

Tolerancia de leguminosas herbáceas estivales a condiciones de anegamiento temporal

Tolerance of herbaceous summer legumes of temporary waterlogging

ELSA M. CIOTTI¹, MARÍA E. CASTELÁN¹, CLAUDINA M. HACK¹, MIRIAM PORTA¹, Y ANA M. GONZÁLEZ^{1,2}

¹Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Nordeste (UNNE), Corrientes, Argentina. <http://agr.unne.edu.ar>

²Instituto de Botánica del Nordeste (IBONE), Universidad Nacional del Nordeste (UNNE), Corrientes, Argentina. <http://ibone.unne.edu.ar>

Palabras clave: Leguminosas forrajeras, inundación, *Aeschynomene americana*, *Desmanthus virgatus*, *Macroptilium lathyroides*, Nordeste de Argentina.

Keywords: Forage legumes, flooding, *Aeschynomene americana*, *Desmanthus virgatus*, *Macroptilium lathyroides*, Northeast Argentina.

Resumen

El objetivo del presente trabajo fue evaluar la adaptación de 4 leguminosas herbáceas de ciclo estival a condiciones de anegamiento temporal. En condiciones de casa de malla de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional del Nordeste (UNNE) en Corrientes, Argentina, fueron evaluadas la especie *Desmanthus virgatus* y *Aeschynomene americana* en fase vegetativa y *Macroptilium lathyroides* y *M. atropurpureum* tanto en fase vegetativa como reproductiva. El diseño experimental fue de bloques al azar con cinco repeticiones. Los tratamientos fueron: T0 testigo (riego diario); T1 saturación de suelo por ascenso capilar del agua, colocando las macetas con plantas en recipientes de 5 L de capacidad con un nivel de 10 cm de agua permanente; y T2 inundación, manteniendo una lámina de agua de 5 cm sobre el nivel del suelo, para lo cual las macetas se colocaron en recipientes de 10 L de capacidad. El período de anegamiento fue de 7 días. Los resultados mostraron que el anegamiento no tuvo efecto en la producción de biomasa aérea y radical ni en la nodulación de *A. americana*, mientras que *D. virgatus* presentó la mejor producción de materia seca en condiciones de suelo saturado. *Macroptilium lathyroides* mostró en fase reproductiva mayor tolerancia a inundación que en fase vegetativa, probablemente debido a la gran cantidad de raíces adventicias y tejido aerenquimático que formó. *Macroptilium atropurpureum* mostró adaptación a las condiciones de inundación temporal. La supervivencia y rápida recuperación de estas especies confirmarían su potencial forrajero para zonas bajas en el Nordeste de Argentina.

Abstract

A greenhouse study to evaluate adaptation of 4 herbaceous summer legumes to temporary waterlogging was conducted. Species evaluated were *Desmanthus virgatus* and *Aeschynomene americana* in their vegetative stage, and *Macroptilium lathyroides* and *M. atropurpureum* in both vegetative and reproductive stages. The experimental design was randomized blocks with 5 replications and treatments were: T0, control; T1, saturation by capillary movement placing pots in buckets of 5 L with 10 cm of permanent water; and T2, flooding, placing pots in buckets of 10 L and a layer of water 5 cm above the soil. The duration of the water treatments was 7 days. Waterlogging did not affect shoot or root biomass production nor nodulation in *A. americana*, whereas *D. virgatus* had its highest dry matter production in saturated soil (T1). In *M. lathyroides* flooding tolerance was more evident in the reproductive than in the vegetative stage, probably due to more production of adventitious roots and formation of aerenchymatic tissue. *Macroptilium atropurpureum* showed adaptation to temporary flooding. Survival and quick recovery of these species would confirm their potential as forages for temporarily waterlogged soils.

Correspondence: E. Ciotti, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Nordeste (UNNE), Sargento Cabral 2131, CP 3400 Corrientes, Argentina.
Email: elsaciotti@gmail.com

Introducción

La inundación del suelo y la defoliación de las plantas son algunos de los factores ambientales y de manejo que afectan el rendimiento de las plantas en muchos ecosistemas pastoriles del mundo (McNaughton 1983; Soriano 1991; Loreti et al. 1994) y por tanto tienen un papel relevante como factor de selección natural (Vignolio et al. 1994).

En la región del Nordeste argentino existe una alta proporción de suelos con horizontes de baja permeabilidad o áreas deprimidas que provocan problemas de drenaje permanente o temporal (Ligier 2002). En los últimos años los problemas de anegamiento e inundaciones en amplias zonas del territorio nacional son cada vez más graves. A nivel de campo, en los lotes con exceso de agua se observan reducciones entre 50 y 100% en la producción de forraje debido a la asfixia de las raíces (Ciparicci et al. 2014). En la provincia de Corrientes, los campos bajos o humedales ocupan alrededor de 30% de la superficie, lo que representa aproximadamente 5 millones de hectáreas (Escobar et al. 1996; Canevari et al. 1999; Ligier 2002). Estos ambientes tienen aptitud ganadera y en ellos se encuentran pastizales sobre suelos hidromórficos, gramillares de bajos, cañadas y malezales (Carnevali 1994; Arbo et al. 2002; Schinini et al. 2004).

