

Sensibilidad al anegamiento en especies invernales en etapas tempranas y tardías. Respuestas fisiológicas, de crecimiento y rendimiento a escala de planta y cultivo.

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,
Área Ciencias Agropecuarias*

Rocío Antonella Ploschuk

Ingeniera Agrónoma - Universidad de Buenos Aires - 2015

Lugar de trabajo: Instituto de Investigaciones Fisiológicas y Ecológicas Vinculadas a la
Agricultura (IFEVA)



FAUBA

Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Gustavo Gabriel Striker

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Co-director

Daniel Julio Miralles

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Consejero de Estudios

Timothy David Colmer

Bachelor of Science in Agriculture (The University of Western Australia)

PhD in Plant Biology (University of California)

JURADO DE TESIS

JURADO

Dra. María Laura Vidoz

Ingeniera Agrónoma (Universidad Nacional del Nordeste)

PhD in Plant Biology (University of Pisa)

JURADO

Dr. Gerardo Rubio

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Dr. Víctor Oscar Sadras

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

PhD in Agronomy and Crop Science (University of Melbourne)

Fecha de defensa de la tesis: 22 de febrero de 2021

A mi familia y amigos

A los que confiaron en mi trabajo

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer a mi director, Gustavo, por haber estado al pie del cañón siempre desde hace tantos años, tanto para festejar las pequeñas victorias como para levantarme el ánimo cuando el plan A no se cumplía. Gracias por enseñarme cómo es este oficio, por decirme las cosas como son, por toda la paciencia de tener que lidiar con una perfeccionista de este calibre y por la enorme fe puesta en mi trabajo.

Gracias a mi co-director, Daniel, por todos los intercambios de ideas que fuimos teniendo a lo largo de la tesis, por la predisposición y en especial por la celeridad de corrección en la etapa final de la tesis.

También quiero agradecer a mi consejero de estudios, Tim, por su buena voluntad a la hora de revisar los trabajos en inglés, su mirada externa tan eficiente y por la amabilidad del trato.

Gracias a Lucía, Franco, Juan, Matías y Guillermo por la gran ayuda en los experimentos, por hacer más divertido el día a día y por haberme permitido que les enseñara sobre esta temática.

Agradezco a la gente del grupo “trigo” que me fue dando consejos sobre el cultivo y acerca de los desafíos de hacer experimentos a campo. También quiero agradecer la ayuda de Nora Gómez y de Santiago Poggio con las sugerencias acerca de los cultivos de colza-canola y arveja.

Gracias a toda la gente de IFEVA y de la Facultad con la que fui interactuando cotidianamente en estos años y que mostró interés en esta línea de trabajo. Quiero agradecer al grupo de “inundólogos” por los intercambios de ideas que hemos tenido y por tener en común el oficio de estresar plantas de esta manera.

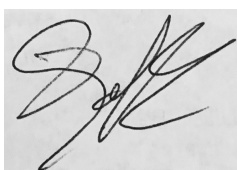
Gracias a CONICET por financiar mi beca doctoral y a IFEVA y FAUBA por ser mi lugar de trabajo cotidiano.

También quiero agradecer al jurado por haber aceptado evaluar mi tesis, por la valoración de la misma y por los aportes y sugerencias que ayudaron a mejorarla.

En el aspecto personal, quiero agradecer a mi familia y a mis amigos por todo el apoyo de siempre. Gracias a mi papá que no solo cumple ese rol, sino que también tengo la oportunidad y el lujo de discutir de temáticas como colega. Gracias a mi hermana, mi mamá y mis abuelos por la fe incondicional que me tienen. Por último, quiero agradecer a Iván por ser mi compañero de vida y, por ende, terminar aprendiendo de plantas y papers por escucharme 24-7 aunque nada tenga que ver con su profesión. Gracias por acompañarme a regar todos los fines de semana y por ponerse la 10 siempre.

DECLARACIÓN

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

A handwritten signature in black ink, appearing to be 'R. Ploschuk', written on a light gray background.

Rocío A. Ploschuk

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

Ploschuk, R. A., Miralles, D. J., Colmer, T. D., Ploschuk, E. L., and Striker, G. G. (2018). Waterlogging of winter crops at early and late stages: Impacts on leaf physiology, growth and yield. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1863. doi: 10.3389/fpls.2018.01863

Ploschuk, R. A., Miralles, D. J., Colmer, T. D., and Striker, G. G. (2020). Waterlogging differentially affects yield and its components in wheat, barley, rapeseed and field pea depending on the timing of occurrence. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 206, 363-375. doi: 10.1111/jac.12396

Ploschuk, R. A., Miralles, D. J., and Striker, G. G. (2021). Early- and late-waterlogging differentially affect the yield of wheat, barley, oilseed rape and field pea through changes in leaf area index, radiation interception and radiation use efficiency. *Journal of Agronomy and Crop Science*. doi: 10.1111/jac.12486

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE CUADROS.....	ix
ÍNDICE DE FIGURAS.....	xi
ABREVIATURAS.....	xv
RESUMEN.....	xvi
ABSTRACT	xvii
CAPÍTULO I: Introducción General.....	1
1.1. Antecedentes	2
1.1.1. Los cultivos de invierno y la incidencia del anegamiento.....	2
1.1.2. Efecto del anegamiento a escala de planta sobre trigo, cebada, canola y arveja.....	5
1.1.3. Respuestas al anegamiento a nivel de canopeo.....	11
1.2. Objetivos de la tesis.....	13
1.2.1. Objetivo general.....	13
1.2.2. Objetivos particulares	14
1.3. Hipótesis	14
1.4 Organización de la tesis.....	15
CAPÍTULO II: Respuestas fisiológicas, anatómicas y de crecimiento a escala de planta ...	18
2.1. Introducción	19
2.2. Materiales y métodos.....	21
2.2.1. Condiciones de cultivo.....	21
2.2.2. Diseño experimental	22
2.2.3. Variables medidas.....	25
2.2.3.1. Condiciones ambientales.....	25
2.2.3.2. Fisiología foliar.....	26
2.2.3.3. Formación de aerénquima en raíces.....	28
2.2.3.4. Respuestas de peso seco de vástago y raíz y producción de semillas.....	28
2.2.4. Análisis estadístico.....	29
2.3. Resultados.....	30
2.3.1. El anegamiento afectó diferencialmente a la fisiología foliar y crecimiento de las especies en etapas tempranas y tardías.....	30
2.3.2. La generación de aerénquima bajo anegamiento difirió entre especies.....	39
2.3.3. El impacto del anegamiento sobre el peso seco aéreo y radical, y el rendimiento dependen de la especie y del momento del estrés.....	41
2.4. Discusión.....	43
2.4.1. Trigo y cebada desarrollaron aerénquima en raíces adventicias, en contraste con canola y arveja.....	43
2.4.2. El anegamiento impactó la fijación de carbono a través de diferentes limitaciones: estomáticas y no estomáticas, dependiendo de la especie.....	45
2.4.3. La especie y el momento de anegamiento determinan la magnitud del estrés sobre el crecimiento y el rendimiento por planta.....	48
2.5. Conclusiones.....	52
CAPÍTULO III: Respuestas morfológicas, de rendimiento y sus componentes a escala de planta.....	54
3.1. Introducción	55
3.2. Materiales y Métodos.....	59
3.2.1. Variables medidas.....	59
3.2.1.1. Respuestas de peso seco de vástago y raíces.....	59
3.2.1.1. Componentes de rendimiento y variables morfológicas.....	60
3.2.2. Análisis estadístico.....	61
3.3. Resultados.....	61

3.3.1. Impacto del anegamiento sobre el rendimiento y sus componentes.....	62
3.3.2. El anegamiento impacta la morfología de las plantas dependiendo de la especie y el momento de estrés.....	64
3.3.3. Las respuestas de peso seco aéreo y radical difieren dependiendo de la especie y el momento de anegamiento.....	66
3.4. Discusión.....	72
3.4.1. Trigo.....	73
3.4.2. Cebada.....	76
3.4.3. Canola.....	79
3.4.4. Arveja.....	82
3.5. Conclusiones.....	84
CAPÍTULO IV: Respuestas de biomasa, rendimiento y variables ecofisiológicas determinantes a escala de micro-canopeo.....	86
4.1. Introducción	87
4.2. Materiales y Métodos.....	88
4.2.1. Condiciones de cultivo.....	88
4.2.2. Tratamientos.....	90
4.2.3. Variables medidas.....	91
4.2.3.1. Condiciones ambientales.....	91
4.2.3.2. Índice de área foliar (IAF).....	91
4.2.3.3. Eficiencia de intercepción (e_i).....	91
4.2.3.4. Eficiencia en el uso de la radiación (EUR).....	92
4.2.3.5. Verdor foliar.....	93
4.2.3.6. Materia seca aérea, rendimiento y sus componentes numéricos.....	93
4.2.4. Análisis estadístico.....	94
4.3. Resultados.....	95
4.3.1. Condiciones ambientales.....	95
4.3.2. Índice de área foliar (IAF).....	97
4.3.3. Eficiencia de intercepción de la radiación (e_i).....	100
4.3.4. Eficiencia en el uso de la radiación (EUR).....	103
4.3.5. Verdor foliar en hojas basales y apicales (SPAD).....	107
4.3.6. Materia seca aérea (peso seco del vástago)	109
4.3.7. Rendimiento y componentes numéricos.....	111
4.4. Discusión.....	116
4.4.1. El anegamiento afecta al índice de área foliar verde pero no siempre condiciona la intercepción de la radiación.....	116
4.4.2. ¿El anegamiento afecta la acumulación de materia seca a través de cambios en la e_i , la EUR o ambos?.....	120
4.4.3. Los cambios en los componentes numéricos del rendimiento asociados con el anegamiento fueron mayores en las especies sensibles y en los estadios reproductivos	123
4.5. Conclusiones.....	127
CAPÍTULO V: Discusión General.....	129
5.1. Contraste de hipótesis.....	130
5.2. Esquemas de variables reguladoras de biomasa y rendimiento a escala de planta y de micro-canopeo.....	137
5.3 Contraste del efecto del anegamiento con otros estreses abióticos.....	142
5.4. Implicancias de la tesis para futuras investigaciones Implicancias agronómicas de la tesis para futuras investigaciones y consideraciones para el manejo de estos cultivos	145
BIBLIOGRAFÍA.....	149
ANEXO.....	157

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1. Valores F del ANOVA de 3 vías (factores: ‘especie’, ‘tratamiento’ y ‘tiempo’) para fotosíntesis neta (P_n), conductancia estomática (g_s), conductancia del mesófilo (g_m), CO_2 interno (C_i), F_v/F_m , valores SPAD de hojas adultas y jóvenes de plantas control, anegadas temprano y tardíamente de trigo, cebada, canola y arveja. ***: $P = 0,001$. Los grados de libertad de cada fuente de variación fueron: 3 (‘especie’), 2 (‘tratamiento’), 6 (‘especie × tratamiento’), 12, 35, 18, 46 y 360 (‘tiempo’, ‘especie × tiempo’, ‘tratamiento × tiempo’, ‘especie × tratamiento × tiempo’ y ‘error’ para P_n , g_s , g_m y C_i , respectivamente). 15, 44, 23, 61 y 536 (‘tiempo’, ‘especie × tiempo’, ‘tratamiento × tiempo’, ‘especie × tratamiento × tiempo’ y ‘error’ para F_v/F_m , SPAD de hojas adultas y jóvenes, respectivamente).....30

Cuadro 2.2. Valores F del ANOVA de dos vías (factores: ‘especie’ and ‘tratamiento’) para porcentaje de aerénquima en cortes transversales de raíces adventicias como respuestas al anegamiento en trigo, cebada, canola y arveja. ***: $P = 0,001$. Los análisis fueron hechos de manera separada al finalizar cada tratamiento de anegamiento (plantas control vs. anegadas temprano; control vs. anegadas tardíamente). Los grados de libertad para cada fuente de variación fueron: 3 (‘especie’), 1 (‘tratamiento’), 3 ($Sp \times T$) y 24 (‘error’).....40

Cuadro 2.3. Peso seco de vástago, raíces y grano (g por planta) de plantas en madurez de trigo, cebada, canola y arveja bajo tratamiento control, al finalizar el anegamiento temprano y el anegamiento tardío seguido de la recuperación. Los valores alcanzados por los tratamientos anegados y su respectiva recuperación se informan a la derecha de los valores como el porcentaje del control entre paréntesis. Las letras diferentes dentro de una misma fila indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de una misma especie, basado en la prueba LSD de Fisher ($P=0,05$). Los valores son promedios $\pm$ error estándar de 6 réplicas.....42

Cuadro 3.1. Peso seco (g/planta) de hojas verdes, senescentes y muertas, tallos y biomasa reproductiva de plantas control, anegadas temprano (W1 temprano) y tardíamente (W1 tardío) de trigo, cebada, canola y arveja. Los pesos secos fueron registrados al final de anegamiento temprano (79 DDS), tardío (99 DDS y 101 DDS en arveja) y a madurez (130 DDS). Las diferentes letras indican diferencias significativas para tratamientos dentro de cada especie ($P = 0,05$). Los guiones indican ausencia de material para el compartimento específico. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 6 réplicas.....69

Cuadro 3.2. Índice de partición a grano (g grano/g planta) de plantas control, anegadas temprano (W1 temprano) y tardíamente (W1 tardío) de trigo, cebada, canola y arveja. Las diferentes letras indican diferencias significativas para tratamientos dentro de cada especie ($P = 0,05$). Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 6 réplicas.....71

Cuadro 4.1. Valores F para ANOVAs de tres vías del índice de área foliar (IAF), eficiencia de intercepción (e_i), verdor foliar ($SPAD_{adulto}$, $SPAD_{joven}$) y peso seco aéreo analizados para micro-canopeos de trigo, cebada, canola y arveja (factores: ‘tratamiento’ (T), niveles: control anegado temprano y tardío; ‘año’ (A), niveles: 2017 y 2018 y ‘momento de medición’ (Tiempo), niveles: 9 para e_i , $SPAD_{adulto}$ y $SPAD_{joven}$, 5 para peso seco aéreo y 2 para IAF). n.s., $P > 0,05$; * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. Los grados de libertad para cada fuente de variación fueron 2 (‘tratamiento’) y 1 (‘año’). Para el factor ‘momento de medición’, los grados de libertad fueron 8 para e_i , $SPAD_{adulto}$ y $SPAD_{joven}$; 4 para peso seco

aéreo y 1 para IAF. Los grados de libertad para ‘error’ fueron 108 para e_i , SPAD_{adulto} y SPAD_{joven}; 60 para peso seco aéreo y 24 para IAF.....99

Cuadro 4.2. Valores F para ANOVAs de dos vías de la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) en micro-canopeos de trigo, cebada, canola y arveja (factores: ‘tratamiento’ (T), niveles: control y anegado temprano (para cada comparación entre micro-canopeos control y anegados temprano) y niveles control y anegado tardío (para cada comparación entre micro-canopeos control y anegados tardíamente); y ‘año’ (A), niveles: 2017 y 2018 (para todas las comparaciones). Los análisis entre micro-canopeos control y anegados temprano se hicieron para tres periodos de tiempo: durante anegamiento temprano (W1 temprano), durante la recuperación preliminar desde el final de anegamiento temprano hasta el final de anegamiento tardío (Post W1-temprano 1), y durante la recuperación final desde el final de anegamiento tardío hasta madurez (Post W1-temprano 2). Los análisis entre micro-canopeos control y anegados tardíamente se hicieron para dos periodos de tiempo: durante anegamiento tardío (W1 tardío) y durante la recuperación desde el final de anegamiento temprano hasta el final de anegamiento tardío (Post W1-tardío). n.s., $P > 0,05$; * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. Los grados de libertad para cada fuente de variación fueron 1 (‘tratamiento’), 1 (‘año’) y 8 (‘error’).....105

Cuadro 4.3. Rendimiento (g/m^2), granos/ m^2 , índice de cosecha (IC), espigas/silicuas/vainas por m^2 , granos por espiga/silicua/vaina y peso de 1000 granos para micro-canopeos control, anegados tempranos y tardíos de trigo, cebada, canola y arveja en 2017 y 2018. Las letras mayúsculas permiten comparar tratamientos dentro de un mismo cultivo y año ($P < 0,05$). Las letras minúsculas permiten comparar tratamientos y años para un mismo cultivo ($P < 0,05$). El análisis estadístico de estos datos se encuentra en el Cuadro 4.4. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 3 réplicas.....113

Cuadro 4.4. Valores F para ANOVAs de dos vías del rendimiento (g/m^2), granos/ m^2 , índice de cosecha (IC), espigas/silicuas/vainas por m^2 , granos por espiga/silicua/vaina y peso de 1000 granos para micro-canopeos control, anegados temprana y tardíamente de trigo, cebada, canola y arveja en 2017 y 2018 (factores: ‘tratamiento’ (T), niveles: control, anegado temprano y tardío; ‘año’(A), niveles: 2017 y 2018). n.s., $P > 0,05$; * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. Los grados de libertad para cada fuente de variación fueron 2 (‘tratamiento’), 1 (año) y 12 (‘error’).....114

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 2.1. (A) Déficit de presión parcial de vapor atmosférica (DPV_{aire} , kPa), (B) temperatura máxima (T_{max} , °C) y mínima (T_{min} , °C) y (C) fotoperíodo (horas de luz diarias) durante el período experimental expresados en función de días desde la siembra (DDS). Los puntos destacados en verde en (A) indican los momentos de mediciones fisiológicas (Fig. 2.3). Las barras grises y negras en el eje de las abscisas representan el período de 14 días de anegamiento temprano y tardío, respectivamente.....22

Figura 2.2. Potencial redox del suelo a pH 7 (Eh_7) para un suelo control (sustrato bien drenado) y para un suelo anegado (con anegamiento temprano y tardío). Las barras grises y negras representan el período de 14 días de anegamiento temprano y tardío, respectivamente. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 4 réplicas.....26

Figura 2.3. Fotosíntesis neta (P_n : A-D), conductancia estomática (g_s : E-H), conductancia del mesófilo (g_m : I-L) y concentración interna de CO_2 (C_i : M-P) de plantas control, anegadas temprano (Wl temprano) y tardíamente (Wl tardío) de trigo (A, E, I, M), cebada (B, F, J, N), canola (C, G, K, O) y arveja (D, H, L, P) medidos en la última hoja expandida de cada planta. Nótese que la escala de g_m en arveja (panel (L)) difiere de las otras especies (paneles (K), (J) and (I)). Las mediciones fueron tomadas bajo irradiancia saturante de $1500 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ PPFD de la cámara de fluorometría Li-cor 6400-40, usando 90% de luz roja y 10% de luz azul. El flujo de aire, la concentración de CO_2 de la referencia y la temperatura del bloque fueron controladas automáticamente por el equipo en valores de $300 mmol s^{-1}$, $400 \mu mol mol^{-1}$ (ppm) and $24^\circ C$, respectivamente. Las barras grises y negras en el eje x representan los períodos de anegamiento temprano y tardío, respectivamente. La línea punteada horizontal en los paneles M-P indica la concentración externa de CO_2 . $LSD_{interacción}$ de $P_n = 4,99 \mu mol m^{-2} s^{-1}$; $LSD_{interacción}$ de $g_s = 0,10 mol m^{-2} s^{-1}$; $LSD_{interacción}$ de $g_m = 0,26 mol m^{-2} s^{-1}$, $LSD_{interacción}$ de $C_i = 111 ppm$. Las barras representan las LSD (Diferencia significativa mínima de Fisher con $P = 0,05$). Los resultados del ANOVA se presentan en el Cuadro 2.1. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 4 réplicas.....31

Figura 2.4. Fluorescencia de la clorofila (F_v/F_m) de plantas control, anegadas temprano (Wl temprano) y tardíamente (Wl tardío) de trigo (A), cebada (C), canola (B) y arveja (D) medida en la última hoja expandida. Las barras grises y negras en el eje x representan los períodos de anegamiento temprano y tardío, respectivamente. $LSD_{interacción}$ de $F_v/F_m = 0,06$. Las barras representan las LSD (Diferencia significativa mínima de Fisher con $P = 0,05$). Los resultados del ANOVA se presentan en el Cuadro 2.1. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 5 réplicas.....32

Figura 2.5. Verdor foliar de hojas adultas del tercio basal de la planta ($SPAD_{hoja adulta}$: A-D) y de la última hoja expandida ($SPAD_{hoja joven}$: E-H) de plantas control, anegadas temprano (Wl temprano) y tardíamente (Wl tardío) de trigo (A, E), cebada (B, F), canola (C, G) y arveja (D, H). Las barras grises y negras en el eje x representan los períodos de anegamiento temprano y tardío, respectivamente. $LSD_{interacción}$ de $SPAD_{hoja adulta} = 5,90$; $LSD_{interacción}$ de $SPAD_{hoja joven} = 5,79$. Las barras representan las LSD (Diferencia significativa mínima de Fisher con $P = 0,05$). Los resultados del ANOVA se presentan en el Cuadro 2.1. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 5 réplicas.....33

Figura 2.6. Tasa relativa de crecimiento (TRC) del vástago y raíces de plantas control vs anegadas temprano (Wl temprano) (A-D; E-H, respectivamente) y plantas control vs

anegadas tardíamente (Wl tardío) (I-L; M-P, respectivamente) de trigo (A, E, I, M), cebada (B, F, J, N), canola (C, G, K, O) y arveja (D, H, L, P). Las comparaciones de las TRC entre plantas control y anegadas temprano se hicieron para tres períodos: durante anegamiento temprano [65-79 días desde siembra (DDS)], durante una recuperación preliminar (79-99 DDS exceptuando arveja, que ocurrió entre 79-101 DDS) y una recuperación final hasta madurez (99-130 DDS exceptuando arveja, que ocurrió entre 101-130 DDS). Las comparaciones de las TRC entre plantas control y anegadas tardíamente consideraron dos períodos: durante anegamiento tardío (85-99 DDS exceptuando arveja, que ocurrió entre 87-101 DDS) y durante la recuperación hasta madurez (99-130 DDS exceptuando arveja, que ocurrió entre 101-130 DDS). Los asteriscos indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada especie (*, $P = 0,05$; **, $P = 0,01$; ***, $P = 0,001$). Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 6 réplicas.....34

