R.K., Mishra B., Chauhan M.S., Yeo A.R., Flowers S.A., Flowers T.J. 2002. Solution culture for screening rice varieties for sodicity tolerance. *J. Agr. Sci.* 139: 327-333.
- Smith K.A., Russell R.S. 1969. Occurrence of ethylene, and its significance, in anaerobic soil. *Nature* 222: 769-771.
- Sosa O., Martin B., Zerpa G., Montico S. 2006. Evolución anual de la broza en diversas unidades forrajeras de un pastizal natural. *Revista Científica Agropecuaria* 10(1): 33-45.
- Striker G., Insausti P., Grimoldi A. 2008. Flooding Effects on Plants Recovering from Defoliation in *Paspalum dilatatum* and *Lotus tenuis*. *Annals of Botany* 102: 247-254.
- Subbarao G.V., Berry L., Wheeler R.M. 2003. Critical Reviews in Plant Sciences, 22(5):391-416.
- Taboada M.A., Lavado R.S. 2003. Inundaciones. Consecuencia sobre los suelos. Cuando el agua se retira. *Encrucijadas UBA* 21: 28-37.
- Taiz L., Zeiger E. 2006. *Plant physiology*. 4th ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.1338

- Taleisnik E., Peyrano G., Arias C. 1997. Response of *Chloris gayana* cultivars to salinity. Germination and early vegetative growth. *Tropical Grassland* 31: 232-240.
- Timothy J. Flowers T.J., Colmer T. D. 2008 Salinity tolerance in halophytes. *Tansley review. New Phytologist*. 179: 945–963
- Timson J. 1965. A new method of recording germination data. *Nature* 207: 216-217.
- Trewavas A.J., Malho R. 1997. Signal perception and transduction: the origin of the phenotype. *Plant Cell* 9: 1181–1195.
- Unger I.M., Motavalli P.P., Muzika R.M. 2009. Changes in soil chemical properties with flooding: A field laboratory approach. *Agr. Ecosyst. Environ.* 131: 105-110.
- Vázquez de Aldana B.R., De las Heras P., Perez-Corona M.E. 2012. *Sociedad española para el estudio de los pastos* 8:163-169.
- Viglizzo, E.F., Frank F.C., Carreño L.V., Jobbágy E.G., Pereyra H., Clatt J., Pincén D., Ricard M.F. 2011. Ecological and environmental footprint of 50 years of agricultural expansion in Argentina. *Global Change Biology* 17: 959-973.
- Visser E.J., Colmer W.T.D., Blom C.W.P.M., Voesenek L.A.C.J. 2000. Changes in growth, porosity, and radial oxygen loss from adventitious roots of selected mono- and dicotyledonous wetland species with contrasting types of aerenchyma. *Plant, Cell and Environment* 23: 1237–1245.
- Warner D.A., Maurice S.B., Edwards G. 1987. Photosynthesis, leaf anatomy and cellular constituents in the polyploid C₄ grass *Panicum virgatum*. 81: 461-466
- Watanabe K., Nishiuchi S., Kulichikhin K., Nakazono M. 2013. Does suberin accumulation in plant roots contribute to waterlogging tolerance? *Frontiers in Plant Science* 4: 178.
- Wicke B., Smeets E., Dornburg V., Vashev B., Gaiser T., Turkenburg W., Faaij A. 2011. The global technical and economic potential of bioenergy from salt-affected soils. *Energy and Environmental Science*. 4(8): 2669-2681.

- Wu H. 2018. Plant salt tolerance. *The Crop Journal* 22: 215-225.
- Yang C., Jianaer A., Li C., Shi D., Wang D. 2008. Comparison of the effects of salt-stress and alkali-stress on photosynthesis and energy storage of an alkali-resistant halophyte *Chloris virgata*. *Photosynthetica* 46: 273–278.
- Zhang H.X., Zhou D.W., Tian I., Huang Y.X., Sun Z.W. 2012. Comparison of seed germination and early seedling growth responses to salinity and temperature of the halophyte *Chloris virgata* and the glycophyte *Digitaria sanguinalis*. *Grass and Forage Science* 68: 596-604.