En los pastizales de la región predominan gramíneas y ciperáceas con baja presencia de leguminosas (5–10% como aporte a la biomasa total) (Hack et al. 2009). No obstante, una mayor presencia de leguminosas mejoraría la calidad de la dieta, además de aportar nitrógeno al sistema. Existen especies de gramíneas cultivadas y nativas adaptadas a suelos con drenaje deficiente como *Brachiaria mutica* (pasto pará), *B. arrecta* (pasto tanner), *Acroceras macrum* (pasto Nilo), *Echinochloa* spp. y *Paspalum repens*, entre otras (Skerman y Riveros 1992; Mannetje y Jones 1992; Carnevali 1994; Schinini et al. 2004; Cook et al. 2005). En cuanto a leguminosas herbáceas, es reconocida la tolerancia a anegamiento de los géneros *Aeschynomene*, *Macroptilium*, *Desmodium*, *Centrosema* y *Stylosanthes* (Whiteman et al. 1983; McIvor 1976; Schinini et al. 2004; Cook et al. 2005) y en particular, de las especies *Lotus pedunculatus*, *Vigna parkeri*, *Trifolium semipilosum*, *Aeschynomene americana* y *Medicago sativa* (Shiferaw et al. 1992) y *Lotus tenuis* (Vignolio et al. 1994; Striker et al. 2007).

El anegamiento se caracteriza por condiciones de deficiencia de oxígeno en la rizósfera de las plantas (Loreti et al. 1994; Jackson y Colmer 2005) y cambios de características morfológicas y anatómicas a nivel de raíz y

tallo, lo que les permite a las plantas adaptarse y sobrevivir en esas condiciones (Baruch y Mérida 1995; Dias-Filho y Carvalho 2000; Voesenek et al. 2004). Estas alteraciones pueden ser, entre otras: elongación de tallo (Javier 1985; Grimoldi et al. 1999; Voesenek et al. 2004); formación de tejido aerenquimático (Evans 2003; Parent et al. 2009) y en el caso de leguminosas, nodulación en hipoxia (Goormachtig et al. 2004). Baruch y Mérida (1995) observaron en raíces formadas bajo condiciones de exceso de agua incremento del diámetro, reducción del número de los pelos absorbentes, acortamiento y ramificación de las raíces, disminución del peso radical e incremento de la lignificación y suberización de la pared celular.

En general, el anegamiento temporal influye de manera adversa en la fisiología y el crecimiento de las plantas, causando disminución en la absorción de nutrientes, reducción en la proporción de raíces y tallos, cierre de estomas y consecuentemente limitaciones fotosintéticas, clorosis foliar, senescencia y muerte (Krizek 1982; López 2009).

En el norte de la provincia de Corrientes, Argentina, en un ensayo de campo en suelo arcilloso, al evaluar la tolerancia de las leguminosas *Stylosanthes guianensis* (cv. Graham y accesión CIAT 184) y *Arachis pintoi* (accesiones CIAT 17434 y 18748) a condiciones de anegamiento temporal, se observaron incrementos en la producción de macollos y en *A. pintoi* inducción de la floración (Ciotti et al. 2006).

Las precipitaciones en la región del Nordeste argentino tienen una marcada estacionalidad, con picos en marzo y en el periodo octubre - noviembre. El exceso de lluvias afecta negativamente las especies estivales. Por tanto, encontrar especies forrajeras estivales que toleren excesos hídricos facilitaría la incorporación de una extensa área con drenaje deficiente a la ganadería regional. *Desmanthus virgatus*, *Aeschynomene americana* y *Macroptilium lathyroides*, especies que fueron utilizadas en este ensayo, son nativas de los pastizales en la región y su presencia se registra tanto en suelos arenosos como en suelos de drenaje deficiente (Burkart 1952; Fernández et al. 1983; Schinini et al. 2004). *Macroptilium atropurpureum* se encuentra naturalizada en esta región donde se presenta de forma espontánea en las partes más altas de los campos (lomadas arenosas). Estas especies resultan de interés por su potencial para ser incorporadas a otros sitios con anegamiento temporal.

El objetivo del presente trabajo fue evaluar la tolerancia y el potencial de producción de biomasa forrajera de 4 leguminosas herbáceas de ciclo estival a condiciones de anegamiento temporal.

Materiales y Métodos

El ensayo se realizó en casa de malla con especies de ciclo estival en la Unidad Experimental de la Cátedra de Forrajicultura, ubicada en el predio de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional del Nordeste (UNNE) en Corrientes, Argentina (27°28' N, 58°16' O; 56 msnm).

El suelo utilizado es arcilloso y fue tomado en una zona que presenta normalmente encharcamiento y anegamiento temporal, perteneciente a la serie Paso de la Patria, clasificado como Albaqualf Vértico. Presenta severas limitaciones para el uso de cultivos por la susceptibilidad al anegamiento, drenaje deficiente, capa arable poco profunda y bajo contenido de materia orgánica (Escobar et al. 1996).

Se evaluaron 4 especies de uso potencial en suelos anegables: *Aeschynomene americana*, *Desmanthus virgatus*, *Macroptilium lathyroides* y *M. atropurpureum*. Para el establecimiento de las tres primeras especies se utilizaron semillas recolectadas en poblaciones localizadas en campos bajos de la región, mientras que para *M. atropurpureum* se empleó semilla cosechada de plantas de origen no conocido existentes en el jardín de introducción de la UNNE. Todas las especies fueron inoculadas con una solución acuosa de *Bradyrhizobium* sp. preparada en el Instituto Agrotécnico Pedro Fuentes Godo de la UNNE. Para la siembra de los materiales se utilizaron macetas de 4 L de capacidad y 20 cm de altura, que fueron llenadas con 4 kg de suelo. En cada maceta se sembraron 8 semillas y se dejaron 5 plantas en cada una de ellas.