Figura 2.7. Cortes histológicos transversales de raíces adventicias de plantas control (A, D, G, J), anegadas temprano (B, E, H, K) y tardíamente (C, F, I, L) de trigo (A-C), cebada (D-F), canola (G-I) y arveja (J-L). Los cortes fueron hechos a 20mm de distancia del ápice de raíces de 25-40 mm de largo. Los asteriscos indican ejemplos de presencia de lagunas aerénquimáticas. La escala de las barras representa 100 μm . Los valores de porcentaje de aerénquima para trigo fueron $2,0 \pm 0,6\%$, $20,4 \pm 4,4\%$ y $22,2 \pm 2,9\%$ para plantas control, anegadas temprano y tardíamente, respectivamente. Cebada presentó valores de $1,5 \pm 0,5\%$, $18,9 \pm 3,6\%$ y $13,9 \pm 3,3\%$ para plantas control, anegadas temprano y tardíamente. Las plantas de canola y arveja no presentaron formación de aerénquima bajo ninguno de los tratamientos.....41

Figura 3.1. Rendimiento por planta (A-D), número de espigas (en trigo y cebada)/silicuas (en canola)/vainas (en arveja) por planta (E-H), granos por espiga/silicua/vaina (I-L) y peso de 1000 granos (M-P) de plantas control, anegadas temprano y tardíamente de trigo (A, E, I, M), cebada (B, F, J, N), canola (C, G, K, O) y arveja (D, H, L, P). Las diferentes letras indican diferencias significativas para tratamientos dentro de cada especie ($P = 0,05$). Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 6 réplicas.....63

Figura 3.2. Número de macollos en trigo (A) y cebada (C) y número de ramificaciones primarias en canola (B) y arveja (D). Las flechas verdes, rojas y negras en el eje x indican el final de anegamiento temprano, tardío y madurez, respectivamente. Las diferentes letras indican diferencias significativas para tratamientos dentro de cada especie ($P = 0,05$). DDS: días después de la siembra. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 6 réplicas.....65

Figura 3.3. Peso seco radical por planta al final de anegamiento temprano (79 DDS, Wl temprano) (A-D), al final de anegamiento tardío (99 DDS y 101 DDS en arveja; Wl tardío) (E-H) y a madurez (130 DDS) (I-L) de plantas de trigo (A, E, I), cebada (B, F, J), canola (C, G, K) y arveja (D, H, L). El sistema radical de cada planta fue dividido en cuatro estratos desde la superficie del suelo: 0-15 cm, 15-30 cm, 30-45 cm y 45-66 cm. Al final del anegamiento temprano, se hicieron comparaciones entre plantas control (barras blancas) y anegadas temprano (barras grises). Al final del anegamiento tardío y a madurez, se hicieron comparaciones entre plantas controles (barras blancas), plantas anegadas temprano (barras grises) y tardíamente (barras negras). Las diferentes letras indican diferencias significativas para tratamientos dentro de cada especie ($P = 0,05$). Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 6 réplicas.....67

Figura 4.1. Condiciones ambientales de los experimentos en 2017 (A, C, E) y 2018 (B, D, F). (A, B) temperatura media (T media, $^{\circ}\text{C}$), máxima (T máx, $^{\circ}\text{C}$) y mínima (T mín $^{\circ}\text{C}$); (C, D) déficit de presión parcial de vapor atmosférica (DPV_{aire} , kPa) y (E, F) radiación solar

(MJ/m²/día) expresada en función de los días desde la siembra (DDS). Las barras grises y negras en el eje de las abscisas representan el período de 14 días de anegamiento temprano (a los 43 y 56 DDS en 2017 y 2018) y tardío (a los 72/78 y 78/80 DDS en 2017 y 2018), respectivamente. El anegamiento temprano coincidió con etapas vegetativas de los cultivos: macollaje en trigo y cebada, estado de roseta con 6 hojas en canola y con 9 pares de hojas en arveja. El anegamiento tardío coincidió con etapas reproductivas de los cultivos: estado de bota en trigo y cebada, 50% de floración de la vara principal en canola y principio de floración en arveja.....96

Figura 4.2. Índice de área foliar (IAF) de micro-canopeos control y anegados temprano (Wl temprano) de trigo (A, B), cebada (C, D), canola (E, F) y arveja (G, H) evaluados al final de anegamiento temprano (a los 57 DDS en 2017 y 70 DDS en 2018) y IAF de micro-canopeos control, anegados temprano y tardíamente (Wl tardío) evaluados al final de anegamiento tardío (a los 86/92 DDS en 2017 y 92/94 DDS en 2018). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de una misma especie y año ($P < 0,05$). La cruz en el panel (H) indica que la arveja anegada tempranamente se encontraba completamente senescente para el final de anegamiento tardío en 2018. El análisis estadístico de estos datos se encuentra en el Cuadro 4.1. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 3 réplicas.....98

Figura 4.3. Dinámica de la eficiencia de intercepción de la radiación (e_i) de micro-canopeos control, anegados temprano (Wl temprano) y anegados tardíamente (Wl tardío) de trigo (A, B), cebada (C, D), canola (E, F) y arveja (G, H) en 2017 y 2018 en función de días desde anegamiento temprano. Las barras grises y negras en el eje de las abscisas representan los períodos de anegamiento temprano y tardío, respectivamente. El análisis estadístico de estos datos se encuentra en el Cuadro 4.1. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 3 réplicas.....102

Figura 4.4. Eficiencia en el uso de la radiación (EUR, g/MJ) de trigo (A-D), cebada (E-H), canola (I-L) y arveja (M-P) en 2017 y 2018. Se realizaron comparaciones entre micro-canopeos controles y anegados temprano durante: anegamiento temprano (Wl temprano; 43-57 DDS en 2017 y 56-70 DDS en 2018), durante un primer período post-anegamiento (Post- wl temprano 1; 57-86/92 DDS en 2017 y 70-92/94 DDS en 2018) y durante un segundo período post-anegamiento (Post- wl temprano 2; 86/92-130 DDS en 2017 y 92/94-128 DDS en 2018) (A, E, I, M- C, G, K O). El otro conjunto de comparaciones se hizo entre tratamientos control y anegados tardíamente (Wl tardío) durante el anegamiento tardío (Wl tardío; 72/78-86/92 DDS en 2017 y 78/80-92/94 DDS en 2018) y durante post-anegamiento (Post-wl tardío; 86/92-130 DDS en 2017 y 92/94-128 DDS en 2018) (B, F, J, N- D, H, L, P). Los asteriscos indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada especie y año (*, $P < 0,05$; **, $P < 0,01$; ***, $P < 0,001$). Las cruces en los paneles (O) y (P) indican que senescencia completa en arveja. El análisis estadístico de estos datos se encuentra en el Cuadro 4.2. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 3 réplicas...104

Figura 4.5. Dinámica de verdor foliar (valores SPAD) de hojas adultas del estrato basal (A, E, L, M - C, G, K, O) y hojas jóvenes expandidas del estrato apical (B, F, J, N -D, H, L, P) de micro-canopeos control, anegados temprano (Wl temprano) y tardíamente (Wl tardío) de trigo (A-D), cebada (E-H), canola (I-L) y arveja (M-P) en función de días desde anegamiento temprano en 2017 y 2018. Las barras grises y negras en el eje de las abscisas representan los períodos de anegamiento temprano y tardío, respectivamente. El análisis estadístico de estos datos se encuentra en el Cuadro 4.1. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 3 réplicas.....108

Figura 4.6. Dinámica del peso seco aéreo (e_i) de micro-canopeos control, anegados temprano (W1 temprano) y anegados tardíamente (W1 tardío) de trigo (A, B), cebada (C, D), canola (E, F) y arveja (G, H) en 2017 y 2018 en función de días desde anegamiento temprano. Las barras grises y negras en el eje de las abscisas representan los períodos de anegamiento temprano y tardío, respectivamente. La cruz en el panel (H) indica que la arveja anegada temprano en 2018 estaba completamente senescente para ese momento. El análisis estadístico de estos datos se encuentra en el Cuadro 4.1. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 3 réplicas.....110

Figura 5.1. Esquema conceptual que vincula con flechas las relaciones causales entre variables de respuesta a escala de planta (recuadros): rendimiento por planta (grano), biomasa aérea y radical, generación de aerénquima, tasa fotosintética (fotosíntesis), conductancia estomática (g_s), conductancia del mesófilo (g_m), CO_2 intracelular (C_i), fluorescencia de las clorofilas (F_v/F_m) y verdor foliar; y de micro-canopeo (recuadros): índice de área foliar verde (IAF), eficiencia de intercepción de la radiación (e_i), verdor foliar, eficiencia en el uso de la radiación (EUR), biomasa aérea/ m^2 , rendimiento/ m^2 , espigas-silicuas-vainas/ m^2 , granos/espiga-silicua-vaina y peso de grano. Los diferentes símbolos representan los cultivos estudiados con anegamiento temprano o tardío, estando presente el símbolo correspondiente dentro del recuadro de cada variable de respuesta en caso de que ese cultivo con ese tratamiento de anegamiento haya sido afectado significativamente y sin capacidad de recuperación para ese atributo medido.....138

ABREVIATURAS

DDS: días desde la siembra

DPV_{aire} : déficit de presión parcial de vapor atmosférica

T_{max} : temperatura ambiental diaria máxima

$T_{\text{mín}}$: temperatura ambiental diaria mínima

Eh_7 : potencial redox del suelo a pH 7

P_n : tasa de fotosíntesis neta

g_s : conductancia estomática

g_m : conductancia del mesófilo

C_i : concentración interna de CO_2

F_v/F_m : máxima eficiencia cuántica del fotosistema II en hojas aclimatadas a oscuridad

J : tasa de transporte de electrones

R_d : respiración foliar en luz

Γ^* : factor de especificidad de la Rubisco por el CO_2 y el O_2

TRC: tasa relativa de crecimiento

IAF: índice de área foliar

e_i : eficiencia de intercepción de la radiación

EUR: eficiencia en el uso de la radiación

IC: índice de cosecha

Sensibilidad al anegamiento en especies invernales en etapas tempranas y tardías. Respuestas fisiológicas, de crecimiento y rendimiento a escala de planta y cultivo.

RESUMEN

Esta tesis caracteriza rasgos ecofisiológicos de tolerancia al anegamiento en trigo, cebada, canola y arveja. Se comparan los efectos del anegamiento vegetativo y reproductivo a escala de planta y de micro-canopeo. A nivel de planta se analizó la tasa fotosintética (limitantes estomáticas y no estomáticas), biomasa aérea y radical, rendimiento por planta y componentes numéricos (número y peso de grano) y aerénquima radical. En micro-canopeo, se cuantificó el índice de área foliar (IAF), eficiencia de intercepción (e_i), eficiencia en el uso de la radiación (EUR), biomasa aérea y rendimiento/m² con componentes numéricos. Trigo presentó leves reducciones en rendimiento por planta (14-29%), manteniendo la fotosíntesis y generando aerénquima en raíces (20-22%), con leves caídas en biomasa (0-25% aérea, 10-34% radical) en ambos anegamientos. El rendimiento/m² no difirió entre tratamientos, manteniéndose (o recuperándose rápidamente) la e_i y la EUR. Cebada y canola anegadas tempranamente redujeron el rendimiento por planta un 15-21%. Cebada mostró una fisiología foliar similar a los controles y presencia de aerénquima radical (14-19%) mientras que canola fue afectada durante el anegamiento, pero logró recuperarse a pesar de no generar aerénquima. Cebada tuvo rendimientos/m² similares a los controles, y canola sólo los redujo un 17%. El anegamiento tardío conllevó un deterioro mayor en la fotosíntesis y crecimiento, con rendimientos por planta del 32 y 26% de los controles. A escala de micro-canopeo se generaron caídas irreversibles en IAF, e_i y EUR, con rendimientos 42-69 % menores que los controles. Arveja mostró, en ambas escalas de análisis, reducciones irreversibles en todos los parámetros y pérdidas del 90% en rendimiento con ambos anegamientos. En suma, trigo resultó el más tolerante a ambos anegamientos, cebada y canola presentaron alta sensibilidad sólo frente al anegamiento tardío y arveja se mostró como el más sensible al anegamiento en general con rendimientos casi nulos.

Palabras clave: anegamiento, trigo, cebada, canola, arveja, rendimiento, fotosíntesis, eficiencia de intercepción, aerénquima

**Sensitivity to early- and late-waterlogging on winter crops.
Physiological, growth and yield responses at plant and micro-canopy
levels.**

ABSTRACT

This thesis characterizes the ecophysiological traits associated with the differential tolerance to waterlogging on winter crops widely sown in Argentina: wheat, barley, rapeseed and wheat. The impact of waterlogging occurring in vegetative and reproductive life-cycle stages comparing these crops at plant (experiment 1) and micro-canopy levels (experiments 2 and 3). At plant level, leaf physiology (photosynthesis, stomatal and non-stomatal limitations), aerial and root dry matter, yield per plant (and grain number and weight), and aerenchyma in roots were assessed. At micro-canopy level, leaf area index (LAI), radiation interception and radiation use efficiency (RUE) were monitored, along with aerial dry matter and yield/m² and its components. Wheat was the most tolerant species, with slight reductions in yield per plant (14-29%), maintaining photosynthesis and generating aerenchyma in roots (20-22%), with slight dry matter reductions (0-25% less aerial dry mass, 10-34% less root dry mass) after both waterlogging treatments. At micro-canopy level, yield was similar among treatments and the radiation interception and RUE were maintained (or successfully recovered). Early-waterlogged barley and rapeseed showed reductions of 15-21% in yield per plant. Barley showed a physiological performance similar to controls, having aerenchyma in roots (14-19%); while rapeseed presented an important recovery ability despite lowering photosynthesis and not generating aerenchyma in roots. At micro-canopy level, barley yielded similarly than controls, while rapeseed only reduced it by 17%. Late-waterlogging lowered photosynthesis and dry matter, with 68-74% lower yield per plant. At micro-canopy level, irreversible reductions in radiation interception and RUE were observed, with 42-69% lower yields. Field pea, the most sensitive species to waterlogging, showed irreversible reductions in all variables in both levels of analysis, leading to losses of 90% of controls in yield with either waterlogging treatment.

Keywords: waterlogging, wheat, barley, rapeseed, field pea, yield, photosynthesis, radiation interception, aerenchyma

Capítulo I

Introducción General

1.1) Antecedentes

1.1.1) Los cultivos de invierno y la incidencia del anegamiento

En Argentina, el 54,4% de la superficie es destinada actividades agrícola-ganaderas (Banco Mundial, 2020) siendo los cultivos invernales una fuente de exportación importante. Trigo y cebada son los principales cultivos invernales con una producción que ubica a Argentina dentro de los primeros diez países exportadores de ambos cereales a nivel mundial (FAO, 2020). La campaña 2019/2020 de trigo ocupó una superficie sembrada de aproximadamente 6,8 millones de hectáreas en el país, con una producción de 19,1 millones de toneladas; mientras que cebada cervecera fue sembrada en casi 1,3 millones de hectáreas obteniendo una producción de 3,8 millones de toneladas de grano (Bolsa de Comercio de Rosario, 2020). Existen otras especies invernales, como la colza y canola, cuya implantación resulta estratégica dado que en Argentina la producción aceitera se centra en cultivos estivales (e.g. soja, girasol, maíz). De esta manera la canola accede al mercado en otra época del año por tener un ciclo invierno–primaveral, abasteciendo a la industria en momentos en que ésta permanece ociosa y no se superpone con la molienda de las otras oleaginosas (Iriarte y López, 2014). La superficie sembrada de este cultivo alcanzó las 19.000 hectáreas en 2017/2018, con una producción de 40.000 toneladas (Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca, 2020). Además, junto con arveja, permite liberar el lote anticipadamente para maíz o soja de segunda, dado que ambas especies presentan ciclo de cultivo corto. La arveja es un cultivo promisorio dada su capacidad de fijación biológica de nitrógeno, convirtiéndola en una opción viable como antecesor de cultivos de segunda (Prieto, 2012). Esta especie presentó una superficie sembrada de 55.700 hectáreas, obteniendo un total de producción de 109.700 toneladas en 2017/2018 (Bolsa de Comercio de Rosario, 2019; Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca, 2020).

Los eventos de anegamiento son un problema creciente que se dan cada vez con mayor frecuencia como una de las consecuencias del cambio climático (Hirabayashi et al., 2013; IPCC, 2014). Siendo más específicos en esta temática, es usual referirse a anegamiento e inundación como sinónimos; cuando en verdad anegamiento es un fenómeno que debe circunscribirse a episodios de encharcamiento, donde los poros del suelo están saturados de agua con una capa muy fina de agua (si existiera) sobre la superficie del suelo, con la parte aérea libre de agua. En cambio, el término inundación suele ser más genérico, ya que abarca no sólo fenómenos de anegamiento, sino también situaciones en donde el cuerpo vegetativo puede estar bajo sumersión (cubierto de agua) parcial o total (Striker, 2012b). El aumento en la ocurrencia de estos acontecimientos se debe, en parte, a una distribución más errática de las precipitaciones y un incremento en la intensidad de las lluvias (Hirabayashi et al., 2013; IPCC, 2014). A esto se le suma la creciente compactación del suelo ligada al uso de maquinaria agrícola pesada, lo que dificulta la percolación y el drenaje del agua (Jackson, 2004; Wu et al., 2018). Según la FAO (2017), en un relevamiento de datos de 2006 a 2016, el 65% del daño económico sobre cultivos por estreses abióticos a nivel mundial estuvo vinculado directamente a daños por exceso hídrico; lo que equivalió a una pérdida estimada de 74 mil millones de dólares anuales (Kaur et al., 2019). Este estrés impacta sobre alrededor del 16% de los suelos en Estados Unidos, también afectando gravemente las áreas bajo riego en India, China y Pakistán (Pang et al., 2004). En Europa, se espera que la ocurrencia de anegamientos súbitos aumente debido a una intensificación del ciclo hidrológico (Feyen et al., 2012). Para ilustrar, en el cultivo de trigo se calculan pérdidas anuales mundiales de entre el 15 y 20% de las hectáreas sembradas debido a eventos de anegamiento (Sayre et al., 1994; Setter y Waters, 2003). En Estados Unidos, los seguros de siembra de trigo pagados por inundaciones en el período 2011-2016 superaron los 2000 millones

de dólares (Herzog et al., 2016). Particularmente en Argentina, muchas de las áreas destinadas a la agricultura extensiva tienen riesgo de anegamiento en algún momento del ciclo del cultivo, lo que genera mermas de rendimiento dependiendo del momento y duración del evento de inundación. Las probabilidades de riesgo de anegamiento en la zona oeste y sur de la Región Pampeana son del 22 al 31%, respectivamente según datos desde 2002 hasta la actualidad (Kuppel et al., 2015). En línea con lo anterior, un estudio climatológico que evaluó el agua almacenada en diferentes regiones del país durante el período 1971-2018, informó de la existencia de excesos hídricos particularmente en la zona sur de la provincia de Buenos Aires y Córdoba (Peretti et al., 2020). En algunas zonas de la Región Pampeana, los suelos con drenaje pobre por la existencia de un horizonte Bt muy arcilloso, facilitan la acumulación de agua y genera este tipo de fenómenos de anegamiento con distinta probabilidad ocurrencia a lo largo del año (Gutiérrez Boem et al., 1996; de San Celedonio et al., 2014b). La llanura pampeana también presenta riesgos de anegamiento por ascenso de la napa freática en las áreas con menor pendiente regional, lo cual pone en riesgo la productividad de los cultivos implantados (Jobbagy y Nosetto, 2009). En lo que tiene que ver con el riesgo de anegamiento en los cultivos estudiados, un relevamiento hecho por de San Celedonio et al. (2014b) utilizando el modelo CERES-Wheat en Bordenave, Capitán Sarmiento, Gualeguaychú, Junín y Tandil, con dos fechas de siembra y 33 campañas, informó que la probabilidad de anegamiento promedio en el ciclo del cultivo estuvo comprendida entre el 7 y el 24%, dependiendo de la localidad, para una condición hídrica inicial media y fecha de siembra temprana. Además, cabe destacar que las chances de anegamiento aumentan durante el período de alta sensibilidad al anegamiento (pre-floración); esperando en 1 de cada 2 años que ocurran entre 2 y 7 días de anegamiento

durante la etapa de pre-floración en una siembra temprana y con un suelo con contenido hídrico medio (de San Celedonio et al., 2014b).

1.1.2) Efecto del anegamiento a escala de planta en trigo, cebada, canola y arveja

El anegamiento del suelo impone condiciones de estrés para las plantas debido al impedimento sobre el intercambio de oxígeno entre el suelo y la atmósfera. Dada la drástica caída en la tasa de difusión de oxígeno hacia el suelo, la respiración de raíces y los microorganismos agotan rápidamente este gas tornando al suelo hipóxico y luego anóxico en pocas horas (Ponnamperuma, 1972). La falta de aireación en raíces reduce la conductividad hidráulica radical y la absorción de agua y nutrientes (Colmer, 2003; Colmer y Voeselek, 2009; Striker, 2012a). El deterioro en el estado hídrico se traslada al cierre estomático foliar y consecuentemente se generan caídas en la tasa de fotosíntesis (Malik et al., 2002; Striker et al., 2005). Si la situación se extiende en el tiempo, se produce la degradación de proteínas y pigmentos (i.e. clorofila) que conducen a un daño irreversible al aparato fotosintético (Liao y Lin, 2001). En especies tolerantes, estos efectos son aminorados por la generación tejido aerenquimático radical y la formación de raíces adventicias que facilitan el transporte difusivo de oxígeno para la aireación del sistema radical (Colmer, 2003; Striker et al., 2007). Por ello, resulta importante evaluar el impacto del anegamiento sobre planta entera en especies de cultivo con presumible distinta tolerancia al anegamiento (similitud de los valores de las variables respuesta entre tratamientos anegados y control), ya que existe un vacío de conocimiento sobre las causas funcionales que determinan las mermas diferenciales en el rendimiento. También es importante mencionar efectos indirectos del anegamiento sobre las plantas, como la incidencia de enfermedades. En el caso de trigo y cebada, se informó que el anegamiento redujo la incidencia del complejo fúngico *Fusarium poae* decreciendo la susceptibilidad vegetal con respecto a condiciones con drenaje (Martínez

et al., 2019). Respecto de arveja, se conoce que el efecto del anegamiento sobre la infección fúngica con *Mycosphaerella pinodes*, también generaba una disminución en la incidencia de la enfermedad si el anegamiento había comenzado previo a la infección con el hongo (McDonald y Dean, 1996). Una aproximación interesante es el abordaje del impacto del anegamiento a partir del estudio de la combinación de la distribución de biomasa subterránea en el suelo y la generación de aerénquima en raíces adventicias, combinado con comprender cómo repercute ésto sobre la fisiología foliar en especies creciendo simultáneamente bajo similares condiciones ambientales. Cabe aclarar que, al formarse el aerénquima en células del parénquima cortical, diferirá el porcentaje de este tejido sobre la raíz entera dependiendo de si esta presenta o no crecimiento secundario, rasgo que se distingue entre dicotiledóneas (canola y arveja), que sí lo presentan, respecto de monocotiledóneas (trigo y cebada) que no lo hacen. Por ello, en el caso de las dicotiledóneas es ya conocida la reducida capacidad de generar lagunas aerénquimáticas en raíces con crecimiento secundario debido a que el área de parénquima cortical es casi inexistente (Justin and Armstrong, 1987; Striker et al., 2007). Por otro lado, cabe mencionar que existen otros cultivos cuyos efectos de la inundación (anegamiento y sumersión) han sido estudiados en profundidad, como es el caso del cereal estival arroz en el que se logró aislar el gen SUB-1 para lograr variedades tolerantes a la sumersión (Mackill et al., 2012)

Son pocas las evidencias experimentales que hayan documentado la productividad de plantas de estas especies durante todo su ciclo, cuantificando cómo impacta el anegamiento sobre el rendimiento en grano – como efectivamente se aborda en esta tesis – explicado a través de un set completo de caracteres fisiológicos asociados a la fijación de carbono (fotosíntesis, fluorescencia, conductancia estomática, conductancia del mesófilo, concentración interna de CO₂, nivel de verdor foliar),

caracteres morfológicos (número de macollos -para trigo y cebada- y número de ramificaciones -para canola y arveja), y rasgos anatómicos relacionados estrechamente con el potencial de aireación de las raíces de las plantas (aerénquima).

En plantas de trigo con 3 hojas expandidas anegadas durante 17 días, la generación de aerénquima en raíces fue entre 23 y 30%. Esto se vinculó con caídas en las tasas de fotosíntesis de entre 13 y 17% respecto de los controles, lo que, sumado a la presencia de aerénquima en plantas creciendo en macetas, conferiría cierta tolerancia frente al estrés por anegamiento (Huang et al., 1994). Existe poca evidencia del comportamiento fisiológico de plantas sujetas a anegamiento en etapas avanzadas del cultivo. De San Celedonio et al. (2017) observaron que plantas creciendo en macetas anegadas por 15 días a comienzo de macollaje no mostraron diferencias en la tasa de fotosíntesis con los controles. Sin embargo, en el mismo trabajo se informó que con un anegamiento de 15 días durante pre-floración, la tasa de fotosíntesis cayó un 50% respecto de los controles. Por otra parte, plantas de trigo creciendo en contenedores anegadas durante 5 días a los 7 días después de antesis, la tasa de fotosíntesis disminuyó hasta un 14% debajo de los controles (Zheng et al., 2009). Otras evidencias mostraron que parcelas a campo anegadas por una semana desde el tercer día post- antesis la tasa de fotosíntesis se redujo un 15 % comparada con los controles (Wu et al., 2014). La capacidad de generar aerénquima en condiciones de baja disponibilidad de oxígeno, sumado a la baja disminución en las tasas de fotosíntesis, conferirían a este cultivo la capacidad de contener moderadamente las pérdidas de biomasa y rendimiento ante estreses de mediana duración. En concordancia, existen evidencias de pérdidas del 20% del rendimiento en plantas de 3-4 hojas creciendo en macetas (30-40 días desde la siembra (DDS)) anegadas por 40 días como consecuencia de una disminución en el número de espigas por una reducción de macollos fértiles en trigo, sumadas a una

pérdida del 6-9% en biomasa radical y del 8-11% en biomasa aérea (Arduini et al., 2016; Pampana et al., 2016a). Por otra parte, plantas creciendo en macetas anegadas después de antesis por 7 días mostraron caídas del 22% en el rendimiento respecto del control (Li et al., 2011). Herzog et al. (2016) mediante una revisión bibliográfica exhaustiva sobre respuestas fisiológicas del anegamiento en trigo, concluyeron que es importante evaluar las consecuencias del anegamiento sobre la planta una vez removido el estrés (i.e. período de recuperación). Muchos de los ápices radicales sobrevivieron varios días luego de detenida la elongación de las raíces, pudiendo retomar su crecimiento una vez retirada la inundación. En los tejidos foliares, los efectos del anegamiento se extendieron hasta etapas posteriores acelerando la senescencia foliar (Herzog et al., 2016). Por ejemplo, en plantas en macetas anegadas a los 21 DDS por 14 días no se detectaron diferencias respecto del control en biomasa radical luego de 7 días de recuperación (Malik et al., 2002). Otro de los hallazgos de la revisión de Herzog et al. (2016) está relacionado con la fijación de carbono bajo anegamiento, como consecuencia de un cierre estomático – respuesta de corto plazo - y también en una respuesta a la degradación de proteínas de carboxilación del aparato fotosintético, evidenciada por niveles altos de CO_2 interno cuando el anegamiento se prolonga por más de 4-5 días. Uno de los pocos antecedentes de mediciones de CO_2 interno se encuentra en el trabajo de Wu et al. (2014), quienes registraron aumentos del 10% respecto de los controles en plantas en macetas anegadas por 6 días a partir de 3 días desde antesis. Estos caracteres son detalladamente medidos y considerados en la presente tesis, ya que uno de los propósitos de este trabajo es ahondar en la comprensión del comportamiento fotosintético frente al anegamiento en los cuatro cultivos invernales estudiados.

En cebada, también se observó presencia de aerénquima en plantas de 3 y 4 hojas creciendo en macetas, alcanzando en promedio el 23% del tejido radical luego de 3 semanas de anegamiento, lo que también conferiría cierta tolerancia frente a este estrés (Pang et al., 2004). Plantas de la misma edad sujetas a 3 semanas de anegamiento redujeron en promedio un 20% la tasa de fotosíntesis y la conductancia estomática en la primera semana de tratamiento, logrando equiparar paulatinamente los valores control desde el resto del tratamiento luego de 2 semanas de recuperación (Pang et al., 2004). En trigo, de San Celedonio et al. (2017) observaron que no sólo existen diferencias en tasas fotosintética respecto de los controles en anegamientos de 15 días aplicados en pre-floración en plantas en macetas (caídas del 35% de los controles), sino también a comienzo de macollaje, donde hay disminuciones de similar magnitud. En relación con el funcionamiento del área foliar, se observó que plantas de 3 hojas creciendo en macetas anegadas por 10 días, presentaron entre el 25 y 34% de clorosis foliar (Zhou et al., 2007). Por otra parte, plantas de 1 hoja expandida con 7 días de anegamiento mostraron caídas de sólo el 12% en valor SPAD junto a valores de F_v/F_m (i.e. fluorescencia de las clorofilas en oscuridad) similares a los controles, sumado a disminuciones promedio del 30 % en biomasa aérea y radical (Zeng et al., 2013). Plantas en macetas anegadas con 3-4 hojas (30-40 DDS) por 60 días disminuyeron hasta un 23% su rendimiento, acompañado de una baja del 29% y 24% en biomasa área y radical respectivamente (Masoni et al., 2016).

En canola, plántulas de 11 días expuestas a una solución anóxica (con previo pre-tratamiento hipóxico) mostraron una baja tolerancia al anegamiento debido a la incapacidad de generar aerénquima aún en raíces creciendo bajo estrés (Voisenek et al., 1999). Plantas anegadas por 30 días, tanto en estadíos vegetativos como reproductivos, mostraron niveles de clorofila foliar 30% y 75% menores a los controles para

anegamiento vegetativo y reproductivo, respectivamente. Además, se registraron pérdidas en el rendimiento de hasta el 21% en plantas en macetas de 55 DDS anegadas por 30 días (Zhou et al., 1995). Gutiérrez Boem et al., (1996) mostraron que anegamientos de 14 días en estado vegetativo (4 hojas) y en estado reproductivo, (pleno llenado de grano en vara principal) en plantas en macetas, producían reducciones en el rendimiento del 30% y 45%, respectivamente, disminuyendo la partición a grano sólo en anegamiento reproductivo. Leul y Zhou (1998), observaron que plantas en macetas con 5 hojas anegadas por 3 semanas reflejaron caídas en el rendimiento de hasta 27%, causadas en parte por disminuciones en la tasa de fotosíntesis y la conductancia estomática del 23% y 30%, respectivamente, sumado a un aumento del 3% en los niveles de CO₂ interno.).

En arveja, Cannell et al. (1979) encontraron que plantas en macetas sujetas a 5 días de anegamiento en estadio vegetativo y en pre-floración tuvieron una caída en el rendimiento de hasta el 50% y 90% de los controles, respectivamente. Plantas de 35 DDS en macetas tras una semana de anegamiento mostraron disminuciones del 87% en la biomasa radical y 62% menor biomasa aérea respecto de los controles luego de 10 días de recuperación, posicionándose como una leguminosa de grano con baja tolerancia al anegamiento (Solaiman et al., 2007). Plántulas de 8 DDS sujetas a 12 días de anegamiento presentaron mermas del 45% respecto de los controles en biomasa aérea y caídas del 75% en biomasa radical, estrechamente relacionadas con una caída en la profundidad de exploración del perfil del 55% respecto de los controles (Przywara y Stępniewski, 1999). Además, es importante mencionar que al ser una leguminosa que establece simbiosis con *Rhizobium leguminosarum*, a pesar de no estar muy estudiado el efecto que produce el anegamiento sobre este fenómeno, se informó que el exceso hídrico resultó en detrimento de la nodulación y de la actividad de la enzima nitrogenasa

(Bisseling et al., 1980). La bibliografía sobre anegamiento en arveja es escasa y data de muchos años, especialmente desde el aspecto fisiológico.

1.1.3) Respuestas al anegamiento a nivel de canopeo

A escala de cultivo, el anegamiento podría comprometer la intercepción de la radiación incidente en el canopeo debido a una caída en el índice de área foliar (IAF) verde por debajo del valor crítico (i.e. valor que permite interceptar >95% de la radiación incidente; Brougham, 1958). El IAF podría verse comprometido por la senescencia foliar (Zhou et al., 1995), pudiendo estar acompañada de abscisión foliar. Por otra parte, podrían producirse daños en el aparato fotosintético de hojas remanentes del cultivo, afectando negativamente la eficiencia de conversión del recurso lumínico a biomasa, derivando junto a la caída en la eficiencia de intercepción, en una disminución de la biomasa aérea acumulada (Sinclair y Muchow, 1999).

Dependiendo del momento del ciclo en el que el cultivo es afectado por el anegamiento, puede variar la partición hacia estructuras reproductivas. Distintas evidencias de la literatura demostraron en trigo y cebada que las pérdidas de rendimiento son mayores cuando el estrés ocurre en pre-floración y durante floración respecto del anegamiento más temprano en el ciclo (Araki et al., 2012; de San Celedonio et al., 2014a). Lo mismo ocurre con arveja donde se ven las mayores mermas en el rendimiento con anegamiento en pre-floración (Cannell et al., 1979). En canola, las principales pérdidas en rendimiento están centradas alrededor de floración (Zhou et al., 1995), coincidiendo con el período de definición de las estructuras reproductivas que finalizarán en el establecimiento del número de granos por unidad de área (Kirkegaard et al., 2018). Sin embargo, sólo pocos estudios han explorado condiciones de anegamiento en situación de canopeo, llegando a cuantificar las respuestas a nivel de

rendimiento por unidad de superficie (Belford et al., 1980; Collaku y Harrison, 2002; Hayashi et al., 2013; Hodgson, et al., 1989; Leul y Zhou, 1998; Sundgren et al., 2018; Wollmer et al., 2018; Xu et al., 2015).

En trigo, un anegamiento de 21 días aplicado en antesis redujo el rendimiento de entre 12 y 14% respecto de los controles (Araki et al., 2012). Además, se observaron rendimientos 20% menores que los controles con anegamientos de 6 días inmediatamente posteriores a antesis, ligado a reducciones del 15% en la tasa de fotosíntesis (Wu et al., 2014).

En cebada, el crecimiento de un canopeo de 35 DDS sujeto a una semana de anegamiento disminuyó un 9% al finalizar el tratamiento, siendo incluso mayor el impacto luego de la remoción del estrés, reflejado en reducciones en el crecimiento del 40% respecto de los controles luego de 2 semanas post-anegamiento. Esto trajo como consecuencia mermas en el rendimiento del 37% de los controles (Leyshon y Sheard, 1974). Otro trabajo muestra que canopeos de 30 DDS de cebada expuestos a anegamiento mostraron un rendimiento 14% menor que los controles, relacionado con una baja del 12% en el número de macollos fértiles, lo que determinó reducciones en el número de espigas por unidad de área, que no pudieron ser compensadas por el incremento en el número de granos por espiga (Hodgson et al., 1989).

En canola, Xu et al. (2015) observaron que inundaciones de una semana a principios de floración, llevaron a caídas de rendimiento del 20%. Asimismo, anegamientos de 30 días en diferentes estadíos ontogénicos, conllevaron pérdidas en el rendimiento del 13%, relacionadas con un descenso del área foliar de 22% y 28% y con caídas en la tasa fotosintética a final de floración de 9% y 34% para botón floral y floración, respectivamente (Zhou et al., 1995).

En arveja, una inundación de 5 días en el estadio de 6-7 hojas provocó disminuciones de biomasa aérea (incluyendo grano) de hasta 50% de los controles, como consecuencia de reducciones en el número de nudos fértiles y en el peso de los granos (Belford et al., 1980). Pampana et al. (2016) informaron que plantas creciendo en contenedores de 0,5 x 0,5 m de superficie que fueron anegadas a comienzo de floración por 5 días, reflejaron pérdidas en el rendimiento del 60%, como consecuencia de reducciones similares en la biomasa aérea respecto de los controles. En línea con dichos resultados, los autores observaron que la pérdida de rendimiento estuvo condicionada principalmente por disminuciones en el número de granos por planta y por su peso individual (Pampana et al., 2016).

Las evidencias mencionadas cuantifican parcialmente algunos caracteres a nivel de canopeo o micro-cultivo frente al anegamiento, pero aún existe un vacío en el análisis de las bases funcionales. Por ello es importante determinar como el índice de área foliar (IAF) verde, la eficiencia de intercepción de la radiación incidente (e_i) y la eficiencia en el uso de la radiación interceptada (EUR) se relacionan con la biomasa aérea acumulada y su partición (i.e. índice de cosecha) en los cultivos anegados en estadios tempranos o tardíos. Como los antecedentes comentados provienen de experimentos variados en cuanto a épocas de siembra, duración y momento de aplicación del anegamiento, etc., resulta interesante comparar los cuatro cultivos creciendo en simultáneo y bajo las mismas condiciones ambientales como el propuesto en esta tesis.

1.2) Objetivos de la tesis

1.2.1) Objetivo general

El objetivo general es identificar y caracterizar las respuestas ecofisiológicas asociadas con el grado de tolerancia al anegamiento prolongado en etapas tempranas-vegetativas o tardías-reproductivas en trigo, cebada, canola y arveja.

1.2.2) Objetivos particulares

Los objetivos particulares son:

- (i) Identificar los rasgos que expliquen la diferente tolerancia ante el estrés por anegamiento vegetativo y reproductivo en trigo, cebada, canola y arveja a escala de planta individual en términos de las tasas de crecimiento aéreo y radical asociadas con la fijación de carbono, variables morfo-anatómicas y su relación con el rendimiento y componentes numéricos.

- (ii) Analizar el impacto del anegamiento vegetativo y reproductivo a escala de micro-canopeo identificando las variables que limitan el rendimiento, incluidos los componentes numéricos. Los caracteres a estudiar incluyen el índice de área foliar (IAF) verde, la intercepción de radiación (e_i), la eficiencia en el uso de la radiación (EUR), y la partición de biomasa (*i.e.* Índice de cosecha, IC) a estructuras reproductivas.

1.3) Hipótesis

Hipótesis (1): La tolerancia al anegamiento se ordena como trigo>cebada>canola>arveja debido al mayor impacto negativo que produce este estrés sobre la biomasa radical de las plantas, la cual se relaciona con su capacidad de generar aerénquima.

Hipótesis (2): El impacto negativo del anegamiento sobre el rendimiento por planta está relacionado con la generación de biomasa aérea y su funcionalidad. Lo anterior es modulado por la conductancia estomática que determinan el CO_2 a ser fijado por fotosíntesis. En las especies más sensibles, como arveja y canola, además de cierre estomático, se producen limitaciones no estomáticas, como un aumento de la resistencia del mesófilo, daño al aparato fotosintético y senescencia acelerada foliar.

Hipótesis (3): La pérdida diferencial de rendimiento por anegamiento entre los distintos cultivos se relaciona con la magnitud de reducción en la intercepción de la radiación (e_i), y con disminuciones en la funcionalidad del área verde, condicionando la conversión de la radiación interceptada en biomasa (EUR).

Hipótesis (4): El impacto del anegamiento sobre las especies en referencia a las hipótesis anteriores, es específicamente mayor cuando ocurre en etapas tardías, coincidentes con la definición de rendimiento.

1.4) Organización de la tesis

Esta tesis contiene tres capítulos experimentales (II, III y IV) y un capítulo de discusión general/integradora (V). Cada capítulo experimental cuenta con su propia introducción, método, resultados y discusión; por tal motivo el presente capítulo introductorio presenta una descripción general de los temas a abordar mientras que los antecedentes específicos se encuentran en las introducciones de los capítulos experimentales. En el capítulo II se aborda la tolerancia diferencial al anegamiento a escala de planta. Se encontró que el orden de tolerancia, de mayor a menor fue: trigo, cebada, canola y arveja, el que se vincula en parte con la habilidad de generar

aerénquima en raíces adventicias y que el mantenimiento de la actividad fotosintética también condiciona positivamente a la generación de biomasa radical, aérea y de grano por planta (Ploschuk et al., 2018. Waterlogging of winter crops at early and late stages: impacts on leaf physiology, growth and yield. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1863). En el capítulo III se establece que el efecto del anegamiento a escala de planta difiere según el momento de ocurrencia de éste, siendo en general más el impacto negativo durante etapas tardías del ciclo, afectándose los componentes numéricos del rendimiento que se generan en ese momento. El impacto sobre el sistema radical difiere según la especie, afectándose de manera más generalizada en el perfil de suelo aquellas especies más sensibles, como canola y arveja, y disminuyéndose localizadamente en el estrato superficial en el caso de las especies con mayor tolerancia, como trigo y cebada (Ploschuk et al., 2020. Waterlogging differentially affects yield and its components in wheat, barley, rapeseed and field pea depending on the timing of occurrence. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 206, 363-375). En el capítulo IV se estudia el efecto del anegamiento a escala de micro-canopeo, donde se ve reflejado el mismo orden de tolerancia al anegamiento que a escala de planta (artículo en revisión). Trigo logró mantener rendimientos similares a los controles, manteniendo la eficiencia de intercepción, e_i y de uso de la radiación, EUR similares a los controles o mostrando una eficiente recuperación en caso de haber sido afectados. Cebada y canola mostraron respuestas contrastantes entre momentos de anegamiento, siendo el impacto mayor en etapas tardías debido a disminuciones en la e_i y EUR. Arveja fue el cultivo más sensible al anegamiento en general, viéndose afectados irreversiblemente todos los caracteres cuantificados. Si bien se piensa que las diferencias a nivel de especie encontradas son sólidas, se aclara que las

conclusiones a las que se arriba en cada capítulo experimental (II, III y IV) deberían acotarse a los genotipos utilizados, y que futuras investigaciones que utilicen otros materiales genéticos de las especies estudiadas ampliarían el alcance de los resultados obtenidos. Finalmente, el capítulo V contrasta las hipótesis enunciadas en el capítulo I, además de vincularse el efecto del anegamiento sobre trigo, cebada, canola y arveja en un esquema integrando ambas escalas de análisis; y por último se detallan perspectivas para estudios a futuro en donde se puedan profundizar los conocimientos aportados en esta tesis.

Capítulo II

Respuestas fisiológicas, anatómicas y de crecimiento a escala de planta

Artículo derivado de este capítulo: Ploschuk, R. A., Miralles, D. J., Colmer, T. D., Ploschuk, E. L., & Striker, G. G. (2018). Waterlogging of winter crops at early and late stages: impacts on leaf physiology, growth and yield. *Frontiers in plant science*, 9, 1863.

2.1) Introducción

Bajo un escenario de anegamiento que deriva rápidamente en la falta de oxígeno (hipoxia) en el suelo, las plantas desarrollan una serie de respuestas aclimáticas que incluyen cambios anatómicos, morfológicos y fisiológicos que mitigan los efectos del estrés. Algunas especies tienen la capacidad de generar raíces adventicias con aerénquima, facilitando la difusión de oxígeno desde el vástago hasta las raíces, y permitiendo el mantenimiento de la respiración celular y la absorción de nutrientes (Armstrong, 1979; Colmer y Greenway, 2011; Justin and Armstrong, 1987; Striker et al., 2007). Las especies estudiadas en esta tesis presentan una habilidad variable para generar raíces adventicias con alta porosidad. En trigo se han reportado valores de 19-30% (Huang et al., 1994) y en cebada de 7-23% (Pang et al., 2004). Contrastantemente, canola (Voisenek et al., 1999) y arveja (Healy and Armstrong, 1972) no parecieran poseer capacidad para generar aerénquima en sus raíces cuando se expusieron a medios de cultivo carentes de oxígeno.

Un funcionamiento radical deficiente, producto del anegamiento, resultaría negativo para la fisiología foliar, particularmente en la fijación de carbono. Relacionado con lo anterior, el cierre estomático inducido por anegamiento puede limitar los niveles internos de CO₂ restringiendo así la fijación de carbono (Malik et al., 2001; Striker et al., 2005), pero esta variable ha sido pocas veces registrada (i.e. en trigo, Wu et al., 2014; en canola, Leul y Zhou, 1998). Además de las limitaciones estomáticas, la tasa de fotosíntesis también puede estar condicionada por disminuciones de la conductancia del mesófilo (Flexas y Medrano, 2002; Jones, 1985), daño al fotosistema II (PSII) generado por especies reactivas del oxígeno (ROS; Ashraf, 2012; Nishiyama et al., 2006), y clorosis foliar relacionada con la senescencia acelerada inducida por etileno (Araki et al., 2012; Hörtensteiner, 2006).

Aunque existen estudios que abarcan el impacto del anegamiento en la fijación de carbono en los cultivos de invierno analizados en esta tesis (e.g. Huang et al., 1994 en trigo; Pang et al., 2004 en cebada; Leul y Zhou, 1998 en canola, and Malik et al., 2015 en arveja), las comparaciones entre estas especies son limitadas (i.e. de San Celedonio et al., 2017 para trigo y cebada).