Se utilizó un diseño experimental de bloques al azar con cinco repeticiones. Los tratamientos fueron los siguientes: T0, testigo (riego diario); T1, saturación por ascenso capilar colocando las macetas en baldes de 5 L con 10 cm de agua permanente; y T2, inundación colocando las macetas en baldes de 10 L con agua de manera que el nivel del agua superara en forma permanente 5 cm el nivel del suelo. El período de anegamiento fue de 7 días, con un tiempo de recuperación de 10 días cuando se cosecharon las plantas y se hicieron las evaluaciones. En los suelos de la región el período de permanencia del agua varía entre 5 y 10 días (Ligier 2002).

En *D. virgatus* y *A. americana* se aplicaron los tratamientos T0, T1 y T2 en fase vegetativa, cuando las plantas tenían 12 cm de altura (aproximadamente 13 días después de emergencia). En *M. lathyroides* y *M. atropurpureum* los tratamientos fueron T0 y T2, aplicados tanto en fase vegetativa, cuando las plantas tenían 12 cm de altura (aproximadamente 13 días después de emer-

gencia), como en fase reproductiva, cuando en todas las repeticiones se observó por lo menos una flor. En todos los casos se evaluaron: la producción de materia seca (MS) total; el peso seco de la parte aérea; el peso seco de raíces; y nodulación. Para las determinaciones de la producción de MS las plantas fueron cosechadas y secadas a 60 °C antes de determinar su peso seco. Después del corte las raíces fueron sumergidas en agua durante 12 h antes de tratarlas durante 8 h con una solución dispersante orgánica de hexametáfosfato de sodio. Finalmente fueron lavadas con agua abundante, pesadas y llevadas a estufa para determinar el peso seco (g/maceta). La evaluación de la nodulación se hizo utilizando la escala propuesta por Bradley (1982) que combina cantidad, tamaño y color de los nódulos, de la forma siguiente: Pobre: entre 0 y 50 nódulos/maceta, tamaño <3 mm, color rosa claro; Buena: entre 51 y 150 nódulos, tamaño entre 3 y 7 mm y color rosa intenso; Excelente: más de 150 nódulos/maceta, tamaño >7 mm y color rosa intenso. En forma cualitativa se evaluó además el vigor de las plantas, utilizando una escala de 1 (mínimo) a 5 (máximo). Se registraron la cantidad de hojas/planta con síntomas de clorosis y la presencia de hojas senescentes.

En *M. lathyroides* se hizo un análisis anatómico del cuello (intersección tallo-raíz) y raíces. Para ello se utilizó material fijado en FAA (alcohol 70°, ácido acético y formol, 90:5:5) con inclusión en parafina según la técnica propuesta por Johansen (1940), modificada por González y Cristóbal (1997). Se realizaron cortes seriados con micrótopo rotativo, de 12 µm de espesor y se empleó doble tinción safranina-Astra blue (Luque et al. 1996).

Los resultados cuantitativos fueron sometidos a un análisis de varianza (ANOVA) para cada especie y fase fenológica, según el diseño experimental. Las diferencias entre las medias se comprobaron con la prueba de Tukey utilizando el paquete Infostat 2006 (Di Rienzo et al. 2006) con un nivel de significancia $P < 0.05$.

Cuando fue necesario se controlaron plagas y enfermedades. En la fase vegetativa se observó un ataque leve de orugas (*Spodoptera frugiperda*) y en inundación se detectó un ataque de pulgón negro (*Toxoptera aurantii*). Ambas plagas fueron controladas con Avamectina al 1.8%.

Resultados

Producción de materia seca

En el Cuadro 1 se presenta la producción de la MS aérea y de raíces de *Aeschynomene americana* y *Desmanthus virgatus*.

En *A. americana* no se observaron diferencias ($P>0.05$) entre tratamientos en la producción de MS de la parte aérea y de las raíces, ni en caracteres morfológicos como coloración y vigor de hojas, así como como presencia de síntomas de estrés.

En *D. virgatus* las producciones de MS de la parte aérea y de las raíces fueron mayores en el T1 (saturación) que en el T2. En el T1 se observó un mayor desarrollo del xilopodio, órgano radical fibroso-leñoso que tiene un tejido de reserva (Burkart 1952). El desarrollo radical tanto de raíces caulinares como adventicias fue menor ($P<0.05$) en T2.

La altura de las plantas de *A. americana* al momento del corte fue diferente ($P<0.05$), siendo, respectivamente, los tratamientos saturación (T1) e inundación (T2) 20 y 40% superiores al testigo (T0). En *D. virgatus*, por el contrario, no se detectaron diferencias ($P>0.05$) en altura de plantas entre los tratamientos testigo (T0) e inundación (T2). En el tratamiento de saturación (T1) la altura promedio fue 38.4 cm, siendo diferente ($P<0.05$) a los demás tratamientos (Cuadro 1).

En el Cuadro 2 se presenta la producción de MS aérea y de raíces de *M. lathyroides* y *M. atropurpureum* en fase vegetativa y reproductiva.