Las tasas de fotosíntesis bajas pueden resultar una limitante para el crecimiento de vástago y raíces, llegando a reducir en última instancia la producción de semillas (Sinclair y Horie, 1989). Sólo algunos estudios han analizado el impacto del anegamiento a lo largo de todo el ciclo de la planta, describiendo tanto respuestas en órganos vegetativos como en reproductivos analizando el rendimiento por planta. Como ejemplo, 20 días de anegamiento en plantas de trigo de 3-4 hojas trajeron aparejado un peso seco del vástago y un rendimiento por planta equivalentes al 95% y 90% de sus controles, respectivamente (Collaku y Harrison, 2002; Pampana et al., 2016a). En cebada, anegamientos tempranos (i.e. 3-4 hojas aparecidas) durante 20 días alcanzaron el 85% and 90% de sus controles en peso seco del vástago y rendimiento, respectivamente luego de terminado el anegamiento (Masoni et al., 2016). En canola, 21 días de anegamiento en plantas de 5 hojas ralentizaron el crecimiento, generando un 77% en biomasa seca y 73% en rendimiento comparado con los controles (Leul y Zhou, 1998). Un período de 5 días de anegamiento en arveja impactó sustancialmente el peso seco del vástago y el rendimiento por planta, alcanzando solamente el 35-50% y el 5-25% de los controles, respectivamente (Jackson, 1979; Pampana et al., 2016b). Sin embargo, es escasa la información que abarque el impacto sobre el crecimiento radical y aéreo no sólo durante el anegamiento sino también a lo largo de la recuperación, así como la relación funcional de las respuestas fisiológicas a escala de hoja vinculado con

el crecimiento (i.e. tasa relativa de crecimiento, TRC) y con el rendimiento por planta (a excepción de Li et al., 2011 en trigo).

Por otra parte, el anegamiento puede afectar diferencialmente a las plantas dependiendo del estado fenológico en el cual ocurra el estrés (e.g. de San Celedonio et al., 2014a para trigo y cebada; Gutiérrez Boem et al., 1996 para canola; Belford et al., 1980 para arveja). De San Celedonio et al. (2014a) registraron una producción de semillas más afectada en trigo y cebada anegados en etapas tardías (alrededor de antesis) comparado con etapas vegetativas, lo cual probablemente se relacione con la importancia de la provisión de fotoasimilados en etapas reproductivas. Adicionalmente, otro factor que podría exacerbar los efectos del anegamiento sería un aumento en las temperaturas y en la demanda atmosférica durante etapas tardías (i.e. mediados-fines de primavera) comparado con etapas anteriores (invierno-principios de primavera).

Este capítulo tiene como objetivo identificar y caracterizar las variables clave que modulan la fijación de carbono y, en consecuencia, la acumulación de biomasa durante el anegamiento y la etapa post-estrés. Por ello, se monitoreó la conductancia estomática y del mesófilo, verdor foliar y daño al fotosistema II, junto con el CO₂ intercelular. Estos parámetros, así como la proporción de aerénquima radical y el crecimiento radical y aéreo, se midieron no sólo durante los períodos de anegamiento, sino también luego, de manera tal de que la recuperación de las plantas junto al rendimiento se evaluaron hasta madurez, abarcando así el ciclo completo de los cultivos.

2.2) Materiales y métodos

2.2.1) Condiciones de cultivo

El experimento fue llevado a cabo en la Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina (34° 35' S, 58° 29' W), en condiciones naturales de julio a noviembre de 2016 (ver el DPV_{aire} , temperaturas máximas (T_{max}) y mínimas (T_{min}) y fotoperíodo en la Fig. 1). Semillas de trigo *Triticum aestivum*, cv. AGP FAST, Buck, Argentina), cebada (*Hordeum vulgare*, cv. Andreia, Maltería Quilmes, Argentina), canola (*Brassica napus*, cv. Hyola 575 CL, Advanta, Argentina) y arveja (*Pisum sativum*, cv. Viper, AFA, Argentina) se sembraron el 12 de Julio de 2016. Los cultivares elegidos, de amplio uso en el país, tienen duraciones similares de ciclo.

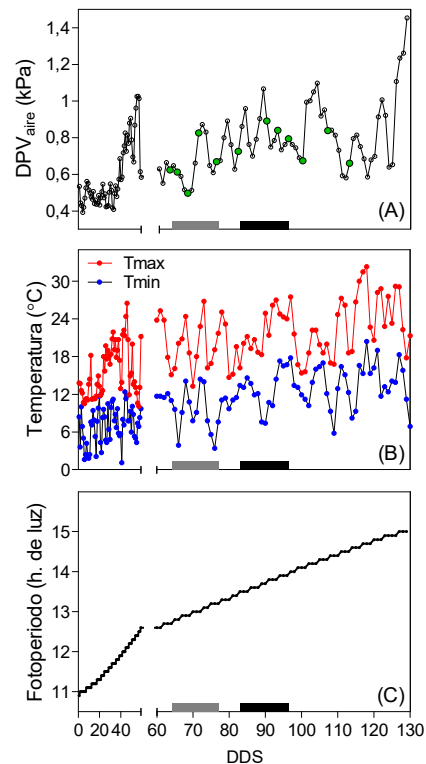


Figura 2.1. (A) Déficit de presión parcial de vapor atmosférica (DPV_{aire} , kPa), (B) temperatura máxima (T_{max} , °C) y mínima (T_{min} , °C) y (C) fotoperíodo (horas de luz diarias) durante el período experimental expresados en función de días desde la siembra (DDS). Los puntos destacados en verde en (A) indican los momentos de mediciones fisiológicas (Fig. 2.3). Las barras grises y negras en el eje de las abscisas representan el período de 14 días de anegamiento temprano y tardío, respectivamente.

2.2.2) Diseño experimental

Las plantas fueron cultivadas en tubos de PVC de 66 cm de largo y 10 cm de diámetro interno, con una capacidad de 5,2 litros. El fondo de cada tubo fue forrado con una malla fina que retenía el sustrato, pero permitía el drenaje de agua (o entrada de la misma durante el anegamiento, ver párrafo siguiente). Los tubos se ubicaron en contenedores plásticos cúbicos de 1 metro de lado, que poseían una válvula de tipo esférica en el fondo (para permitir la regulación del anegamiento y el drenaje). Cada tubo se llenó con una mezcla de 3:1 de arena y suelo de tipo argiudol (horizonte superficial). Se usaron 60 tubos para cada especie, siendo 240 en total. Se sembraron tres semillas por tubo y, luego de una semana, las plántulas se ralearon para que quede una por tubo. Antes de la siembra, las semillas de arveja se inocularon con *Rhizobium leguminosarum* biovar *viceae* (Signum, Rizobacter®) y fueron tratadas con fungicida (Maxim XL, Syngenta® (Mefenoxam+fludioxonil)). El método de fertilización se detalla más adelante. Las malezas se removieron de los tubos manualmente y se los mantuvo libres de enfermedades y plagas, usando los fungicidas [Reflect Xtra, Syngenta® (isopirrazam+azoxystrobin) para trigo y cebada; Orquesta, BASF® (fluxapyroxad+epoxiconazole+pyraclostrobin) para arveja, and K Mamboretá® (captan) para canola, a los 50 y 80 días después de la siembra (DDS)] e insecticida [D Mamboretá® (dimetoato) para trigo, cebada y canola a los 55 y 104 DDS].

Las plantas se sometieron a tres tratamientos: (i) controles, regados diariamente y bien drenados, (ii) anegados en ‘etapas tempranas’ y (iii) anegados en ‘etapas tardías’. El anegamiento temprano, que coincidió con etapas vegetativas, comenzó a los 65 DDS. Los contenedores, con las válvulas cerradas, se llenaron con agua por 14 días, alcanzando así 1-2 cm de agua por encima de la superficie del suelo de los tubos. Luego de finalizado el período de anegamiento, se abrieron las válvulas para que pudiera drenar el agua. A partir de ese momento, las plantas se regaron diariamente con drenaje libre hasta el final del

experimento, para poder monitorear la recuperación. Los tubos, que contenían una planta cultivada individualmente, se asignaron en diferentes contenedores al azar evitando mezclar las especies para evitar potencial competencia aérea entre plantas con diferente morfología/estructura. A su vez, los tubos se rotaron entre diferentes contenedores durante el período libre de anegamiento para minimizar cualquier potencial “efecto de contenedor”. El anegamiento tardío, que ocurrió durante etapas reproductivas; en estado de bota en trigo y cebada, en canola con el 50% de la floración en la vara principal y en arveja con el inicio de floración (85 DDS para trigo, cebada y canola, 87 DDS para arveja), también duró 14 días, y nuevamente la recuperación post-anegamiento se monitoreó periódicamente. Para la imposición de los tratamientos de anegamiento tardío se tomó como criterio el período crítico de definición del rendimiento, que en el caso de trigo y cebada se demostró que para anegamiento la etapa de pre-floración era notablemente más sensible que el resto (de San Celedonio et al., 2014) y para el caso de canola y arveja se determinó con estrés por sombreo que el período crítico se ubicaba durante post-floración e inicio de floración, respectivamente (Kirkegaard et al., 2018; Sadras y Dreccer, 2015). En ambos tratamientos de anegamiento, con el objetivo de tener comparaciones más confiables entre los cultivos, se eligieron cultivares de duración de ciclo similar, de manera tal de inundar a todas las especies en similar tiempo cronológico para evitar la influencia de factores como las condiciones ambientales (i.e. temperatura y DPV ambiental) que podrían haber afectado las respuestas al anegamiento (i.e. Grassini et al., 2007; de San Celedonio et al., 2014a).

Se aplicó fertilizante Nitrofull (Nitrofull Emerger®, Argentina: 12% N, 5% P, 15% K, 2% Mg, 8% S, 3% Ca, 0,02% Zn, 0,2% Fe, 0,02% Mn and 0,015% Bo) a todos los tubos, distribuido en tres dosis de 0,7 gramos cada una (2,1 g en total para cada tubo); siendo la cantidad total por tubo equivalente a 200 Nkg/ha. Para todos los tratamientos, la

primera dosis fue aplicada a los 58 DDS (una semana antes del anegamiento temprano), la segunda dosis fue aplicada a los 80 DDS (al día siguiente de haber finalizado el anegamiento temprano) y la tercera se aplicó a los 102 DDS (al día siguiente de haber finalizado el anegamiento tardío). La aplicación en dosis escalonadas se realizó con el objetivo de reducir potenciales efectos de lixiviación de nutrientes (en especial nitrógeno) de los tubos, ya sea por riego o por anegamiento seguido de drenaje.

2.2.3) Variables medidas

2.2.3.1) Condiciones ambientales

Se monitoreó la temperatura media y la humedad relativa con una estación meteorológica automática (Davis Vantage Pro2, California USA) en el sitio experimental. Se estimó el déficit de presión parcial de vapor atmosférico DPV_{aire} como la diferencia entre la presión de vapor actual (e_a) y la presión de vapor a saturación (e_s) usando la ecuación de Clausius-Clayperon. El DPV_{aire} varió entre 0,49 y 0,89 kPa durante el anegamiento temprano y entre 0,69 y 1,07 kPa en el anegamiento tardío. Las temperaturas medias se ubicaron entre 10,4 y 20,2 °C en el anegamiento temprano y entre 15,0 y 21,6 °C en el tardío (Figura 2.1).

Se midió el potencial redox (Eh) del sustrato en condiciones control y anegamiento con un electrodo redox (Fiedler et al. 2007) y el pH del suelo. Éste último se usó para transformar las mediciones a Eh a pH de 7 (Eh_7) asumiendo una pendiente de 59 mV por unidad de pH (Bohn, 1971). El Eh_7 cayeron de 400-440 mV, bajo buen drenaje, a 110-124 mV luego de una semana de anegamiento y se estabilizaron en 109-121 mV hacia el final de la segunda semana de anegamiento. Los valores de Eh_7 de los suelos previamente anegados se restablecieron con los controles tras sólo cinco días de recuperación post-

anegamiento. La dinámica de Eh_7 (reducción y recuperación) fue similar entre tratamientos de anegamiento temprano y tardío (Fig. 2.2).

Se registró el principio y final del período de floración de cada especie estudiada, junto con el comienzo de llenado de grano. Estas etapas fueron registradas cuando al menos un 50% del stand de plantas se encontraban en los estadios indicados (ver Fig. A2.1 en Anexo).

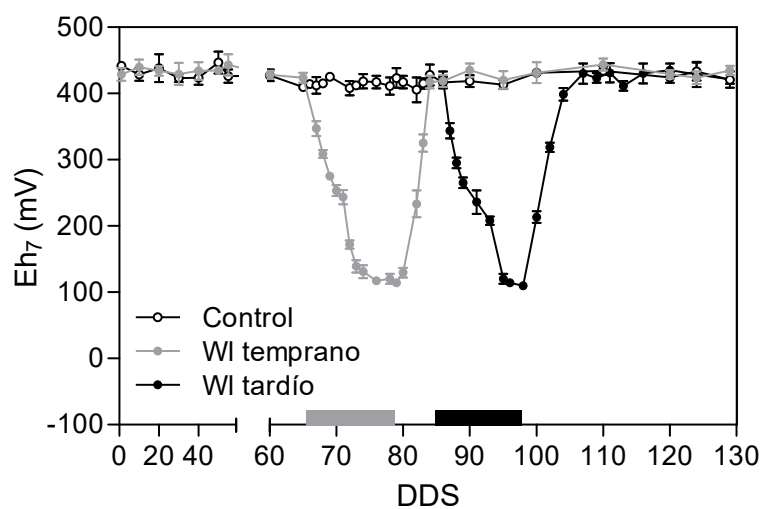


Figura 2.2. Potencial redox del suelo a pH 7 (Eh_7) para un suelo control (sustrato bien drenado) y para un suelo anegado (con anegamiento temprano y tardío). Las barras grises y negras representan el período de 14 días de anegamiento temprano y tardío, respectivamente. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 4 réplicas.

2.2.3.2) Fisiología foliar

Se midió la tasa de fotosíntesis (P_n), conductancia estomática (g_s) y la concentración interna de CO_2 (C_i) en la última hoja expandida de plantas control y anegadas, desde el comienzo de los tratamientos hasta finalizar el experimento. Las mediciones se hicieron con un medidor IRGA (Li-Cor 6400, Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA) con una irradiancia saturante de $1500 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ PPFD provista por la cámara de fluorometría 6400-40, con una combinación de 90% de luz roja y 10% de luz azul. El flujo de aire ($300 mmol s^{-1}$) y la concentración de CO_2 ($400 \mu mol mol^{-1}$) de la cámara de referencia, junto a la temperatura

de bloque (24°C) se mantuvieron controlados en esos niveles automáticamente. La conductancia del mesófilo (g_m) fue calculada usando la ecuación de Bernacchi (2002):

$$g_m = \frac{P_n}{C_i - \frac{\Gamma^* (J + 8 \cdot (P_n + R_d))}{J - 4 \cdot (P_n - R_d)}}$$

P_n , C_i y J corresponden a tasa de fotosíntesis neta, concentración interna foliar de CO_2 y tasa de transporte de electrones, respectivamente. Los valores de respiración foliar bajo luz (R_d) fueron extraídos de literatura (Barbour et al. 2010; Shrestha 2017, Walker et al. 2017). Γ^* corresponde al factor de especificidad de la Rubisco por el CO_2 y el O_2 , y fue estimado por la respuesta de este factor a la temperatura, descrito por Bernacchi et al. (2002), junto a la temperatura foliar medida por la termocupla en la cámara del Li-Cor 6400.

El verdor foliar se midió en hojas jóvenes (última hoja totalmente expandida) y en hojas adultas-basales (tercio inferior de la planta) usando un medidor de clorofila (SPAD-502, Konica Minolta Sensing Inc., Osaka, Japón). Este carácter es de utilidad para evaluar los efectos del anegamiento sobre la clorosis (amarillamiento foliar), asociado a la removilización de nitrógeno y a la senescencia en relación con la edad de las hojas entre las especies estudiadas.

La máxima eficiencia cuántica del fotosistema II (F_v/F_m) se cuantificó usando el fluorímetro OS-30p (OptiSciences Inc., USA) en las últimas hojas totalmente expandidas, luego de una aclimatación a oscuridad de las hojas de 30 minutos. Este parámetro sirve para indicar la proporción de centros de reacción del fotosistema II que son potencialmente

funcionales, siendo así útil para indicar si hay daño en el aparato fotosintético (valores menores a 0,80-0,82; Maxwell y Johnson, 2000).

Todas las mediciones con el IRGA se hicieron dos veces por semana durante el período de anegamiento, y una vez a la semana a lo largo de la recuperación, usando cuatro réplicas. Las mediciones de verdor foliar y de Fv/Fm se hicieron dos veces a la semana desde el comienzo de los tratamientos hasta el final del experimento, usando cinco réplicas.

2.2.3.3) Formación de aerénquima en raíces

La formación de aerénquima se cuantificó en raíces adventicias (de color blanco, con un largo mínimo de 3,5-4 cm) al final del anegamiento temprano y tardío (n=4). Los segmentos radicales, de 2,5-3 cm, se conservaron en una solución de etanol 70%, para luego obtener segmentos de 1 cm de largo (desde 2 cm de distancia al ápice) para ser deshidratados con concentraciones crecientes de etanol y embebidos en parafina. Luego, se realizaron cortes histológicos transversales de 7–8 µm de espesor usando un micrótopo de rotación (Leica RM 2235, Leica Microsystems, Alemania), que luego se tiñeron con safranina-verde rápido y se montaron en bálsamo de Canadá. Los preparados se fotografiaron tomando imágenes representativas de los cortes transversales usando un microscopio óptico (Zeiss Axioplan; Zeiss, Oberkochen, Alemania) conectado con una cámara digital. El porcentaje ocupado por aerénquima en cada corte transversal se determinó por el cociente entre la sumatoria de las lagunas aerenquimáticas y el total del área del corte. Estas áreas fueron cuantificadas manualmente con el uso de software de uso libre ImageJ versión 1.47 (National Institutes of Health: Bethesda, Maryland, USA).

2.2.3.4) Respuestas de peso seco de vástago y raíz y producción de semillas

Las cosechas de plantas se realizaron: (i) al principio del anegamiento temprano (65 DDS), (ii) al final del anegamiento temprano (79 DDS), (iii) al comienzo del anegamiento tardío (85 DDS, a excepción de arveja que fue cosechada a los 87 DDS), (iv) al final del anegamiento tardío (99 DDS, a excepción de arveja que fue cosechada a los 101 DDS) y (v) a madurez. Se muestrearon 6 réplicas de cada especie y tratamiento. Cada planta se dividió en vástagos, raíces, y en el caso de plantas maduras, también en semillas. Todo el material cosechado se secó en estufa a 57° C hasta peso constante (aprox. 72 horas) y luego pesado. Las tasas relativas de crecimiento (TRC) se calcularon para vástagos y raíces siguiendo el procedimiento de Hunt (1982).

2.2.4) Análisis estadístico

Las variables de fisiología foliar (P_n , g_s , g_m , C_i , $SPAD_{\text{hoja adulta}}$, $SPAD_{\text{hoja joven}}$ y F_v/F_m) se analizaron con un ANOVA de tres vías, con los factores ‘especie’, ‘tratamiento’ y ‘tiempo’. Las tasas relativas de crecimiento se compararon entre controles con cada tratamiento de anegamiento para cada especie y período de análisis usando la prueba t de Student (grados de libertad= 10). Los porcentajes de aerénquima en raíz y las respuestas de biomasa se analizaron con un ANOVA de dos vías con los factores ‘especie’ y ‘tratamiento’. Además, se hicieron comparaciones adicionales entre tratamientos dentro de cada especie para biomasa seca de vástago, raíces y semillas usando el test de LSD de Fisher. Previamente a hacer los ANOVAs, se chequeó la normalidad y homogeneidad de las varianzas. Los análisis estadísticos se hicieron usando el software Infostat (Di Rienzo et al., 2011) y los gráficos se obtuvieron con GraphPad Prisma 5 para Windows (GraphPad Software, San Diego California USA, www.graphpad.com).

2.3) Resultados

2.3.1) El anegamiento afectó diferencialmente a la fisiología foliar y crecimiento de las especies en etapas tempranas y tardías

El anegamiento afectó diferencialmente a todos los parámetros de fisiología foliar evaluados, y consecuentemente, al crecimiento de vástago y raíces, dependiendo de la especie y del momento del estrés (Figuras 2.1-2.4, ver interacción ‘especie × tratamiento’, ‘tratamiento × tiempo’ y ‘especie × tratamiento × tiempo’ en el Cuadro 2.1).

Cuadro 2.1. Valores F del ANOVA de 3 vías (factores: ‘especie’, ‘tratamiento’ y ‘tiempo’) para fotosíntesis neta (P_n), conductancia estomática (g_s), conductancia del mesófilo (g_m), CO_2 interno (C_i), F_v/F_m , valores SPAD de hojas adultas y jóvenes de plantas control, anegadas temprano y tardíamente de trigo, cebada, canola y arveja. ***: $P = 0,001$. Los grados de libertad de cada fuente de variación fueron: 3 (‘especie’), 2 (‘tratamiento’), 6 (‘especie × tratamiento’), 12, 35, 18, 46 y 360 (‘tiempo’, ‘especie × tiempo’, ‘tratamiento × tiempo’, ‘especie × tratamiento × tiempo’ y ‘error’ para P_n , g_s , g_m y C_i , respectivamente). 15, 44, 23, 61 y 536 (‘tiempo’, ‘especie × tiempo’, ‘tratamiento × tiempo’, ‘especie × tratamiento × tiempo’ y ‘error’ para F_v/F_m , SPAD de hojas adultas y jóvenes, respectivamente).

Variables	Especie (Sp)	Tratamiento (T)	Tiempo	Sp × T	Sp × tiempo	T × tiempo	Sp × T × tiempo
Fotosíntesis neta	255,30***	287,27***	51,06***	57,23***	6,41***	17,24***	5,43***
Conductancia estomática	98,47***	132,55***	110,23***	31,85***	3,93***	13,30***	4,43***
Conductancia del mesófilo	65,04***	31,62***	3,83***	9,88***	2,25***	3,42***	3,17***
CO_2 interno	55,51***	25,90***	23,01***	9,88***	3,06***	6,05***	2,73***
F_v/F_m	196,81***	134,90***	15,88***	75,36***	8,98***	7,62***	6,93***
SPAD hoja adulta	92,40***	480,42***	152,85***	68,18***	25,77***	21,56***	13,08***
SPAD hoja joven	269,69***	120,42***	21,64***	58,92***	10,77***	7,77***	5,99***

En trigo, el anegamiento temprano no afectó la performance fisiológica. La conductancia estomática (g_s), conductancia del mesófilo (g_m), CO_2 interno (C_i) (Fig. 2.3 E, I, M) y F_v/F_m (Fig. 2.4 A) mostraron un patrón de comportamiento similar entre controles y anegadas tempranas a lo largo del tiempo. En concordancia, no se encontraron diferencias entre tratamientos para tasa de fotosíntesis (P_n) y TRC de vástago y raíces (Fig. 2.3 A; Fig. 2.6

A, E). Solamente se observaron valores ligeramente menores en el verdor de hojas adultas (representando el 85% de los controles) al final del anegamiento temprano (Fig. 2.5 A, E).

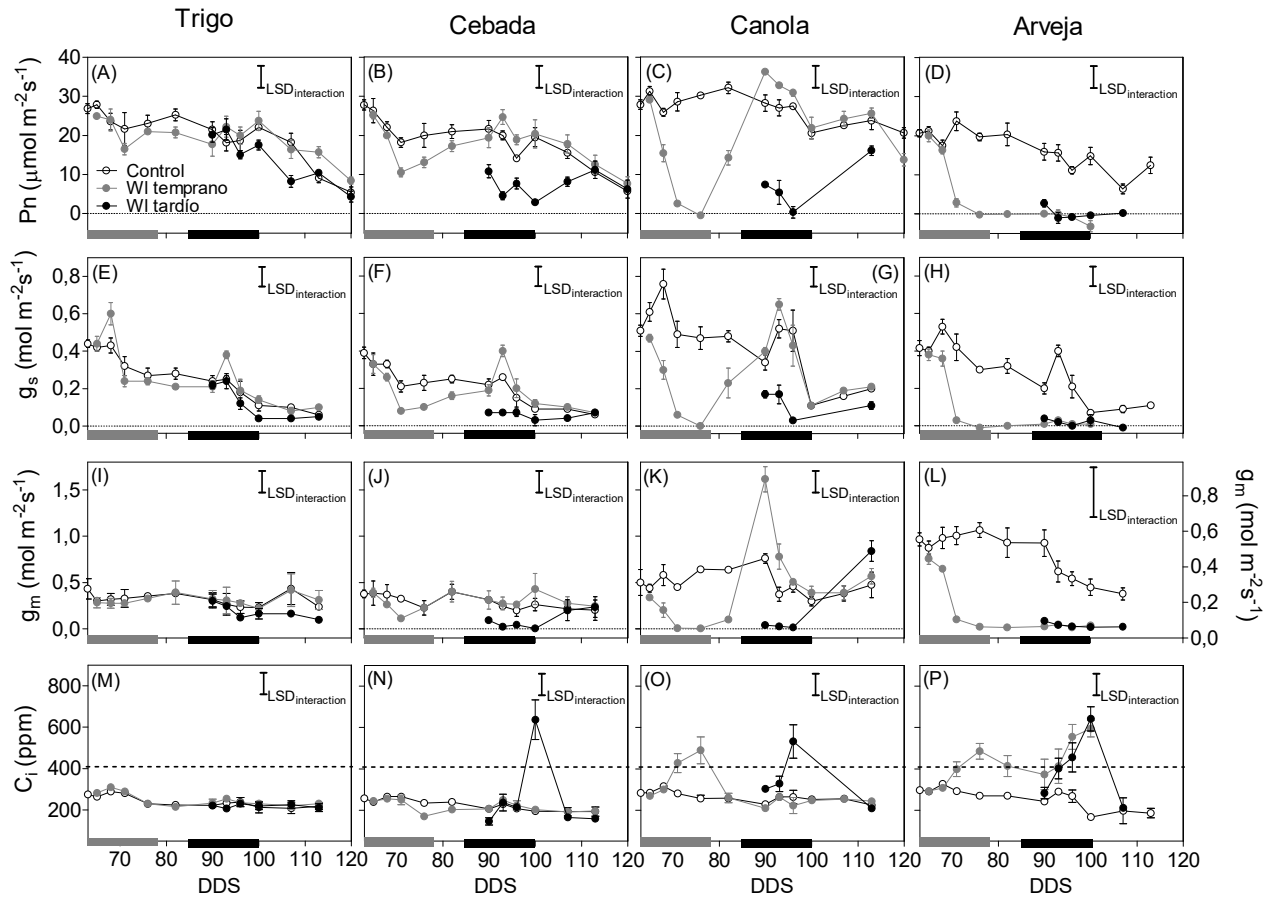


Figura 2.3. Fotosíntesis neta (P_n : A-D), conductancia estomática (g_s : E-H), conductancia del mesófilo (g_m : I-L) y concentración interna de CO_2 (C_i : M-P) de plantas control, anegadas temprano (WI temprano) y tardíamente (WI tardío) de trigo (A, E, I, M), cebada (B, F, J, N), canola (C, G, K, O) y arveja (D, H, L, P) medidos en la última hoja expandida de cada planta. Nótese que la escala de g_m en arveja (panel (L)) difiere de las otras especies (paneles (K), (J) and (I)). Las mediciones fueron tomadas bajo irradiancia saturante de $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD de la cámara de fluorometría Li-cor 6400-40, usando 90% de luz roja y 10% de luz azul. El flujo de aire, la concentración de CO_2 de la referencia y la temperatura del bloque fueron controladas automáticamente por el equipo en valores de 300 mmol s^{-1} , $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ (ppm) and 24°C , respectivamente. Las barras grises y negras en el eje x representan los períodos de anegamiento temprano y tardío, respectivamente. La línea punteada horizontal en los paneles M-P indica la concentración externa de CO_2 . $\text{LSD}_{\text{interacción}}$ de $P_n = 4,99 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; $\text{LSD}_{\text{interacción}}$ de $g_s = 0,10 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; $\text{LSD}_{\text{interacción}}$ de $g_m = 0,26 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $\text{LSD}_{\text{interacción}}$ de $C_i = 111 \text{ ppm}$. Las barras representan las LSD (Diferencia significativa mínima de Fisher con $P = 0,05$). Los resultados del ANOVA se presentan en el Cuadro 2.1. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 4 réplicas.

A lo largo de la etapa de recuperación, las plantas restablecieron los valores de SPAD entre 5 y 7 días luego de retirado el anegamiento (Fig. 2.5 A, E), coincidiendo con el mantenimiento del resto de los parámetros hasta madurez (Fig. 2.3 A, E, I, M; Fig. 2.4 A). Es interesante notar que se observaron valores de fotosíntesis un 73% mayores a los controles en plantas previamente anegadas tempranas, una semana antes de madurez (Fig. 2.3 A), que también mostraron una TRC del vástago 42% mayor a los controles durante el período 99-130 DDS.

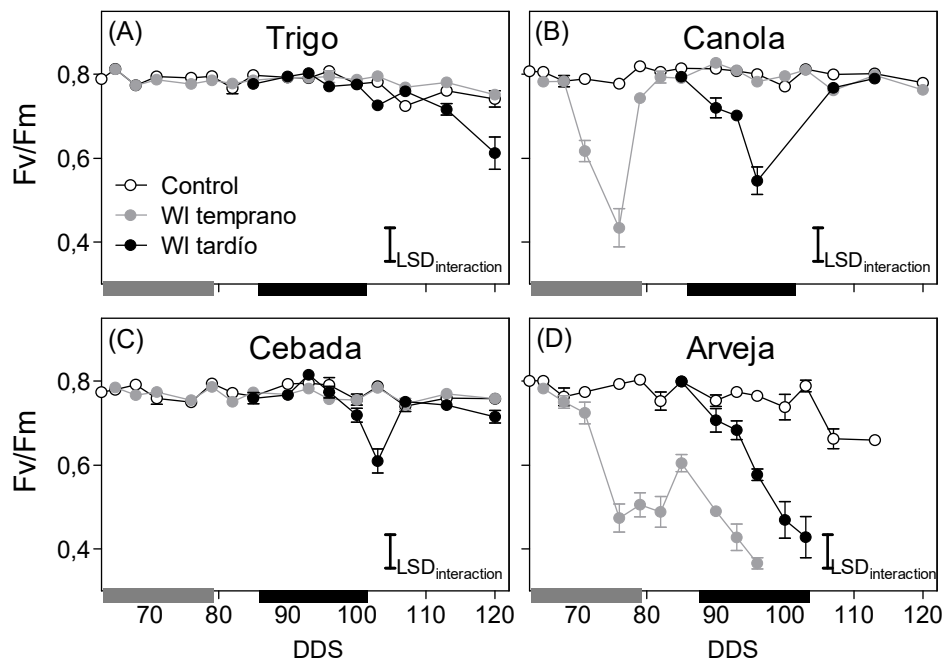


Figura 2.4. Fluorescencia de la clorofila (Fv/Fm) de plantas control, anegadas temprano (Wl temprano) y tardíamente (Wl tardío) de trigo (A), cebada (C), canola (B) y arveja (D) medida en la última hoja expandida. Las barras grises y negras en el eje x representan los períodos de anegamiento temprano y tardío, respectivamente. $LSD_{interacción}$ de Fv/Fm = 0,06. Las barras representan las LSD (Diferencia significativa mínima de Fisher con $P = 0,05$). Los resultados del ANOVA se presentan en el Cuadro 2.1. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 5 réplicas.

De manera similar a lo ocurrido con el trigo anegado en etapas tempranas, no se observaron diferencias significativas en ninguna de las variables fisiológicas estudiadas durante el anegamiento tardío, ya que g_s , g_m , C_i , F_v/F_m , SPAD y P_n se mantuvieron similares a los controles (Fig. 2.3 A, E, M; Fig. 2.4 A; Fig. 2.5 A, M). A lo largo de la

recuperación, los parámetros fisiológicos no mostraron diferencias con los controles, a excepción del SPAD en hojas adultas, que comenzó a caer hasta madurez, alcanzando un 18% de los controles una semana después de finalizado el anegamiento, denotando una alta tasa de senescencia (Fig. 2.5 A). A pesar de que el crecimiento radical representó un 13% de los controles durante el período de anegamiento tardío, la TRC del vástago no presentó diferencias con los controles, y durante la recuperación, las TRC radical y del vástago alcanzaron el 63% y 59% de los controles, respectivamente (Fig. 2.6 I, M).

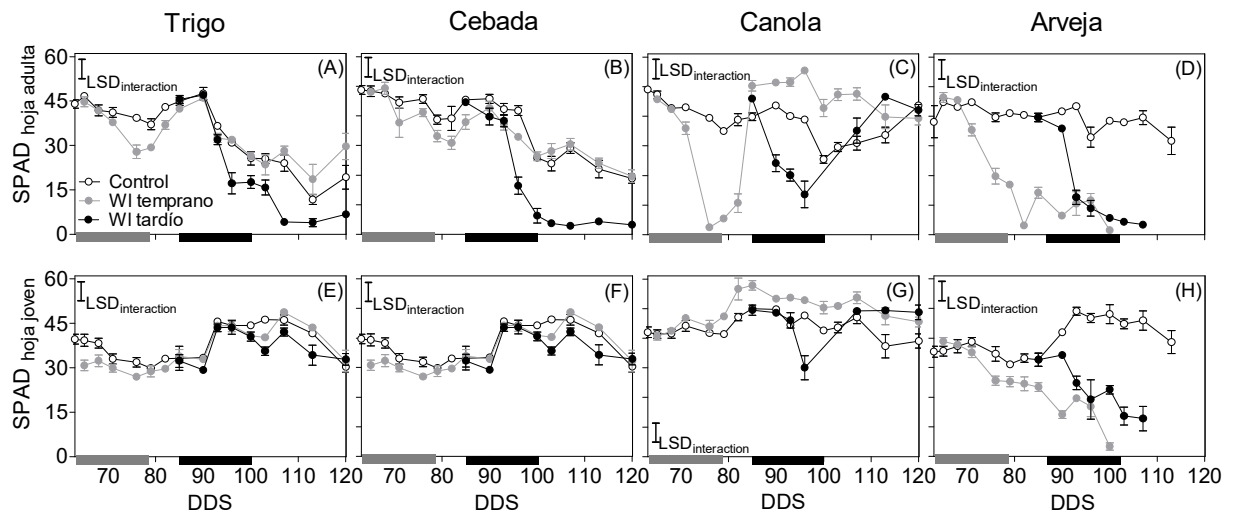


Figura 2.5. Verdor foliar de hojas adultas del tercio basal de la planta (SPAD_{hoja adulta}: A-D) y de la última hoja expandida (SPAD_{hoja joven}: E-H) de plantas control, anegadas temprano (WI temprano) y tardíamente (WI tardío) de trigo (A, E), cebada (B, F), canola (C, G) y arveja (D, H). Las barras grises y negras en el eje x representan los períodos de anegamiento temprano y tardío, respectivamente. LSD_{interacción} de SPAD_{hoja adulta} = 5,90; LSD_{interacción} de SPAD_{hoja joven} = 5,79. Las barras representan las LSD (Diferencia significativa mínima de Fisher con P= 0,05). Los resultados del ANOVA se presentan en el Cuadro 2.1. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 5 réplicas.

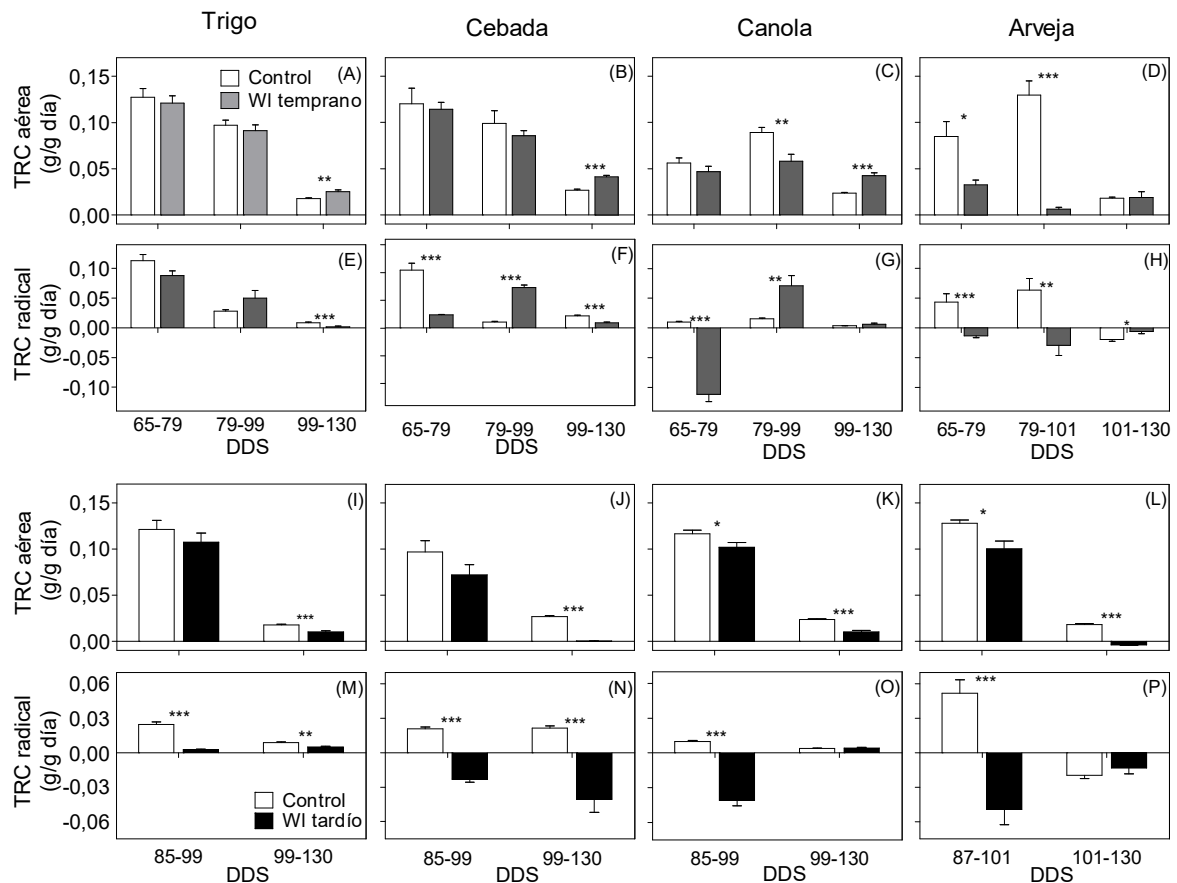


Figura 2.6. Tasa relativa de crecimiento (TRC) del vástago y raíces de plantas control vs anegadas temprano (WI temprano) (A-D; E-H, respectivamente) y plantas control vs anegadas tardíamente (WI tardío) (I-L; M-P, respectivamente) de trigo (A, E, I, M), cebada (B, F, J, N), canola (C, G, K, O) y arveja (D, H, L, P). Las comparaciones de las TRC entre plantas control y anegadas temprano se hicieron para tres períodos: durante anegamiento temprano [65-79 días desde siembra (DDS)], durante una recuperación preliminar (79-99 DDS exceptuando arveja, que ocurrió entre 79-101 DDS) y una recuperación final hasta madurez (99-130 DDS exceptuando arveja, que ocurrió entre 101-130 DDS). Las comparaciones de las TRC entre plantas control y anegadas tardíamente consideraron dos períodos: durante anegamiento tardío (85-99 DDS exceptuando arveja, que ocurrió entre 87-101 DDS) y durante la recuperación hasta madurez (99-130 DDS exceptuando arveja, que ocurrió entre 101-130 DDS). Los asteriscos indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada especie (*, $P = 0,05$; **, $P = 0,01$; ***, $P = 0,001$). Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 6 réplicas.

En cebada, el anegamiento temprano provocó cambios en la fisiología foliar, tales como una reducción de la g_s (a valores del 38% de los controles con una semana de anegamiento (Fig. 2.3 F), seguido de un C_i equivalente a un 73% de los controles hacia el final del anegamiento (Fig. 2.3 N); sin detectarse, sin embargo, cambios en g_m o F_v/F_m . La tasa de fotosíntesis se redujo a un 58% de los controles con una semana de anegamiento,

probablemente relacionado a una limitación estomática (Fig. 2.3 B). Las plantas anegadas temprano mostraron una tendencia a menores valores en SPAD de hojas adultas y jóvenes durante el estrés (Fig. 2.5 B, F). La TRC del vástago no se afectó, aunque el crecimiento radical se redujo a un 33% de los controles debido al anegamiento temprano. Luego, durante la recuperación, cebada mostró gran habilidad para restaurar g_s , C_i y SPAD, junto a una recuperación completa de P_n (similar a los controles) a sólo una semana de retirado el anegamiento (Fig. 2.3 B, F, N; Fig. 5 B, F). De acuerdo con lo anterior, el crecimiento radical fue 5,7 veces mayor que el de los controles durante el período de recuperación de 79-99 DDS, y consecuentemente, la TRC del vástago fue un 53% mayor a la de los controles durante el período 99-130 DDS (Fig. 2.6 B, F).

El anegamiento tardío en cebada tuvo mayor impacto en la fisiología y crecimiento de las plantas que el tratamiento temprano. En primer lugar, a los 5 días de anegamiento se observó una caída en g_s , los que alcanzaron solo el 27% de los controles, (Fig. 3 F), acompañado de una reducción drástica en g_m a una semana del anegamiento, alcanzando valores de sólo 9% de los controles (Fig. 2.3 J). Asimismo, F_v/F_m cayó al 77% de los controles al final del período de anegamiento, reflejando un daño al PSII (Fig. 2.4 B), lo cual coincidió con un aumento de *ca.* 6 veces del C_i al final del anegamiento (Fig. 2.3 N). Análogamente, se observaron reducciones en P_n a los 5 días del anegamiento (las plantas alcanzaron 55-15% de los controles) (Fig. 2.3 B). Las plantas anegadas tardíamente mostraron una caída progresiva en los valores de SPAD luego de una semana de anegamiento, hasta alcanzar valores mínimos (3,7-6,3 valores SPAD) al finalizar el período de estrés (Fig. 2.5 B). Este impacto sobre la performance durante el estrés estuvo a su vez relacionado con una TRC radical negativa debido a mortalidad de tejidos (Fig. 2.6 N). Durante la recuperación, la g_s y g_m de las plantas anegadas tardíamente no pudieron

alcanzar los valores control (Fig. 2.3 F, J), a pesar de que C_i había sido completamente restablecido unos pocos días de retirado el anegamiento (Fig. 2.3 N). Las hojas adultas continuaron con valores SPAD muy bajos (i.e. hojas senescentes; Fig. 2.5 B). A pesar de que se restableció F_v/F_m durante la recuperación (Fig. 2.4 B), P_n no pudo recuperarse a valores control hasta una semana antes de madurez (Fig. 2.3 B). De esta manera, las plantas no fueron capaces de retomar el crecimiento radical (la TRC siguió siendo negativa) y el crecimiento del vástago fue cercano a cero, siendo ambos síntomas de fin de ciclo (Fig. 2.6 J, N).

Las plantas de canola mostraron cambios importantes en la fisiología foliar debido al anegamiento temprano, dado que g_s se redujo drásticamente durante el período de estrés, alcanzando valores cercanos a cero desde una semana de retirado el anegamiento (Fig. 2.3 G). La g_m disminuyó a los 3 días de anegamiento, continuando con la caída hasta llegar a valores mínimos luego de una semana (Fig. 2.3 K). Simultáneamente, las plantas anegadas temprano presentaron valores de F_v/F_m equivalente al 63% de los controles, reflejando daño al PSII (Fig. 2.4 C), seguido de un C_i equivalente a 2,1 veces más alto que los controles (Fig. 2.3 O). Al mismo tiempo, P_n se redujo progresivamente durante el anegamiento hasta alcanzar valores cercanos a cero. Las plantas anegadas tempranamente mostraron una caída drástica en los valores SPAD de hojas adultas, indicando senescencia foliar (Fig. 2.5 C), que luego se reflejó en la abscisión de la mayoría de estas hacia el final del estrés. El anegamiento también tuvo un gran impacto en el crecimiento radical, ya que la TRC radical fue negativa durante el estrés, relacionado a muerte de tejidos (Fig. 2.6 G). Sin embargo, esta especie mostró gran capacidad de rebrote de yemas (i.e. ramificación) al poco tiempo de comenzado el período de recuperación, permitiendo restablecer la generación de nuevas hojas. Dos semanas luego de retirado el anegamiento, la g_s y g_m de

estas nuevas hojas mostraron un pico, alcanzando valores de 125% y 212% de los controles, respectivamente para cada variable, para luego permanecer similares a los controles hasta madurez (Fig. 2.3 G, K). Estas nuevas hojas mostraron valores de F_v/F_m y de C_i similares a los controles desde retirado el anegamiento (Fig. 2.4 C), mientras que los valores SPAD fueron 43% mayores a los controles, comportamiento que persistió hasta madurez (Fig. 2.5 C). Esta recuperación permitió alcanzar valores de P_n 28% mayores a los controles luego de 2 semanas de retirado el anegamiento, permaneciendo similares a los controles en adelante (Fig. 2.3 C). Durante el período de recuperación 79-99 DDS, la TRC radical fue 3,6 veces mayor que la de los controles (Fig. 2.6 C), mientras que el crecimiento del vástago representó el 65% de logrado por los controles. Más tarde, durante el período 99-130 DDS, el crecimiento del vástago en las plantas recuperadas fue 79% mayor que los controles (Fig. 2.6 G).