Cuadro 1. Producción de materia seca de la parte aérea y raíces, altura de plantas y número de nódulos en *Aeschynomene americana* y *Desmanthus virgatus* en respuesta a 7 días de anegamiento en la fase vegetativa.

Table 1: Dry matter yield of shoot and root biomass, plant height and nodule number of *Aeschynomene americana* and *Desmanthus virgatus* in response to 7 days waterlogging during the vegetative stage.

Especie y tratamiento de anegamiento	MS aérea (g/maceta)	MS raíces (g/maceta)	Altura (cm)	Nódulos (No./maceta)
<i>Aeschynomene americana</i>				
T0 (testigo)	6.8a ¹	5.2a	24.6c	130a
T1 (saturación)	7.7a	4.9a	29.4b	140a
T2 (inundación)	7.9a	5.3a	34.9a	135a
DLS ($P<0.05$) ²	3.0	2.48	2.1	15
<i>Desmanthus virgatus</i>				
T0 (testigo)	2.5ab	4.1ab	28.1b	9a
T1 (saturación)	3.7a	4.8a	38.4a	12a
T2 (inundación)	2.1b	1.5b	30.8b	10a
DLS ($P<0.05$)	1.5	3.2	6.9	4

¹Valores seguidos por letras iguales en las columnas dentro de especies no difieren significativamente (Tukey $P>0.05$).

²DLS: Diferencia límite de significación.

Cuadro 2. Producción de materia seca de la parte aérea y raíces y número de nódulos en *Macroptilium lathyroides* y *M. atropurpureum* en respuesta a 7 días de inundación en fase vegetativa y reproductiva.

Table 2. Dry matter yield of shoot and root biomass and nodule number of *Macroptilium lathyroides* and *M. atropurpureum* in response to 7 days flooding in the vegetative and reproductive stages.

Especie	Fase	Tratamiento	MS aérea (g/maceta)	MS raíces (g/maceta)	Nódulos (No./maceta)
<i>M. lathyroides</i>	Vegetativa	T0 (testigo)	3.3a ¹	5.0a	12.0a
		T2 (inund.)	2.3b	4.3a	16.2a
		DLS ($P<0.05$) ²	1.04	0.3	9.5
	Reproductiva	T0 (testigo)	9.55a	8.9a	155a
		T2 (inund.)	10.1a	11.0a	175a
		DLS ($P<0.05$)	1.6	2.5	20.4
<i>M. atropurpureum</i>	Vegetativa	T0 (testigo)	14.77b	21.0a	36.3a
		T2 (inund.)	17.88a	19.2a	15.2b
		DLS	2.5	1.5	24.5
	Reproductiva	T0 (testigo)	33.5a	30.5a	55.0a
		T2 (inund.)	31.8a	26.6a	35.8b
		DLS	18	38	10.6

¹Valores seguidos por letras iguales en las columnas, dentro de especies y fases, no difieren significativamente (Tukey $P>0.05$).

²DLS: Diferencia límite de significación.

En *Macroptilium lathyroides* se observó una reducción en la producción de MS de la parte aérea cuando fue sometido a inundación en fase vegetativa, pero no se observó lo mismo en la fase reproductiva. Los cambios en la morfología de la planta se comenzaron a observar al tercer día después de la inundación, con clorosis progresiva, engrosamiento del tallo a nivel del agua y senescencia de hojas basales. Las plantas mantuvieron su vigor máximo (vigor 5) hasta el quinto día, cuando comenzaron a perderlo alcanzando valores medios (vigor 3) (datos no presentados).

Al cuarto día de inundación se observó ensanchamiento en el cuello o zona donde comienza la parte aérea de la planta, causado por la hiperplasia del tejido parenquimático, que llegó hasta 3 cm por encima del cuello, de coloración blanquecina. En esta parte de la planta *M. lathyroides* desarrolla rápidamente un crecimiento secundario el cual presenta una estructura típica, con presencia de peridermis y escaso tejido suberoso

(Figura 1, A-B). En condiciones de inundación, la respuesta inmediata de la planta es la formación de tejido aerénquimático (Figura 1, C-D). Este tejido se origina a partir del felógeno, que por divisiones periclinales forma células las cuales rápidamente desarrollan espacios intercelulares, desplazando el súber hacia el exterior.

Macroptilium lathyroides es reportada como una especie de día neutro para floración la cual es afectada por condiciones húmedas (Jones y Mannetje 1992a). En este ensayo las plantas comenzaron la floración 35 días después de la siembra y fructificaron normalmente (datos no presentados).

Macroptilium atropurpureum mostró adaptación a condiciones de anegamiento temporal. En la fase vegetativa el incremento de MS aérea fue significativo ($P < 0.05$) mientras que en la etapa reproductiva no se detectaron diferencias entre tratamientos. El desarrollo del tejido aerénquimático en esta especie fue menos evidente que en *M. lathyroides*.