De manera similar al anegamiento temprano, las plantas expuestas a una inundación tardía mostraron diferencias importantes con los controles en la performance fisiológica y de crecimiento durante el estrés. Se observaron reducciones en g_s y g_m a los 5 días de anegamiento, llegando a valores cercanos a cero a la semana de tratamiento (Fig. 2.3 G, K). Además, las plantas mostraron diferencias en el verdor foliar, no sólo en hojas adultas sino en jóvenes también (las plantas alcanzaron el 65% y 37% de los controles, respectivamente; Fig. 2.5 C, G). La senescencia temprana estuvo acompañada de abscisión foliar en hojas adultas y jóvenes (las hojas abscindidas fueron incluidas en la cuantificación del peso seco del vástago). Adicionalmente, F_v/F_m cayó al 65% de los controles durante el anegamiento, indicando daño al PSII (Fig. 2.4 C), en coincidencia con valores de C_i 2,2 veces mayores a los controles hacia el final del anegamiento (Fig. 2.3 O). Además, se observaron reducciones drásticas en P_n , alcanzando valores cercanos a cero a una semana de

anegamiento (Fig. 2.3 C). Esta performance tan afectada también se evidenció por una TRC radical negativa (Fig. 2.6 O). Luego de retirado el anegamiento, las plantas mostraron una capacidad de recuperación parcial dado el rebrote de yemas; en donde las nuevas hojas mostraron una g_s del 55% de los controles y una g_m similar a los controles (Fig. 2.3 G, K). Asimismo, luego de una semana de recuperación, el verdor foliar de las hojas nuevas alcanzó valores mayores a los controles (Fig. 2.5 C, G). A su vez, F_v/F_m y C_i fueron restablecidos (Fig. 2.4 C; Fig. 2.3 O) y P_n alcanzó el 67% de los controles cerca de madurez (Fig. 2.3 C). Sin embargo, como las plantas tuvieron menor tiempo de recuperación del anegamiento tardío comparado con el temprano, el grado de recuperación final fue menor. La TRC del vástago representó un 56% de los controles, mientras que la de raíces fue más baja y similar entre tratamientos, relacionado con el final de ciclo de una especie anual (Fig. 2.6 K, O).

En arveja, el anegamiento temprano afectó severamente a la fisiología foliar y al crecimiento. Se observaron valores de g_s cercanos a cero a una semana de anegamiento, junto a un patrón similar en g_m (Fig. 2.3 H, L). En simultáneo, las plantas mostraron también una caída progresiva en los valores de SPAD de hojas adultas, seguido de valores menores en SPAD de hojas jóvenes al final el período de estrés (Fig. 2.5 D, H). F_v/F_m cayó al 49% de los controles (i.e. daño al PSII) y al mismo tiempo se observó un aumento en C_i (valores equivalentes al doble de los controles; Fig. 2.4 D; Fig. 2.3 P), en concordancia con P_n cercana a cero (Fig. 2.3 D). Las plantas de arveja mostraron no sólo el crecimiento radical afectado sino también el del vástago, también reducido al 38% de los controles durante el anegamiento temprano (Fig. 2.6 D, H). Durante la recuperación, esta especie no fue capaz de restablecer el funcionamiento foliar (Fig. 2.3 D, H, L, P; Fig. 2.4 D; Fig. 2.5 D, H). La TRC radical continuó en valores negativos a lo largo del experimento, y el

crecimiento del vástago se vio aún más reducido durante la recuperación comparado al período de anegamiento (representó el 5% de los controles en 79-101 DDS; Fig. 2.6 D, H).

El anegamiento tardío en arveja generó un comportamiento similar al temprano. Las plantas tuvieron una abrupta caída en la performance fisiológica al poco tiempo de impuesto el anegamiento, alcanzando valores cercanos a cero en g_s y g_m tras sólo 3 días de inundación (Fig. 2.3 H, L). Luego de una semana de anegamiento, se observaron reducciones en F_v/F_m (Fig. 2.4 D), así como un aumento en el C_i (Fig. 2.3 P) y P_n cercana a cero (Fig. 2.3 D). Asimismo, los valores de SPAD en hojas adultas y jóvenes se redujeron progresivamente (Fig. 2.5 D, H), reflejando la senescencia temprana de las plantas anegadas. Consecuentemente, la TRC del vástago fue menor durante el estrés (78% de los controles) y las plantas presentaron además crecimiento negativo en raíces (Fig. 2.6 L, P). Poco tiempo después de retirado el anegamiento, las plantas no fueron capaces de recuperarse, reflejado en una pérdida de biomasa tanto del vástago como de raíces (Fig. 2.6 L, P).

2.3.2) La generación de aerénquima bajo anegamiento difirió entre especies

La formación de aerénquima en raíces adventicias en respuesta al anegamiento dependió de la especie (interacción (ver ‘especie’ x ‘tratamiento’ en el Cuadro 2.2). En trigo, el anegamiento temprano provocó el desarrollo de lagunas aerenquimáticas en la corteza radical, con un promedio de $20,4 \pm 4,4\%$ del área de corte radical siendo ocupada por aerénquima (Fig. 2.7 B).

Cuadro 2.2. Valores F del ANOVA de dos vías (factores: ‘especie’ and ‘tratamiento’) para porcentaje de aerénquima en cortes transversales de raíces adventicias como respuestas al anegamiento en trigo, cebada, canola y arveja. ***: $P = 0,001$. Los análisis fueron hechos de manera separada al finalizar cada tratamiento de anegamiento (plantas control vs. anegadas temprano; control vs. anegadas tardíamente). Los grados de libertad para cada fuente de variación fueron: 3 (‘especie’), 1 (‘tratamiento’), 3 ($Sp \times T$) y 24 (‘error’).

	<i>Anegamiento temprano</i>			<i>Anegamiento tardío</i>		
	Especie (Sp)	Tratamiento (T)	$Sp \times T$	Especie (Sp)	Tratamiento (T)	$Sp \times T$
Total	22,67***	59,18***	20,24***	25,14***	68,09***	25,14***

Las raíces de trigo bajo anegamiento tardío mostraron similar capacidad de generar aerénquima, con un promedio de $22,2 \pm 2,9\%$ (Fig. 2.7 C). Las raíces de plantas control de esta especie presentaron bajas proporciones de tejido aerenquimático, comparado con plantas anegadas temprana o tardíamente (2% en promedio; Fig. 2.7 A).

Cebada fue capaz de desarrollar aerénquima en la corteza radical en respuesta al anegamiento. Las plantas bajo anegamiento temprano formaron lagunas aerenquimáticas en sus raíces, ocupando $18,9 \pm 3,6\%$ del área transversal (Fig. 2.7 E). El anegamiento tardío también resultó inductor de la formación de aerénquima en raíces, aunque las lagunas ocuparon un $13,9 \pm 3,3\%$ (Fig. 2.7 F; Cuadro 2.2). Contrastantemente, las raíces de plantas control sólo presentaron en promedio un 1,5% de superficie ocupada por aerénquima (Fig. 2.7 D).

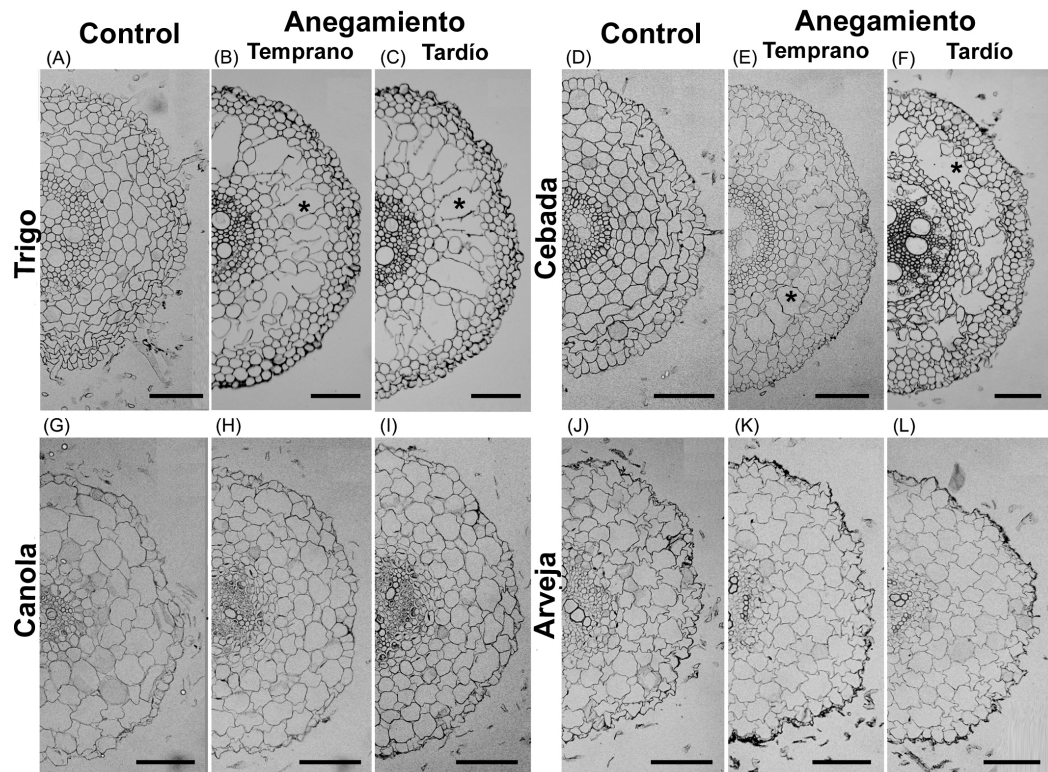


Figura 2.7. Cortes histológicos transversales de raíces adventicias de plantas control (A, D, G, J), anegadas temprano (B, E, H, K) y tardíamente (C, F, I, L) de trigo (A-C), cebada (D-F), canola (G-I) y arveja (J-L). Los cortes fueron hechos a 20mm de distancia del ápice de raíces de 25-40 mm de largo. Los asteriscos indican ejemplos de presencia de lagunas aerenquimáticas. La escala de las barras representa 100 μ m. Los valores de porcentaje de aerenquima para trigo fueron $2,0\pm0,6\%$, $20,4\pm4,4\%$ y $22,2\pm2,9\%$ para plantas control, anegadas temprano y tardíamente, respectivamente. Cebada presentó valores de $1,5\pm0,5\%$, $18,9\pm3,6\%$ y $13,9\pm3,3\%$ para plantas control, anegadas temprano y tardíamente. Las plantas de canola y arveja no presentaron formación de aerenquima bajo ninguno de los tratamientos.

Canola (Fig. 2.7 G-I) y arveja (Fig. 2.7 J-L) formaron raíces adventicias de longitud corta (de 3-4 cm de largo) en la unión tallo-raíz pero no se encontró aerenquima en dichas raíces bajo anegamiento temprano ni tardío. Las raíces de plantas control de estas especies tampoco presentaron aerenquima radical.

2.3.3) El impacto del anegamiento sobre el peso seco aéreo y radical, y el rendimiento dependen de la especie y del momento del estrés

En trigo, el anegamiento temprano no produjo cambios en el peso seco aéreo ni radical, pero la producción de semillas fue del 86% de los controles (Cuadro 2.3). En

contraposición, el anegamiento tardío redujo el peso seco de vástago y raíces, alcanzando un 75% de los controles, junto a una menor producción de semillas (71% de los controles; Cuadro 2.3).

Cuadro 2.3. Peso seco de vástago, raíces y grano (g por planta) de plantas en madurez de trigo, cebada, canola y arveja bajo tratamiento control, al finalizar el anegamiento temprano y el anegamiento tardío seguido de la recuperación. Los valores alcanzados por los tratamientos anegados y su respectiva recuperación se informan a la derecha de los valores como el porcentaje del control entre paréntesis. Las letras diferentes dentro de una misma fila indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de una misma especie, basado en la prueba LSD de Fisher ($P=0,05$). Los valores son promedios $\pm$ error estándar de 6 réplicas.

<i>Trigo</i>			
	Control	Anegamiento temprano	Anegamiento tardío
<i>Vástago</i>	22,4 $\pm$ 0,4 a	23,3 $\pm$ 0,9 (104) a	16,9 $\pm$ 1,1 (75) b
<i>Raíces</i>	5,3 $\pm$ 0,3 a	4,8 $\pm$ 0,02 (90) a	3,5 $\pm$ 0,3 (66) b
<i>Grano</i>	8,9 $\pm$ 0,3 a	7,6 $\pm$ 0,5 (86) b	6,3 $\pm$ 0,4 (71) c
<i>Cebada</i>			
	Control	Anegamiento temprano	Anegamiento tardío
<i>Vástago</i>	29,9 $\pm$ 1,4 a	28,9 $\pm$ 1,6 (97) a	10,5 $\pm$ 1,3 (35) b
<i>Raíces</i>	7,5 $\pm$ 0,6 a	5,1 $\pm$ 1,0 (69) b	0,5 $\pm$ 0,1 (7) c
<i>Grano</i>	10,6 $\pm$ 0,4 a	9,0 $\pm$ 0,5 (85) b	3,4 $\pm$ 0,4 (32) c
<i>Canola</i>			
	Control	Anegamiento temprano	Anegamiento tardío
<i>Vástago</i>	19,3 $\pm$ 0,5 a	16,3 $\pm$ 0,7 (84) b	10,4 $\pm$ 1,6 (54) c
<i>Raíces</i>	5,0 $\pm$ 0,3 a	3,0 $\pm$ 0,4 (60) b	2,5 $\pm$ 0,3 (50) b
<i>Grano</i>	5,7 $\pm$ 0,2 a	4,5 $\pm$ 0,1 (79) b	1,5 $\pm$ 0,3 (26) c
<i>Arveja</i>			
	Control	Anegamiento temprano	Anegamiento tardío
<i>Vástago</i>	13,7 $\pm$ 2,1 a	2,0 $\pm$ 0,3 (15) c	4,2 $\pm$ 1,0 (31) b
<i>Raíces</i>	0,9 $\pm$ 0,1 a	0,1 $\pm$ 0,02 (10) b	0,3 $\pm$ 0,1 (29) b
<i>Grano</i>	7,5 $\pm$ 0,8 a	0,3 $\pm$ 0,1 (4) b	0,6 $\pm$ 0,2 (8) b

En cebada, las plantas anegadas temprano alcanzaron un 69% de sus controles en el peso seco radical, no afectándose así el peso de los vástagos. La producción de semillas representó un 85% de los controles (Cuadro 2.3). Contrastantemente, el anegamiento tardío generó reducciones en el peso seco tanto de parte aérea como de raíces donde las plantas alcanzaron valores de un 7% y un 35% de los controles (respectivamente) y un rendimiento del 32% de los controles (Cuadro 2.3).

En canola, el anegamiento temprano comprometió al peso seco radical (las plantas alcanzaron un 60% de los controles) junto a la parte aérea (siendo 84% de los controles), con una producción de semillas del 79% de los controles (Cuadro 2.3). El anegamiento tardío generó un impacto mayor en el crecimiento comparado con el otro estrés, dado que el peso seco aéreo y radical representó el 54% y 50% de los controles, respectivamente. La producción de semillas se redujo al 26% de los controles (Cuadro 2.3).

Arveja fue la especie más afectada por el anegamiento. El estrés temprano provocó grandes pérdidas en peso seco aéreo y radical (representando sólo un 15% y 10% de los controles; Cuadro 2.3). El anegamiento tardío redujo estos componentes al 29% y 31% de los controles para vástago y raíces, respectivamente (Cuadro 2.3). La producción de semillas fue considerablemente menor por ambos tratamientos de estrés, donde las plantas anegadas temprana y tardíamente mostraron valores de sólo 4,4% y 9,5% de sus controles (Cuadro 2.3).

2.4) Discusión

Este capítulo de tesis tuvo como objetivo brindar una evaluación integradora del efecto progresivo de 2 semanas de anegamiento en etapas tempranas o tardías en trigo, cebada, canola y arveja mediante el análisis conjunto de formación de aerénquima en raíces, fijación de carbono y sus reguladores (i.e. limitaciones estomáticas y no estomáticas), combinado con respuestas de crecimiento de vástago y raíces monitoreado durante y después del estrés, junto a producción de semillas a madurez.

2.4.1) Trigo y cebada desarrollaron aerénquima en raíces adventicias, en contraste con canola y arveja

Trigo y cebada produjeron raíces adventicias con una proporción considerable de tejido aerenquimático. En trigo, las plantas anegadas tempranamente mostraron un 20% del área transversal ocupado por aerénquima, junto al 22% en plantas estresadas en etapas tardías; de manera similar al 19-30% de aerénquima encontrado en raíces adventicias con anegamientos de 17 días en plantas de 3 hojas (Huang et al., 1994), y coincidiendo con el rango informado en la revisión bibliográfica realizada por Herzog et al. (2016). En cebada, la proporción de tejido aerenquimático en plantas anegadas fue menor que en trigo (19% y 13% para anegamiento temprano y tardío, respectivamente), aunque se mantuvo en valores similares a lo reportado en trabajos anteriores (e.i. Pang et al., 2004; de San Celedonio et al., 2017). La presencia sustancial de aerénquima en raíces está vinculada con la facilitación de la aireación de los tejidos (Armstrong, 1979) mediante el transporte difusivo de oxígeno, lo que amortiguaría el impacto de la hipoxia radical sobre el desempeño fisiológico de las plantas (Colmer y Greenway, 2011), como se registró para trigo y cebada en este capítulo.

Las plantas de canola y arveja no formaron aerénquima en raíces adventicias bajo ninguna condición de cultivo. La incapacidad de generar este tipo de tejido coincide con un estudio hecho previamente en plántulas de canola en donde las raíces adventicias cortas formadas bajo cultivo de agar presentaban muy baja porosidad ($<2\%$; Voesenek et al., 1999). En lo referido a arveja, Healy y Armstrong (1972) informaron que esta especie no es capaz (o tiene muy poca habilidad) de formar raíces con aerénquima, similar a lo observado en este experimento. La falta de tejido aerenquimático en raíces adventicias tanto de canola como arveja explicaría el mayor impacto del anegamiento en su desempeño fisiológico y de crecimiento comparado con las de trigo y cebada, ya que la aireación y el metabolismo aeróbico, principal generador de energía celular en los tejidos radicales, se verían muy comprometidos.

2.4.2) El anegamiento impactó la fijación de carbono a través de diferentes limitaciones: estomáticas y no estomáticas, dependiendo de la especie

Trigo no presentó diferencias entre tratamientos en los parámetros de fisiología foliar estudiados. De esta manera, la tasa de fotosíntesis, la conductancia estomática y del mesófilo, así como la fluorescencia de las clorofilas, no fueron afectadas por el anegamiento. Estos resultados coinciden con lo reportado por de San Celedonio et al. (2017) en donde plantas de 45 DDS sometidas a 15 días de anegamiento no presentaron cambios en fotosíntesis frente al estrés. De todos modos, otros autores observaron reducciones en P_n y g_s del 85% y 80% respectivamente en plantas anegadas por 2 semanas a los 21 DDS, restableciéndose a los controles luego de un período de recuperación de 2 semanas (Malik et al., 2001). Asimismo, a pesar de la similitud del comportamiento fisiológico de trigo entre tratamientos vista en este capítulo, una recopilación de datos hecha por Herzog et al. (2016) reflejó la variabilidad que existe en las respuestas de trigo al anegamiento involucrando a 23 genotipos expuestos a tratamientos de inundación de 7 a 34 días de duración (de 15 estudios diferentes), mostrando un amplio rango de reducción P_n del 7 al 85% de los controles. Esto sugiere que el cultivar de trigo usado en esta tesis posee una tolerancia de moderada a buena, considerando ese parámetro fisiológico.

En cebada se observaron reducciones en P_n debido al anegamiento (las plantas anegadas temprano alcanzaron el 58% de los controles), lo cual se puede atribuir a limitaciones estomáticas, dada la menor g_s (43% de los controles) junto a caídas en el C_i (representando el 72% de los controles). Este cierre parcial estomático también fue observado por Pang et al. (2004) en plantas de cebada anegadas 21 días cuando tenían 4 hojas. Sin embargo, no se encontraron datos de C_i en plantas anegadas de cebada que

podieran ser contrastados con valores de g_s , con lo cual esta tesis aportaría evidencia novedosa sobre el hecho de que el cierre estomático puede limitar la disponibilidad de C_i para fotosíntesis durante un anegamiento temprano en cebada. En concordancia con los resultados de este capítulo donde no se encontró daño al PSII (i.e. bajo F_v/F_m) durante el anegamiento, Zeng et al. (2013) reportaron sólo una leve disminución en F_v/F_m (ca. 10%) en plántulas de 1 hoja anegadas por 14 días. Respecto de la etapa de recuperación, el estudio de Pang et al. (2004) mostró una recuperación exitosa en 5 de 6 genotipos evaluados a una semana de retirado el anegamiento, lo cual coincide con el completo restablecimiento de g_s y P_n respecto de los controles luego de 3 días de recuperación en este trabajo. Durante el anegamiento tardío, la P_n en cebada se vio reducida a valores del 25% de los controles. Esta caída estuvo relacionada primeramente por un cierre parcial estomático (g_s de 32% de los controles) que derivó en una caída del C_i (con las plantas alcanzando el 71% de los controles). Después de una semana de anegamiento, se evidenciaron también limitaciones no estomáticas, tales como reducciones en g_m y daño al PSII (caídas en F_v/F_m), lo que derivó en un aumento elevado del C_i (siendo equivalente a 3,2 veces de los controles) al finalizar el período de anegamiento. Similarmente, Pang et al. (2007) también observaron caídas en P_n relacionadas con daño al PSII en plantas anegadas de cebada. En lo que respecta a la recuperación, las variables fisiológicas pudieron restablecer sus valores a los del control luego de 2 semanas de recuperación, cerca de madurez, lo que sugiere que esta especie tiene la capacidad de recuperar el funcionamiento foliar incluso en estadios fenológicos avanzados.

En canola, el anegamiento en etapas tempranas tuvo un impacto sustancial sobre los parámetros de fisiología foliar. La P_n alcanzó valores cercanos a cero luego de una semana de anegamiento, principalmente limitada por factores no estomáticos, tales como caídas en

g_m y F_v/F_m (con las plantas alcanzando un 56% de los controles), lo cual derivó en un pico de C_i cercano al doble de los controles. Analizados en conjunto, estos resultados indicarían que la reducción en la fijación de carbono no se debió a la falta de CO_2 interno como sustrato de la fotosíntesis, sino a un aparato fotosintético (PSII) dañado. La elevada sensibilidad de esta especie en su fisiología foliar se registró también en plantas de 5 hojas anegadas por 3 semanas, las cuales mostraron una caída en P_n junto a un aumento de C_i (Leul y Zhou, 1998). Las hojas nuevas brotadas post-anegamiento mostraron una recuperación completa de los parámetros fisiológicos a los 10 días de finalizado el anegamiento. Estas nuevas hojas reflejaron la capacidad de esta especie de producir nuevas ramificaciones, como ya fue reportado en plantas de esta especie (cv. Avatar) luego de haber sido anegadas por 14 días durante la fase de elongación del tallo (Wollmer et al., 2018a). El anegamiento en etapas tardías tuvo un mayor impacto sobre la fisiología foliar, dado que las plantas no sólo mostraron valores de fotosíntesis cercanos a cero, sino que también se observó una senescencia generalizada a nivel de planta, incluso con las hojas jóvenes con bajo verdor foliar. Luego, a pesar de haberse producido nuevas hojas debido al rebrote a la semana de recuperación, éstas no lograron alcanzar valores similares a las del control para las variables fisiológicas.

Las plantas de arveja mostraron un desempeño fisiológico severamente afectado por el anegamiento en ambos tratamientos de estrés, reflejo de una especie sensible a este tipo de condición desfavorable. Después de una semana de anegamiento, se observó una caída en g_s , además de que P_n alcanzó valores cercanos a cero; estando esta última relacionada mayormente con limitantes no estomáticas (con valores bajos de g_m seguidos de un elevado aumento de C_i). A su vez, se evidenció daño al PSII, reflejando así otra limitante para la fijación de carbono *per se*; como así también se vieron claros síntomas de degradación de la

clorofila reflejados en los bajos valores SPAD en hojas adultas y jóvenes. Existen estudios que muestran que g_s es una variable sensible al anegamiento en arveja, ya que, con un tratamiento de inundación de sólo 4 días en plantas de 9 hojas, g_s cayó a 26% y 52% de los controles en hojas adultas y jóvenes, respectivamente (Jackson, 1979). De todos modos, los resultados de este capítulo indicarían que el cierre estomático no sería la única limitante de P_n , ya que C_i aumentó respecto de los controles. El aumento de C_i estaría relacionado con el daño al PSII y potencialmente con limitaciones en la actividad de la Rubisco dado el bajo F_v/F_m junto a la reducción de g_m . Consistentemente con la alta sensibilidad al anegamiento de esta especie, el daño a la fisiología foliar ocurrió de manera irreversible ya que ninguna de las variables estudiadas pudo restablecerse.

2.4.3) La especie y el momento de anegamiento determinan la magnitud del estrés sobre el crecimiento y el rendimiento por planta

En plantas de trigo anegadas temprano se observó un crecimiento radical y aéreo similar a los controles tanto durante en el período de anegamiento como en la recuperación. Durante el anegamiento tardío sólo se afectó la TRC radical. Sin embargo, a pesar de que el crecimiento radical fue inhibido durante el período de anegamiento tardío, durante la recuperación se produjo un aumento de esta variable, alcanzando un 63% de los controles, producto de la capacidad de retomar el crecimiento radical de esta especie. De manera similar, Malik et al. (2001) encontraron caídas importantes en el crecimiento de raíces de plantas de 21 días anegadas por 2 semanas (habían alcanzado el 26% de los controles), lo cual se compensó con una recuperación del crecimiento post-anegamiento. El rendimiento por planta varió entre tratamientos de anegamiento (como en de San Celedonio et al., 2014a), representando el 86% y el 71% de los controles para anegamiento temprano y

tardío, respectivamente. Por otra parte, Li et al. (2011) informaron menores pérdidas en trigo (las plantas anegadas alcanzaron el 92% de los controles), probablemente debido a una duración del período de anegamiento reducida (6 días) dividida en 3 períodos de 2 días cada uno, cuando tenían 7 y 9 hojas y en espigazón. De todos modos, la tolerancia al anegamiento desde el punto de vista de rendimiento por planta depende de la combinación de condiciones ambientales y de los genotipos utilizados, además del momento y duración del anegamiento (Herzog et al., 2016). A modo de ejemplo, plantas de 22 DDS anegadas por 2 semanas (cv. Wyalkatchem) redujeron la producción de grano al 32% de sus controles (Robertson et al., 2009); mientras que 15 días de anegamiento alrededor de anthesis (cv. Karasu-90) trajeron aparejado una reducción al 62% de los controles en rendimiento por planta (Olgun et al., 2008).

En cebada, el crecimiento del vástago no se vio afectado durante el anegamiento temprano y, a pesar de que se impactó negativamente el crecimiento radical debido al estrés, durante la recuperación estas plantas mostraron un crecimiento radical muy superior que el de los controles. El estímulo de crecimiento radical post-anegamiento probablemente pudo estar subsidiado de manera inicial por consumo de los carbohidratos de reserva (como se vio en de San Celedonio et al., 2017 para plantas de 20 DDS anegadas), y luego con el aporte de fotoasimilados generados luego de reestablecerse la fisiología foliar durante la segunda semana de recuperación. El anegamiento tardío afectó severamente el crecimiento, siendo negativa la TRC para raíces (reflejando mortandad de tejidos) durante y luego del anegamiento, con valores de la TRC del vástago cercanos a cero durante la recuperación. En relación con lo último, el verdor de hojas adultas fue significativamente menor en las plantas anegadas, afectando la fijación de carbono a escala de plantas y explicando (parcialmente) el bajo crecimiento. Relacionado con lo anterior, la clorosis de hojas basales

en plantas anegadas por 14 días a 1-2 semanas DDS podría estar asociada a la removilización de nitrógeno (Pang et al., 2007; Zeng et al., 2013). El impacto en la producción de semillas fue mayor con el anegamiento tardío respecto del temprano, alcanzando valores de 32% y 85% de los controles, respectivamente. Lo anterior estuvo probablemente vinculado a la mayor efectividad de recuperación de la fisiología para el período crítico de determinación de rendimiento, en el caso de anegamiento temprano. El contraste de momentos del ciclo en que se anegan las plantas resultaría un factor determinante en el rendimiento por planta en esta especie; como en el caso de plantas anegadas durante macollaje (25-45 días desde emergencia) que generaron 25% menos en grano que los controles, mientras que una inundación que ocurrió en pre-antesis llevó a reducciones del 75% de los controles (de San Celedonio et al., 2014a).

Las plantas de canola mostraron una TRC del vástago positiva durante el anegamiento temprano, aunque la TRC radical registró valores negativos. La muerte de tejido radical inducida por hipoxia durante un anegamiento, junto al consumo de reservas de la raíz principal y la baja fijación de carbono por senescencia foliar (i.e. las hojas adultas se volvieron violetas y luego senescieron, mirar también Gutiérrez Boem et al., 1996 y Wollmer et al., 2018a), resultaría un factor limitante para el crecimiento radical durante el período de estrés. Es importante mencionar que, durante la recuperación, se observó un crecimiento radical equivalente a 3,6 veces de los controles, concordantemente con el restablecimiento del funcionamiento foliar luego del rápido rebrote post-anegamiento. En lo que respecta al anegamiento tardío, se observó crecimiento negativo en raíces (i.e. muerte de tejidos) junto a una TRC del vástago equivalente al 88% de los controles durante el período de estrés; lo que resulta similar a lo registrado por Gutiérrez Boem et al. (1996) en plantas de 53 DDS anegadas por 14 días. Durante el período de recuperación el

crecimiento radical fue cercano a cero, y el vástago creció a un equivalente del 44% de los controles. Como consecuencia del efecto negativo del anegamiento sobre la fisiología foliar y el crecimiento, la producción de semillas se redujo de manera diferencial dependiendo del momento del estrés. De esta manera, las plantas anegadas temprano alcanzaron un 79% de los controles en el rendimiento por planta, mientras que las plantas inundadas en estadio tardío sólo lograron producir un 27% de los controles. Similarmente a lo ocurrido en cebada, la fisiología foliar y el crecimiento en plantas anegadas temprano se recuperaron para el momento de definición del rendimiento, con lo cual la producción de semillas fue sustancialmente menos afectada comparada con el anegamiento tardío. Wollmer et al. (2018a) informaron que la sensibilidad de esta especie a un anegamiento de 14 días también varió de acuerdo a la ontogenia de las plantas al momento de aplicado el estrés, ya que plantas anegadas durante la elongación del tallo tuvieron un 75% de los controles en rendimiento por planta, mientras que una inundación en botón floral llevó a una producción de semillas del 85% de los controles.

En arveja, las plantas anegadas en ambos momentos ontogénicos mostraron una menor TRC del vástago, no sólo durante el período de anegamiento, sino también durante la recuperación. Durante la misma, las plantas previamente anegadas presentaron tasas de crecimiento negativo en vástago, producto de la abscisión foliar. En relación con el crecimiento radical, los dos tratamientos de anegamiento trajeron aparejada mortalidad de tejidos (i.e. TRC radical negativa), sin capacidad de recuperación, prolongándose la muerte de tejido radical hasta madurez. Estos resultados se contrapondrían a lo encontrado por Cannell et al. (1979), en donde el momento del ciclo en donde se anegó sí fue determinante en el efecto de la inundación (de 5 días) en esta especie; dado que plantas anegadas a los 24 DDS (estadio vegetativo) alcanzaron el 41% y 47% de los controles en peso seco aéreo y de

grano, respectivamente, mientras que con un estrés aplicado a plantas de 47 DDS (en floración) el peso seco de vástago y grano alcanzado fue del 34% y 25% de los controles. En este capítulo se vio que dos semanas de anegamiento tuvieron efectos adversos de alto impacto en ambos tratamientos, con lo cual no se distinguieron respuestas diferenciales dependiendo del momento de ocurrencia del estrés. En concordancia, otro reporte mostró reducciones importantes en el crecimiento aéreo (alcanzando sólo el 17% de los controles) luego de observar plantas de 35 DDS expuestas a una semana de anegamiento 10 días después del estrés (Solaiman et al., 2007). La sensibilidad de arveja al anegamiento se refleja de manera clara en el efecto sobre el rendimiento por planta, con valores de sólo 4% y 8% de los controles para anegamiento temprano y tardío. Incluso con anegamientos de 5 días en floración, el rendimiento por planta decayó a 38% de los controles según datos de Pampana et al. (2016b).

2.5) Conclusiones

En conclusión, los cuatro cultivos invernales difirieron sustancialmente en la tolerancia al anegamiento. En trigo, la fisiología foliar y el crecimiento de vástago no fueron afectados por el anegamiento en ninguno de los dos momentos, pero la producción de grano se vio reducida al 86% y 71% de los controles ante un anegamiento temprano y tardío, respectivamente. En cebada y canola, el momento del ciclo en donde ocurrió el estrés resultó crítico para los efectos en la fisiología foliar, respuestas de peso seco radical, aéreo y de grano (el rendimiento por planta fue en promedio el 82% y 29% de los controles en plantas anegadas temprano y tardíamente). Las plantas de cebada anegadas temprano mostraron tasas de fotosíntesis comprometidas por limitantes estomáticas, junto a un menor

crecimiento radical; de todos modos, luego del anegamiento las plantas se recuperaron. Durante la inundación tardía, la Pn en cebada también fue reducida inicialmente por factores estomáticos, a lo que luego se sumaron limitaciones no estomáticas (i.e. bajo F_v/F_m y g_m), junto a la muerte de tejidos radicales (TRC de raíces negativa). Luego del anegamiento, los parámetros fisiológicos fueron restablecidos a valores control sólo cerca de madurez, llegando a una recuperación del crecimiento poco exitosa. En canola, la Pn se vio comprometida por limitantes no estomáticas y el crecimiento radical fue negativo en ambos tratamientos de anegamiento, existiendo diferencias entre tratamientos en la habilidad de recuperarse del estrés, siendo más favorable tras una inundación temprana. Las plantas de arveja se vieron afectadas en gran magnitud por el anegamiento independientemente del momento de ocurrencia del estrés, alcanzando en promedio sólo un 6% de rendimiento por planta con respecto a los controles. Durante ambos tratamientos de inundación, la Pn fue comprometida por limitantes no estomáticas, viéndose afectado también el crecimiento radical y aéreo, con casi nula recuperación.

Resulta importante profundizar acerca del efecto del anegamiento temprano y tardío sobre el efecto en la biomasa aérea, desde un punto de vista cualitativo, es decir analizar cambios en la proporción entre hoja verde, senescente y muerta, biomasa de tallo y de órganos reproductivos. En lo que respecta a la parte radical, también sería de importancia poder conocer no sólo cuánta biomasa radical tienen las plantas luego del anegamiento y su posterior recuperación, sino cómo ésta se distribuye verticalmente en el perfil del suelo. Finalmente, para comprender por qué se afecta el rendimiento por planta, sería sumamente pertinente identificar qué componente/s numérico/s del rendimiento son los que modulan los cambios en la producción de grano por planta registrados en este capítulo. Estas temáticas se abordan en el Capítulo III de esta tesis.

Capítulo III

Respuestas morfológicas, de rendimiento y sus componentes a escala de planta

Artículo derivado de este capítulo: Ploschuk, R. A., Miralles, D. J., Colmer, T. D., & Striker, G. G. (2020). Waterlogging differentially affects yield and its components in wheat, barley, rapeseed and field pea depending on the timing of occurrence. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 206, 363-375.

3.1) Introducción

Hasta el momento, los estudios sobre anegamiento se limitaron en su mayoría a estudiar el crecimiento (entre otras respuestas) durante etapas iniciales del ciclo de vida de las plantas, con lo cual el efecto del estrés sobre el rendimiento, a madurez, ha sido menos estudiado. En el capítulo anterior de la tesis se describieron las respuestas fisiológicas, anatómicas y de crecimiento en trigo, cebada, canola y arveja frente al anegamiento. En este capítulo de tesis se profundizan los análisis del impacto de 2 semanas de anegamiento, en etapas vegetativas o reproductivas, sobre los componentes numéricos del rendimiento (número de espigas/silicuas/vainas por planta, número y peso de grano), el peso seco de los componentes de parte aérea (hojas verdes, senescentes y muertas, tallo y biomasa reproductiva), distribución de la biomasa radical en el perfil del suelo y la capacidad de macollaje/ramificación de las plantas. Los estudios realizados en trigo y cebada que abarcan rendimiento por planta, reflejan que el impacto sobre la producción de grano depende del momento de anegamiento, ya que las plantas fueron mayormente afectadas en etapas reproductivas (i.e. pérdidas del 70-80% de los controles en pre anthesis) que en vegetativas (i.e. diferencias de 20-30% con los controles durante macollaje; de San Celedonio et al., 2014a; Herzog et al., 2016). Asimismo, el efecto del anegamiento sobre los componentes del rendimiento difiere entre estos dos cereales: en trigo, el anegamiento reduciría principalmente el número de granos por espiga (por una menor fertilidad de la espiga), mientras que en cebada se condicionaría el número de espigas por planta (de San Celedonio et al., 2014a; Arduini et al., 2016). En canola, el anegamiento también afecta el rendimiento diferencialmente a lo largo del ciclo. Se informó que las pérdidas fueron mayores en plantas anegadas temprano (ca. 25-40% de los controles en plantas de 4 hojas

en elongación del tallo) que cuando se las inundó más tarde (*ca.* 15-30% de los controles en llenado de grano/botón floral; Gutiérrez Boem et al., 1996; Wollmer et al., 2018a). El componente de rendimiento más afectado en canola, independientemente del momento de anegamiento es el número de silicuas por planta (Gutiérrez Boem et al., 1996; Zhou et al., 1997). En el caso de arveja, el impacto en el rendimiento también diferiría dependiendo del estado fenológico en el que ocurre el anegamiento, con pérdidas mayores durante etapas tardías (i.e. 75% menor rendimiento que los controles alrededor de floración) que en etapas tempranas (i.e. caídas del 50% en estado vegetativo; Cannell et al., 1979).

El efecto del anegamiento sobre el rendimiento surge como la resultante de cambios fisiológicos, morfológicos, de biomasa e índice de partición a grano de las plantas. En trigo se encontró que la conductancia estomática, la tasa de fotosíntesis y el verdor foliar prácticamente no fueron afectados por 2 semanas de anegamiento (ver capítulo II). A su vez, plantas sujetas a 17 días de anegamiento cuando tenían 3 hojas presentaron un peso seco del vástago y de raíces del 30-60% y 23-26% de los controles, respectivamente (Huang et al., 1994). La partición a grano tras un anegamiento de 14 días se afectó diferencialmente en esta especie, siendo el 80% y 20% de los controles con un estrés a macollaje y en pre-antesis, respectivamente (de San Celedonio et al., 2014a).

En cebada, el anegamiento en etapas tempranas puede llevar a reducciones en fotosíntesis por limitaciones estomáticas, con una posible recuperación rápidamente post-anegamiento; mientras que en etapas tardías este tipo de estrés puede también inducir daño al aparato fotosintético, llevando a limitaciones mayores durante la recuperación (ver capítulo II). En concordancia, el peso seco de vástago y raíces en plantas de 3 hojas anegadas por 16 días alcanzaron el 88% y 90% de los controles (Masoni et al., 2016). Sin embargo, cuando se anegaron plantas de esta especie durante 14 días en macollaje y pre-

antes, las disminuciones de peso seco de vástago y rendimiento por planta no fueron proporcionales, con índices de partición del 70% y 50% de los controles, respectivamente para cada momento (de San Celedonio et al., 2014a).

El anegamiento en canola también puede afectar la fisiología foliar dependiendo del momento de ocurrencia (ver capítulo II). En etapas tempranas, el anegamiento puede traer reducciones en fotosíntesis a valores casi nulos debido a limitaciones estomáticas, pero también con una alta capacidad de recuperación post-anegamiento. De todos modos, este comportamiento puede variar en plantas anegadas tardíamente, donde ocurren procesos de senescencia temprana y daño al fotosistema II (PSII), sin restablecimiento de la tasa fotosintética (ver capítulo II). En términos de biomasa, luego de 21 días de anegamiento en plantas de canola de 5 hojas, se produjo un peso seco de vástago y de raíces equivalente al 79% y 50% de los controles (Leul y Zhou, 1998). El índice de partición a grano en plantas de esta especie anegadas por 15 días sólo se vio afectado cuando el anegamiento se produjo en llenado de grano, alcanzando el 75% de los controles, mientras que en etapas vegetativas se mantuvo similar a los controles (Gutiérrez Boem et al., 1996).

Arveja resulta altamente sensible al anegamiento en términos de fisiología foliar y crecimiento. Esta especie mostró una caída drástica y rápida en la tasa fotosintética por daño irreversible al PSII, acompañado de alta senescencia foliar independientemente del momento de anegamiento (ver capítulo II). A su vez, en plantas de esta especie anegadas por 7 días a los 35 días desde la siembra (DDS), el peso seco de vástago y de las raíces representó solamente el 30% y 17% de los controles, respectivamente (Solaiman et al., 2007). Por otra parte, en plantas anegadas por 5 días en etapa vegetativa, la partición a grano fue similar a los controles, aunque, contrastantemente, plantas sometidas al mismo estrés a floración alcanzaron *ca.* 81% de los controles (Cannell et al., 1979).

El anegamiento también repercute en la morfología del vástago, como ejemplo, trigo y cebada mostraron menor número de macollos a madurez ante un episodio de anegamiento (Watson, 1976; de San Celedonio et al., 2014a). En canola, el anegamiento puede reducir el número de ramificaciones por planta y por lo tanto afectar negativamente el número de silicuas (Gutiérrez Boem et al., 1996). En arveja no hay evidencia de estudios que abarquen este tipo de variable. Por otra parte, a pesar de que las respuestas de biomasa aérea fueron caracterizadas en muchos experimentos de anegamiento, cómo se afecta la proporción de dicha biomasa en los órganos vegetativos: hojas verdes-funcionales, senescentes y muertas, ha sido poco estudiada.

Asimismo, el impacto del anegamiento sobre la capacidad de exploración por parte de las raíces ha sido motivo de estudio de pocos trabajos científicos en los cultivos de invierno que conciernen a esta tesis. En trigo, Robertson et al. (2009) encontraron que plantas de 22 DDS anegadas por 14 días generaron raíces con una longitud máxima del 52% de los controles. Además, Thomson et al. (1992) encontraron que en plantas de esta especie anegadas a los 13 DDS por 12 días el largo de raíces fue de 20% menos que los controles. En cebada, Drew y Sisworo (1979) observaron que plantas de 13 DDS anegadas por 20 días mostraron un peso seco de raíces del 39% de los controles en la profundidad 0-15 cm (considerando que 0 es la superficie del suelo), mientras que la capa de 15-30 cm representó solo el 1% de los controles y en el estrato de 30-40 cm directamente no se encontró presencia de raíces en plantas anegadas. En cuanto a canola, la capacidad de exploración radical bajo anegamiento sólo ha sido estudiada en plántulas, con una respuesta altamente sensible a este estrés, ya que plantas de 3 DDS anegadas por 12 horas alcanzaron la mitad de los controles en esta variable (Xu et al., 2018). En plántulas de arveja sujetas a 12 días de anegamiento desde los 8 DDS, la capacidad de profundización radical alcanzó el

44% de los controles (Przywara y Stepniewski, 1999). En este capítulo se muestra cómo impacta el anegamiento en la distribución vertical (i.e. profundización) de la biomasa de las raíces en las cuatro especies analizadas.

Este capítulo de tesis tiene como objetivo estudiar como varían las respuestas de los componentes numéricos del rendimiento (número de espigas/silicuas/vainas por planta, número y peso de grano) frente al anegamiento en las especies estudiadas, junto al impacto sobre la partición a grano. Además, se analizan las respuestas morfológicas relacionadas con el número de macollos/ramificaciones por planta, la proporción de hojas verdes, senescentes, muertas, tallo y parte reproductiva y, por último, la distribución de las raíces el perfil del suelo. Esta aproximación de entendimiento del estrés por anegamiento en trigo, cebada, canola y arveja a escala de planta resultaría un complemento de las respuestas fisiológicas descriptas en el capítulo II de esta tesis.