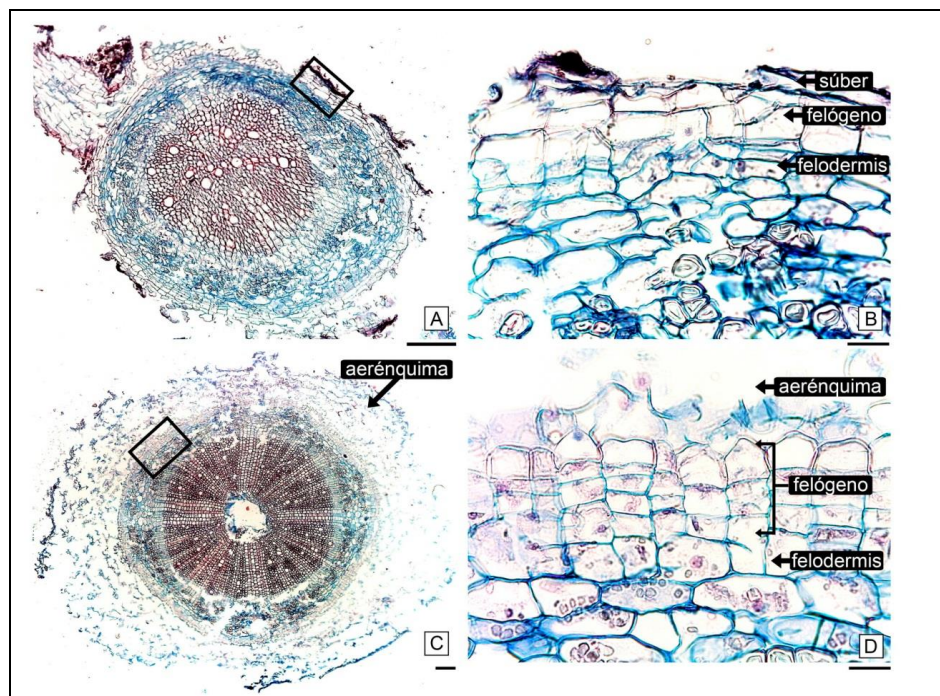


Figura 1. Cortes transversales de la zona del cuello de una planta de *M. lathyroides* de 30 días de edad, mostrando los efectos de la inundación. A: área no inundada. B: detalle señalado en A, mostrando los estratos de la peridermis con desarrollo normal. C: área sometida a inundación, nótese el abundante aerénquima formado. D: detalle señalado en C, mostrando felógeno en división originando parte del aerénquima. Escalas A, C: 0.25 mm; B, D: 20 μ m.

Figure 1. Cross sections of the root-shoot intersection zone of a 30-day-old *M. lathyroides* plant showing the effects of flooding. A: non-flooded zone. B: detail of the area indicated in A, showing the periderm layers with normal development. C: zone under flooding; note the abundant aerenchyma formed. D: detail of the area indicated in C, showing dividing phellogen cells generating part of the aerenchyma. Bars under letters A and C represent 0.25 mm; and under B and D represent 20 μ m.

Nodulación

En *A. americana* la nodulación fue buena y similar entre tratamientos (Cuadro 1). Se observó un número alto de nódulos tanto en la raíz principal como en las adventicias. En la primera el tamaño promedio fue de 6 mm y en las segundas de 4 mm. La coloración fue rosa intenso.

En *D. virgatus* la nodulación fue pobre con un número de nódulos similar entre tratamientos. En promedio se encontraron 10 nódulos por maceta (Cuadro 1) localizados en las raíces secundarias, con un tamaño promedio de 2.8 mm y coloración rosa claro.

En *M. lathyroides* la nodulación fue buena, con un tamaño promedio de 7 mm durante todo el ciclo y coloración rosa intenso. En la etapa vegetativa el número fue bajo (14 en promedio) y en la etapa reproductiva fue alto (160 en promedio) (Cuadro 2).

En *M. atropurpureum* la nodulación fue pobre durante todo el ciclo. El tamaño de los nódulos fue, en promedio, de 5 mm y la coloración rosa claro. El número de nódulos se redujo significativamente como efecto de la inundación, tanto en la fase vegetativa como en la reproductiva (Cuadro 2).

Discusión

Krizek (1982) determinó que en condiciones de exceso de agua las plantas presentan una secuencia de cambios morfológicos y fisiológicos que afectan la adaptación y la producción de biomasa de las especies. La capacidad de las plantas para soportar períodos de inundación o saturación temporal está relacionada con el desarrollo de sistemas radicales adventicios y de tejidos porosos; ambas estructuras mejoran el sistema de aireación de las plantas. En este ensayo la respuesta a condiciones de anegamiento temporal fue variable, dependiendo de las características de cada especie.

Producción de materia seca

La producción de MS de *A. americana* no se vio afectada por la inundación. Resultados similares encontraron Ross y Cameron (1991) en suelos arcillosos sujetos a inundaciones estacionales. En *D. virgatus*, en cambio, se observó una disminución de las biomásas aérea y radical después de 7 días de inundación. Esta reducción estuvo asociada con clorosis, caída de hojas basales y menor tamaño de folíolos, manifestaciones que se pueden atribuir a la deficiencia de nitrógeno, debido a los fenómenos de lixiviación y denitrificación que suce-

den tanto en condiciones de inundación como en saturación del suelo (Krizek 1982; Mommer y Visser 2005). La reducción del peso de raíces, junto con la suberización y lignificación de las paredes celulares, como consecuencia del anegamiento, fueron mencionados por Baruch y Mérida (1995).

Macropitium lathyroides en fase vegetativa igualmente mostró una reducción significativa de la producción de biomasa aérea, siendo esta respuesta temprana normal bajo condiciones de anegamiento (Vignolio et al. 1994). No obstante, la recuperación fue rápida, lo que coincide con los resultados de Ross y Cameron (1991).

Contrario a lo esperado, *M. atropurpureum*, una especie que crece y produce mejor en suelos sin problemas de drenaje, en este ensayo produjo más MS aérea en el tratamiento con inundación en etapa vegetativa. La producción radical en fase vegetativa y la producción aérea y radical en fase reproductiva no fueron afectadas por la inundación, lo que indicaría su tolerancia a esta condición. Este resultado es contrario a los de otros autores (Mannetje y Jones 1992b; Cook et al. 2005) y debe ser corroborado a nivel de campo.

Modificaciones anatómicas de tallos y raíces

En *A. americana* la elongación del tallo en los tratamientos de saturación e inundación fue, respectivamente, 20 y 40% superior al testigo. La altura de plantas es una respuesta morfológica que permite depositar biomasa foliar sobre el nivel del agua posibilitando la captura de oxígeno atmosférico y la continuación de la fijación de carbono (Javier 1985; Grimoldi et al. 1999; Voesenek et al. 2004).

En *M. lathyroides* se observó un mayor desarrollo de raíces adventicias, que comenzaron a formarse a las 72 h después del comienzo de la inundación. En condiciones de inundación, las raíces adventicias reemplazan funcionalmente a las raíces basales. Estas raíces especializadas aparecen cuando el sistema radical pierde la capacidad de absorber agua y nutrientes para uso por las plantas. Las raíces adventicias se forman generalmente cerca de la base del tallo y su crecimiento es lateral, paralelo a la superficie del agua. La producción de raíces adventicias está asociada con el aumento de la tolerancia a inundaciones (Krizek 1982).

Otra respuesta a la inundación, tal vez la más evidente, es el desarrollo de espacios lacunares gaseosos (aerénquima) en la corteza de la raíz (Evans 2003; Parent 2009). La formación de aerénquima inducido por la escasa aireación del suelo es la primera respuesta de tipo anatómico manifestada por *M. lathyroides*. En este caso, el aerénquima se origina a partir del meristema secunda-

rio y se forma por el proceso de esquizogénesis que consiste en la separación celular ocasionada por crecimiento diferencial de las células, sin que involucre muerte celular. La formación de aerénquima inducido por hipoxia es un mecanismo común en las Eudicotiledoneae (Evans 2003; Parent et al. 2009). El aerénquima facilita el transporte de oxígeno desde el tallo hacia la raíz, ayudando así a restaurar el suministro de oxígeno a los tejidos sumergidos (Bradford y Hsiao 1982; Shiferaw et al. 1992; Crawford 1993; Viesser y Voesenek 2005). La diferencia de sensibilidad al estrés hídrico entre *M. lathyroides* y *M. atropurpureum* está relacionada con diferencias anatómicas. El mayor desarrollo de tejido aerénquimático en *M. lathyroides* sugiere que existe correlación entre el incremento de este tejido y la tolerancia a inundación de esta especie (Krizek 1982).

En *D. virgatus*, el órgano de reserva típico denominado xilopodio presentó un mayor desarrollo en el tratamiento con saturación (T1). Esto le permite crecer y nodular en estas condiciones (Burkart, 1952). En Australia esta especie resultó muy persistente a condiciones de inundación estacional en un suelo arcilloso pesado de características similares a las del presente ensayo (Peacock y Smith 1992).

Nodulación

Las leguminosas tolerantes a inundación tienen bacterias con mecanismos especiales para invadir las raíces y establecer la fijación simbiótica de N_2 en esas condiciones: En las raíces inundadas los rizobios entran en la corteza a través de fracturas en las raíces laterales basales, mientras que en las raíces bien aireadas la invasión ocurre por el encurvado de los pelos radicales (Goormachtig et al. 2004).

Aeschynomene americana presentó una buena nodulación bajo condiciones de anegamiento. Su tolerancia a la inundación fue previamente citada por Bishop et al. (1985) y puede estar relacionada con su capacidad de producir numerosas raíces adventicias que nodulan bien en condiciones de estrés hídrico.

En *D. virgatus* la nodulación no fue afectada por el anegamiento temporal. Ismaili et al. (1983) en condiciones similares a las de este ensayo y con la misma especie, no observaron formación de nódulos lo cual fue atribuido a la muerte de los microorganismos.

En *M. lathyroides* la adaptación a condiciones de anegamiento temporal se evidenció con la rápida producción de raíces adventicias que se formaron en los tallos sumergidos y con la rápida nodulación de éstas y otras raíces. Numerosos autores mencionan estos cambios morfológicos que se manifiestan en las plantas por efec-

to del anegamiento (Krizek 1982; Whiteman et al. 1983; Viesser y Voesenek 2005, López 2009). La nodulación se mantuvo alta durante el período reproductivo, lo que sugiere que esta especie podría mantener un nivel de oxígeno favorable en sus raíces a lo largo del ciclo productivo (Whiteman et al. 1983; Javier 1985). La buena adaptación de *M. lathyroides* a condiciones de anegamiento temporal y su potencial uso en los ambientes de malezal ya habían sido previamente reconocidas por Ciotti (1992). Esta especie durante la fase reproductiva no es afectada por la presencia de agua, con lo cual contribuye a su persistencia en los ecosistemas pastoriles.

Conclusiones

La supervivencia y rápida recuperación de las especies evaluadas en este trabajo confirmarían su potencial como forrajeras para las pasturas del Nordeste argentino, en suelos con drenaje deficiente que se inundan por períodos cortos. Se deberían realizar estudios en campo para evaluar la siembra de estas leguminosas, solas o asociadas, analizando su persistencia y producción bajo condiciones de inundación. Esto podría generar pautas de manejo para el aprovechamiento de áreas con potencial utilización para ganadería en zonas con problemas de drenaje.

Referencias

- Arbo MM; López MG; Schinini A; Piesco G. 2002. Las plantas hidrófilas. En: Arbo MM; Tressens SG, eds. Flora del Iberá. Editorial de la Universidad Nacional de Nordeste, Corrientes, Argentina. p. 9–10.
- Baruch Z; Mérida T. 1995. Effects of drought and flooding on root anatomy in four tropical forage grasses. *International Journal of Plant Science* 156:514–521.
- Bishop HG. 1992. *Aeschynomene americana* L. En: Mannetje L't; Jones RM, eds. Plant Resources of South-East Asia No. 4. Forages. Pudoc Scientific Publishers, Wageningen, Países Bajos. p. 37–39.
- Bishop HG; Ludke DH; Rutherford MT. 1985. Glenn jointvetch: A new pasture legume for Queensland coastal areas. *Queensland Agricultural Journal* 111:241–245.
- Bradford KJ; Hsiao TC. 1982. Stomatal behaviour and water relations of water logged tomato plants. *Plant Physiology* 70:1508–1513.
- Bradley RS. 1982. Manejo de las leguminosas forrajeras para los estudios de fijación de nitrógeno por *Rhizobium*. En: Toledo JM, ed. Manual para la Evaluación Agronómica. Red Internacional de Evaluación de Pastos Tropicales (RIEPT). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 83–89.
- Burkart A. 1952. Las leguminosas argentinas silvestres y cultivadas. Ediciones ACME, Buenos Aires, Argentina.

- Canevari P; Blanco DE; Bucher E; Castro G; Davidson I, eds. 1999. Los humedales de la Argentina: Clasificación, situación actual, conservación y legislación. Wetlands International Publicación No. 46. Buenos Aires, Argentina.
- Carnevali R. 1994. Fitogeografía de la provincia de Corrientes. Gobierno de la Provincia de Corrientes, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Corrientes, Argentina.
- Ciotti EM. 1992. *Macroptilium lathyroides*: Un recurso forrajero para áreas anegadas. Gaceta Agronómica (Argentina) Vol. XII(65):27–33.
- Ciotti EM; Castelán ME; Berg CH. 2006. Efecto del encharcamiento temporario sobre el rendimiento y la nodulación de *Stylosanthes guianensis* y *Arachis pintoi*. Pasturas Tropicales 28(1):52–56.
- Ciparicci P; Candellero O; Reyna J. 2014. Excesos de agua: a cada problema, una solución. Sitio Argentino de Producción Animal, Boletín Todoagro N° 456. <http://goo.gl/DJCqQB>
- Cook BG; Pengelly BC; Brown SD; Donnelly JL; Eagles DA; Franco MA; Hanson J; Mullen BF; Partridge IJ; Peters M; Schultze-Kraft R. 2005. Tropical forages: An interactive selection tool. [CD-ROM], CSIRO, DPI&F (Qld), CIAT and ILRI, Brisbane, Australia.
- Crawford RMM. 1993. Plant survival without oxygen. Biologist 40(3):110–114.
- Dias-Filho MB; Carvalho CJ. 2000. Physiological and morphological responses of *Brachiaria* spp. to flooding. Pesquisa Agropecuária Brasileira 35:1959–1966.
- Di Rienzo JA; Balzarini M; Casanoves F; González L; Tablada M; Robledo CW. 2006. Infostat Profesional. Versión 2006. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- Escobar EH; Ligier HD; Melgar R; Matteio H; Vallejos O. 1996. Mapa de suelos de la provincia de Corrientes. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Estación Experimental Agropecuaria Corrientes, Corrientes, Argentina.
- Evans DE. 2003. Aerenchyma formation. New Phytologist 161:35–49.
- Fernández JG; Benítez CA; Royo Pallarés O. 1983. Principales forrajeras nativas del Medio-Este de la Provincia de Corrientes. Serie Técnica No. 23. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Estación Experimental Agropecuaria Mercedes, Corrientes, Argentina.
- González AM; Cristóbal CL. 1997. Anatomía y ontogenia de semillas de *Helicteres lhotzkyana* (Sterculiaceae). Bonplandia 9:287–294.
- Goormachtig S; Capoen W; Holsters M. 2004. Rhizobium infection: lessons from the versatile nodulation behaviour of water-tolerant legumes. Trends in Plant Science 9:518–522.
- Grimoldi AA; Insausti P; Roitman GG; Soriano A. 1999. Responses to flooding intensity in *Leontodon taraxacoides*. New Phytologist 141:119–128.
- Hack CM; Ciotti EM; Castelán ME; Porta M; Tomei CE. 2009. Efecto de dos sistemas de pastoreo en la producción de materia seca y la composición florística en un pastizal de *Andropogon lateralis*. Agrotecnia 19: 19–24.
- Ismaili M; Briske DD; Weaver RW. 1983. Nitrogen fixing activity of water stressed Siratro. Agronomy Journal 75:649–653.
- Jackson MB; Colmer TD. 2005. Response and adaptation by plants to flooding stress. Annals of Botany 96:501–505.
- Javier RR. 1985. Effect of flooding on seven species of tropical pasture legumes. Annals of Tropical Research 5: 91–101.
- Johansen DA. 1940. Plant Microtechnique. McGraw-Hill Book Co., New York, USA.
- Jones RM; Mannetje L't. 1992a. *Macroptilium lathyroides* (L.) Urban. En: Mannetje L't; Jones RM, eds. Plant resources of South-East Asia, No. 4: Forages. Pudoc Scientific Publishers, Wageningen, Países Bajos. p. 158–159.
- Jones RM; Mannetje L't. 1992b. *Macroptilium atropurpureum* (DC.) Urban. En: Mannetje L't; Jones RM, eds. Plant resources of South-East Asia, No. 4: Forages. Pudoc Scientific Publishers, Wageningen, Países Bajos. p. 155–157.
- Krizek DT. 1982. Plant response to atmospheric stress caused by waterlogging. En: Christiansen MN; Lewis CF, eds. Breeding plants for less favorable environments. John Wiley & Sons, New York, USA. p. 293–335.
- Ligier D. 2002. Análisis ambiental productivo de sistemas alternativos a la ganadería en la provincia de Corrientes. XIX Reunión de Grupo Técnico en Forrajeras del Cono Sur – Zona Campos. FAO – PROCISUR, Mercedes, Corrientes, Argentina. p. 60–66
- López OR. 2009. Fisiología y ecología de comunidades arbóreas en hábitats inundables. Acta Biologica Panamensis 1:68–86.
- Loreti J; Oosterheld M; León R. 1994. Efectos de la interacción del pastoreo y la inundación sobre *Paspalum dilatatum*, un pasto nativo de la pampa deprimida. Ecología Austral 4:49–58.
- Luque R; Sousa HC; Kraus JE. 1996. Métodos de coloração de Roeser (1972) – modificado – e Kropp (1972) visando a substituição do azul de astra por azul de alcião 8 GS ou 8 GX. Acta Botanica Brasilica 10:199–212.
- Mannetje L't; Jones RM, eds. 1992. Plant resources of South-East Asia, No. 4: Forages. Pudoc Scientific Publishers, Wageningen, Países Bajos.
- McIvor JG. 1976. The effect of waterlogging on the growth of *Stylosanthes guianensis*. Tropical Grasslands 10: 173–178.
- McNaughton SJ. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. Oikos 40:329–336.
- Mommer L; Visser EJW. 2005. Underwater photosynthesis in flooded terrestrial plants: A matter of leaf plasticity. Annals of Botany 96:581–589.
- Parent C; Capelli N; Berger A; Crevecoeur M; Dat J. 2009. An overview of plant responses to soil waterlogging. Plant Stress 2:20–27.

- Peacock A; Smith FT. 1992. Evaluation of pasture legumes on a seasonally flooded heavy clay soil in south-east Queensland. *Australian Plant Introduction Review* 23:20–31.
- Ross BJ; Cameron AG. 1991. Pasture legume evaluation on seasonally flooded soils in Northern Territory. *Tropical Grasslands* 27:32–36.
- Schinini A; Ciotti EM; Tomei CE; Castelán ME; Hack CM. 2004. Especies nativas de campos bajos con potencial valor forrajero. *Agrotecnia* 12:18–22.
- Shiferaw W; Shelton HM; So HB. 1992. Tolerance of some subtropical pasture legumes to waterlogging. *Tropical Grasslands* 26:187–195.
- Skerman PJ; Riveros F. 1992. Gramíneas Tropicales. Colección FAO: Producción y Protección Vegetal No. 23. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Roma, Italia.
- Soriano A; León RJC; Sala OE; Lavado RS; Deregibus VA; Cahupé MA; Scaglia OA; Velázquez CA; Lemcoff JH. 1992. Rio de la Plata Grasslands. En: Coupland RT, ed. *Ecosystems of the World 8A. Natural Grasslands. Introduction and Western Hemisphere*. Elsevier New York, USA. p. 367–407.
- Striker GG; Insausti P; Grimoldi AA. 2007. Efectos de la inundación en la recuperación post-defoliación de *Lotus tenuis* y *Paspalum dilatatum*. *Lotus Newsletter* 37(1):26.
- Viesser EJW; Voeselek LACJ. 2005. Acclimation to soil flooding – sensing and signal transduction. *Plant and Soil* 254:197–214.
- Vignolio OR; Maceira NO; Fernández ON. 1994. Efectos del anegamiento en invierno y verano sobre el crecimiento y la supervivencia de *Lotus tenuis* y *Lotus corniculatus*. *Ecología Austral* 4:19–28.
- Voeselek LACJ; Rijnders JH; Peeters AJ; van de Steeg HM; de Kroon H. 2004. Plants hormones regulate fast shoot elongation under water: From genes to communities. *Ecology* 85:16–27.
- Whiteman PC; Seithheko M; Siregar ME. 1983. Comparative flooding tolerance of tropical pasture legumes. *Proceedings of the XIV International Grassland Congress*, Lexington, KY, USA, 1981. p. 393–395.

(Received for publication 29 April 2014; accepted 2 September 2014)

© 2014



Tropical Grasslands–Forrajes Tropicales is an open-access journal published by *Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT)*. This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 3.0 Unported License. To view a copy of this license, visit <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/3.0/>