3.2) Materiales y métodos

Las condiciones de cultivo y el diseño experimental están detallados en el Capítulo II

3.2.1) Variables medidas

3.2.1.1) Respuestas de peso seco de vástago y raíces

Se realizaron 3 cosechas de 6 réplicas para cada tratamiento/especie: (i) al final de anegamiento temprano (tratamientos control y anegado temprano), (ii) al final de anegamiento tardío y (iii) a madurez (tratamientos control, anegado temprano y tardío para las últimas dos cosechas). Las plantas se separaron en vástago y raíces, y luego el primero se separó también en tallos y hojas. Las hojas se dividieron en verdes, senescentes y muertas. Se consideró hoja senescente cuando más de la mitad del área foliar de la hoja

evaluada presentaba claros síntomas de clorosis/amarillamiento. La biomasa reproductiva se cuantificó al final del anegamiento reproductivo (espigas en desarrollo en el caso de trigo y cebada, silicuas y vainas inmaduras para canola y arveja, respectivamente) y a madurez se cuantificó el rendimiento y sus componentes numéricos. Las raíces fueron muestreadas de acuerdo con el estrato de profundidad con respecto a la superficie del suelo (0 cm), quedando determinados cuatro estratos: 0-15, 15-30, 30-45 and 45-66 cm. Los diferentes compartimentos del vástago, junto a los estratos de raíces fueron secados en estufa a 57°C hasta peso seco (aprox. 72 h) y luego pesados.

3.2.1.2) Componentes de rendimiento y variables morfológicas

Se cuantificó la producción de grano por planta a madurez trillando las 6 réplicas de cada tratamiento cosechado. Además, se midieron los componentes numéricos: número de espigas por planta (en trigo y cebada), silicuas (en canola) y vainas (en arveja) por planta. El número de granos por espiga y por vaina también fueron cuantificados. En el caso de canola, el número de granos por silicua se obtuvo dividiendo el número de granos por planta por el número de silicuas por planta. El número de granos por planta se estimó por el peso total de grano por planta dividido por el peso de 1000 granos. Este último se obtuvo del promedio del peso de 3 submuestras de 50 granos por planta. El índice de partición a grano se calculó como el cociente entre el peso seco de grano y el peso seco del vástago por planta.

Se cuantificó el número de macollos (en trigo y cebada) y el número de ramificaciones primarias (en canola y arveja) al final de cada tratamiento de anegamiento y a madurez.

3.2.2) Análisis estadístico

El rendimiento por planta, sus componentes y el índice de partición a grano se analizaron para cada especie por un ANOVA de una vía con ‘tratamiento’ como factor. En el caso del número de macollos o ramificaciones por planta, el peso seco de los compartimentos de vástago (tallos, biomasa reproductiva, hojas verdes, senescentes y muertas) y el peso seco de las raíces divididas en estratos, los resultados de la primera medición hecha al final de anegamiento temprano se usó una prueba de t de Student comparando los tratamientos control y anegado temprano para cada especie. Para los resultados de las mediciones al final del anegamiento tardío y a madurez, se usó un ANOVA de una vía para cada cosecha, con el factor ‘tratamiento’ para comparar los controles y los dos tratamientos de anegamiento. Además, se hicieron comparaciones adicionales entre tratamientos dentro de cada especie usando la prueba de LSD de Fisher. Previamente a hacer los ANOVAs, se chequeó normalidad y homogeneidad de las varianzas. Los análisis estadísticos se hicieron usando el software Infostat (Di Rienzo et al., 2011) y los gráficos se obtuvieron usando el software GraphPad Prisma 5 para Windows (GraphPad Software, San Diego California USA, www.graphpad.com).

3.3) Resultados

Las especies mostraron respuestas diferenciales al anegamiento. Trigo fue la especie menos afectada por ambos tratamientos de inundación en términos de peso seco de vástago- pudiendo sostener una alta proporción de hojas verdes- además de presentar un sistema radical, número de macollos por planta, índice de partición a grano y componentes de rendimiento sólo ligeramente afectados. Cebada y canola mostraron una relativa alta

tolerancia al anegamiento temprano, pero una inundación tardía repercutió significativamente en el rendimiento y en variables asociadas al mismo (i.e. número de macollos en cebada y peso seco de hojas verdes en canola). Arveja fue la especie que mostró la mayor sensibilidad al anegamiento sin importar el momento de ocurrencia de este, con un sistema radical extremadamente reducido, lo que antecedió una senescencia temprana junto a rendimientos mínimos por planta (ver ANOVA para las variables analizadas en las tablas A3.1, A3.2 y A3.3 del anexo). A continuación, se detallan los resultados para cada variable y especie.

3.3.1) Impacto del anegamiento sobre el rendimiento y sus componentes

En trigo, el rendimiento por planta y sus componentes se afectaron diferencialmente de acuerdo con el momento en que se produjo el anegamiento (Fig. 3.1 A, E, I, M; Tabla A3.1 del Anexo). Comparado a los controles, las plantas anegadas temprano mostraron un 25% más de espigas (Fig. 3.1 E), una reducción del número de granos por espiga (72% de los controles; Fig. 3.1 I) y un 16% más en el peso de 1000 granos (Fig. 3.1 M). Sin embargo, las reducciones en el número de granos por espiga resultaron proporcionalmente más importantes que los incrementos en peso de grano y número de espigas por planta, con lo cual el rendimiento por planta bajo anegamiento temprano se redujo a un 85% de los controles (Fig. 3.1 A). Las plantas de trigo anegadas tardíamente tuvieron un número de espigas por planta (Fig. 3.1 E) y un peso de 1000 granos similar a los controles (Fig. 3.1 M), aunque el número de granos por espiga se redujo a un 75% de los controles; llevando a un rendimiento por planta equivalente al 71% de los controles (Fig. 3.1 A).

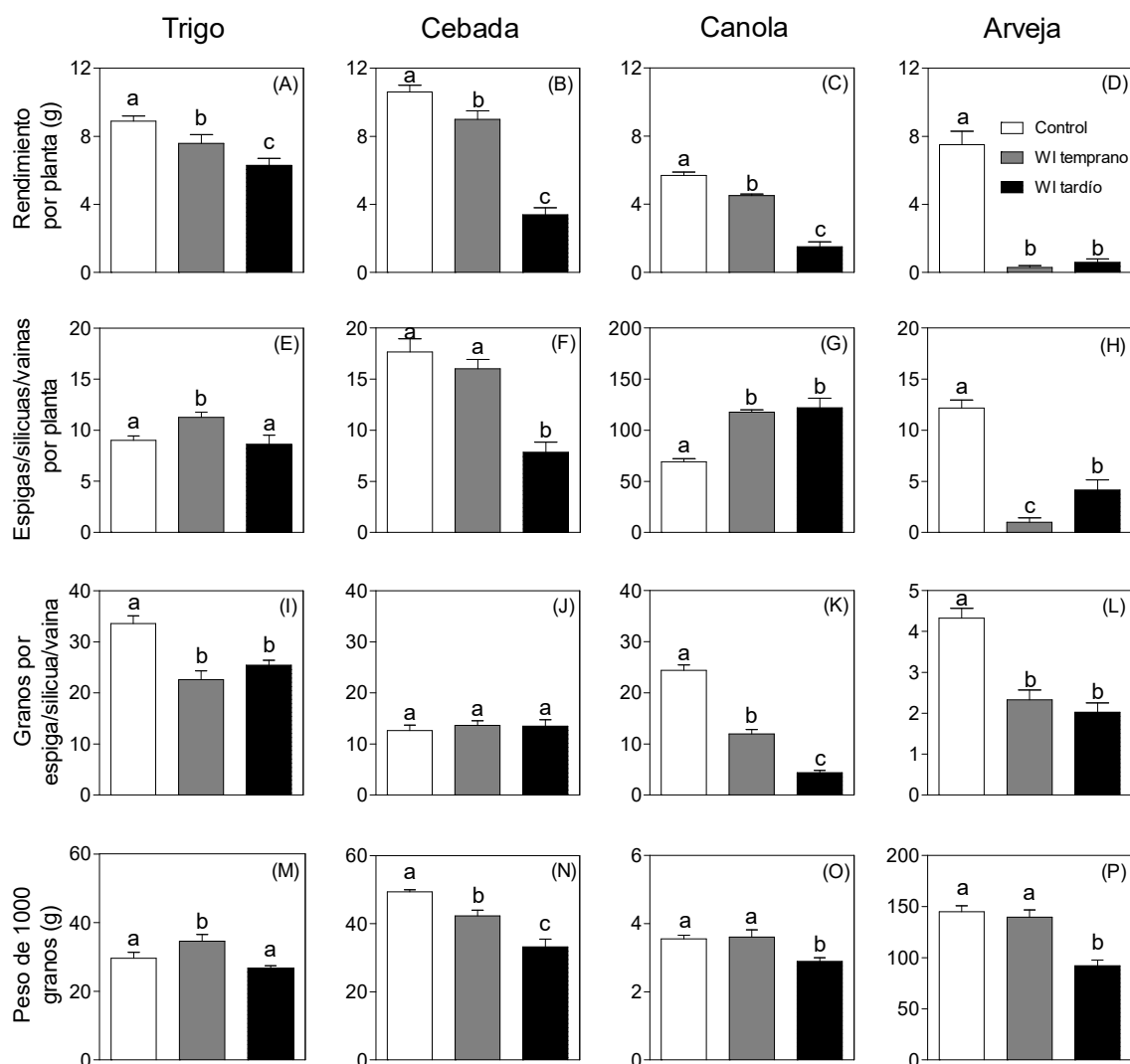


Figura 3.1. Rendimiento por planta (A-D), número de espigas (en trigo y cebada)/silicuas (en canola)/vainas (en arveja) por planta (E-H), granos por espiga/silicua/vaina (I-L) y peso de 1000 granos (M-P) de plantas control, anegadas temprano y tardíamente de trigo (A, E, I, M), cebada (B, F, J, N), canola (C, G, K, O) y arveja (D, H, L, P). Las diferentes letras indican diferencias significativas para tratamientos dentro de cada especie ($P = 0,05$). Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 6 réplicas.

El anegamiento temprano en cebada estuvo ligado a rendimientos por planta del 85% de los controles, mientras que un estrés tardío provocó que las plantas rindieran sólo el 33% de los controles (Fig. 3.1 B; Cuadro A3.1 del Anexo). El número de espigas por planta sólo se afectó con el anegamiento tardío, alcanzando un 44% de los controles (Fig. 3.1 F), sin efecto del anegamiento sobre el número de granos por espiga (Fig. 3.1 J). El peso de 1000 granos se redujo al 86% y 67% de los controles en plantas anegadas temprano y tardíamente, respectivamente (Fig. 3.1 N).

Las plantas de canola alcanzaron un rendimiento del 79% y 26% de los controles bajo anegamiento temprano y tardío, respectivamente (Fig. 3.1 C; Cuadro A3.1 del Anexo). Asimismo, el número de silicuas por planta aumentó en ambos tratamientos de anegamiento, con un promedio de 72% más silicuas que los controles (Fig. 3.1 G); mientras que el número de granos por silicua se redujo al 49% y 18% de los controles con anegamiento temprano y tardío (Fig. 3.1 K). El peso de 1000 granos sólo se afectó en plantas anegadas tardíamente, viéndose reducido al 81% de los controles (Fig. 3.1 O).

El rendimiento en plantas de arveja fue drásticamente reducido con ambos tratamientos de anegamiento, alcanzando en promedio sólo el 6% de los controles (Fig. 3.1 D; Cuadro A3.1 del Anexo). El número de vainas por planta varió de acuerdo con el momento de anegamiento, con un 8% de los controles en plantas anegadas temprano y un 34% tras un estrés tardío (Fig. 3.1 H). El número de granos por vaina en plantas anegadas se redujo en promedio a la mitad de los controles (Fig. 3.1 J). Por último, el peso de 1000 granos sólo se vio afectado con el anegamiento tardío, alcanzando el 64% de los controles (Fig. 3.1 P).

3.3.2) El anegamiento impacta la morfología de las plantas dependiendo de la especie y el momento de estrés

Las plantas de trigo no mostraron diferencias con los controles en el número de macollos bajo ninguno de los tratamientos de anegamiento, evaluadas al final de cada inundación y a madurez (Fig. 3.2 A; Cuadro A3.1 del Anexo).

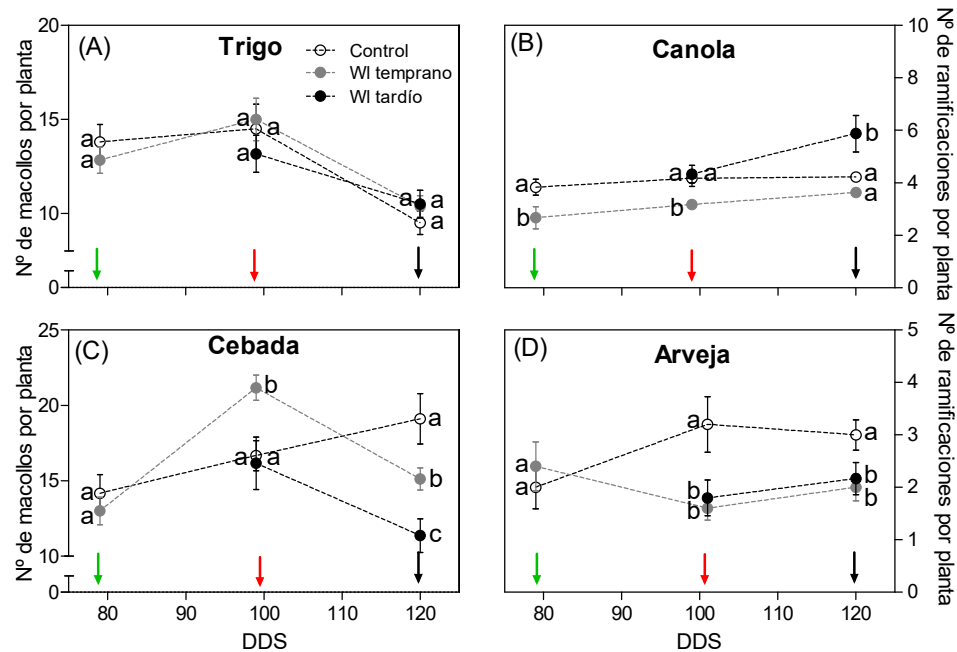


Figura 3.2. Número de macollos en trigo (A) y cebada (C) y número de ramificaciones primarias en canola (B) y arveja (D). Las flechas verdes, rojas y negras en el eje x indican el final de anegamiento temprano, tardío y madurez, respectivamente. Las diferentes letras indican diferencias significativas para tratamientos dentro de cada especie ($P = 0,05$). DDS: días después de la siembra. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 6 réplicas.

La cebada anegada temprano se mantuvo similar en el número de macollos respecto de los controles cuando se la evaluó al finalizar el anegamiento (Cuadro A3.1 del Anexo). Sin embargo, si bien al finalizar el anegamiento tardío, las plantas previamente anegadas temprano presentaron un 30% más de macollos que los controles, este patrón se revirtió a madurez, en donde las plantas presentaron un número de macollos equivalente al 60% de los controles (Fig. 3.2 B). En cuanto al anegamiento tardío, al finalizar el período de inundación las plantas presentaron un número de macollos similar a los controles, seguido de una disminución en esta variable observada a madurez (con las plantas alcanzando el 79% de los controles; Fig. 3.2 B).

El anegamiento temprano en canola llevó a reducciones en el número de ramificaciones primarias de *ca.* 70% de los controles al final del período de inundación; aunque estas diferencias desaparecieron a madurez (Fig. 3.2 C; Cuadro A3.1 del Anexo).

Las plantas anegadas tardíamente mostraron valores similares a los controles en el número de ramificaciones primarias, mostrando a madurez un 40% más que los controles en esta variable (Fig. 3.2 C).

La arveja anegada temprano conservó el número de ramificaciones primarias cuando fue evaluada al finalizar la inundación, mientras que, a madurez, se redujo al 67% de los controles (Fig. 3.2 D; Cuadro A3.1 del Anexo). Las plantas anegadas tardíamente alcanzaron sólo el 56% de los controles en el número de ramificaciones al finalizar el estrés; seguido de un ligero aumento con el que se alcanzó el 72% de los controles a madurez (Fig. 3.2 D).

3.3.3) Las respuestas de peso seco aéreo y radical difieren dependiendo de la especie y el momento de anegamiento

Al finalizar el anegamiento temprano, se evidenciaron reducciones en el peso seco de raíces en trigo, particularmente en los estratos más profundos. De este modo, el peso de las raíces en los estratos de 15-30 cm y 30-45 cm alcanzaron el 32% y 6% de los controles, respectivamente; Fig. 3.3 A; Tabla A3.3 del Anexo). Asimismo, la proporción de hojas verdes, senescentes y muertas cambió sustancialmente, siendo el 83% de los controles, 2,9 y 9 veces más que los controles, respectivamente (Tabla A3.1 y Tabla A3.2 del Anexo).

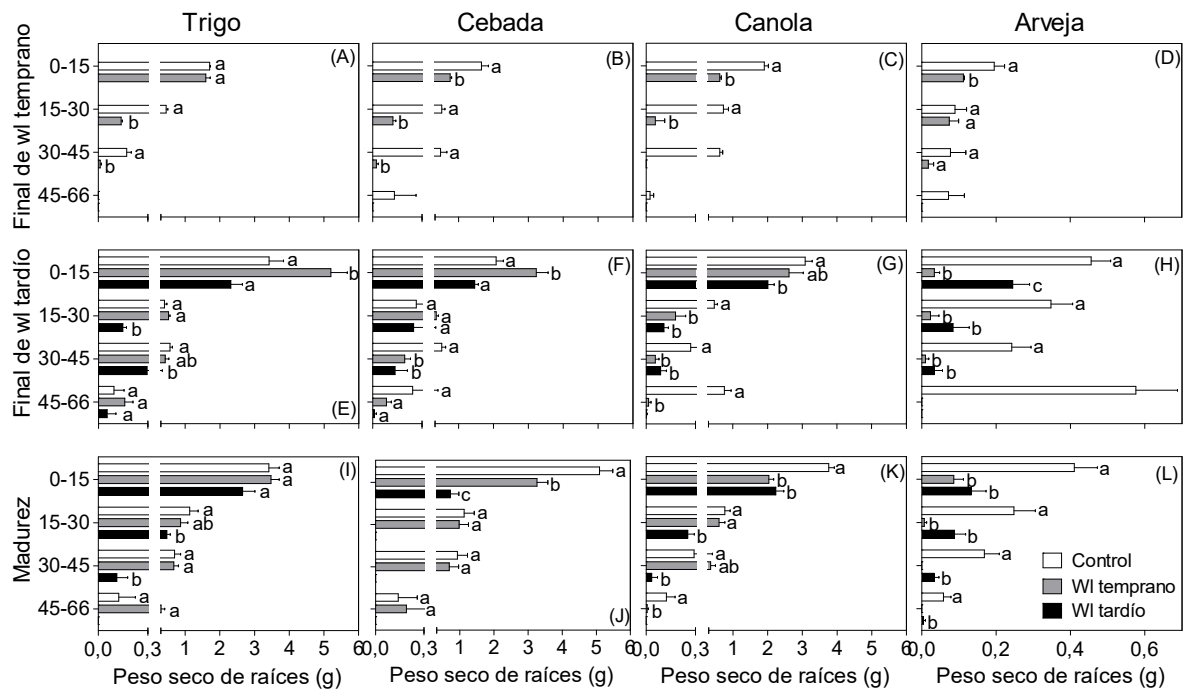


Figura 3.3. Peso seco radical por planta al final de anegamiento temprano (79 DDS, WI temprano) (A-D), al final de anegamiento tardío (99 DDS y 101 DDS en arveja; WI tardío) (E-H) y a madurez (130 DDS) (I-L) de plantas de trigo (A, E, I), cebada (B, F, J), canola (C, G, K) y arveja (D, H, L). El sistema radical de cada planta fue dividido en cuatro estratos desde la superficie del suelo: 0-15 cm, 15-30 cm, 30-45 cm y 45-66 cm. Al final del anegamiento temprano, se hicieron comparaciones entre plantas control (barras blancas) y anegadas temprano (barras grises). Al final del anegamiento tardío y a madurez, se hicieron comparaciones entre plantas controles (barras blancas), plantas anegadas temprano (barras grises) y tardíamente (barras negras). Las diferentes letras indican diferencias significativas para tratamientos dentro de cada especie ($P = 0,05$). Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 6 réplicas.

Las raíces de plantas anegadas tardíamente, evaluadas al final del estrés, mostraron reducciones en los estratos de 15-30 y 30-45 cm, representando dichas reducciones el 37% y 52% de los controles (Fig. 3 E). En lo que respecta a la parte aérea, se registró un aumento de 3 veces en el peso seco de hojas muertas, sumado a una biomasa reproductiva reducida a un 77% de los controles (Cuadro 3.1). A madurez, las plantas previamente anegadas temprano tuvieron una performance radical similar a los controles (Fig. 3.3 I). En contraste, el anegamiento tardío llevó a que las plantas tuvieran sistemas radicales más reducidos y superficiales que los controles, con un peso seco del estrato 15-30 cm del 42% de los controles, del estrato 30-45% del 16% de los controles y con ausencia de raíces a

partir de los 45 cm de profundidad (Fig. 3.3 I). En relación con las respuestas de parte aérea, no se encontraron diferencias entre tratamientos controles y anegados temprano para ninguno de los componentes a madurez (Cuadro 3.1). El anegamiento tardío acarrió reducciones en la biomasa reproductiva (espigas) y en el peso seco de los tallos (alcanzando el 69% y 60% de los controles, respectivamente), junto a un incremento del 52% comparado con los controles en el peso seco de hojas muertas (Cuadro 3.1). La partición a grano sólo se redujo en las plantas anegadas temprano, siendo el 83% de los controles (Cuadro 3.2).

Cuadro 3.1. Peso seco (g/planta) de hojas verdes, senescentes y muertas, tallos y biomasa reproductiva de plantas control, anegadas temprano (Wl temprano) y tardíamente (Wl tardío) de trigo, cebada, canola y arveja. Los pesos secos fueron registrados al final de anegamiento temprano (79 DDS), tardío (99 DDS y 101 DDS en arveja) y a madurez (130 DDS). Las diferentes letras indican diferencias significativas para tratamientos dentro de cada especie ($P = 0,05$). Los guiones indican ausencia de material para el compartimento específico. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 6 réplicas.

	Final de wl		Final de wl tardío			Madurez		
	control	wl temprano	control	wl temprano	wl tardío	control	wl temprano	wl tardío
Trigo								
Hojas verdes (g/pl)	3,45 $\pm$ 0,16a	2,86 $\pm$ 0,14b	2,51 $\pm$ 0,10a	3,32 $\pm$ 0,30b	1,98 $\pm$ 0,19a	0,26 $\pm$ 0,03a	0,30 $\pm$ 0,03a	0,30 $\pm$ 0,03a
Hojas senescentes (g/pl)	0,11 $\pm$ 0,02a	0,32 $\pm$ 0,04b	0,31 $\pm$ 0,06a	0,16 $\pm$ 0,04b	0,25 $\pm$ 0,04a	-	-	-
Hojas muertas (g/pl)	0,01 $\pm$ 0,01a	0,09 $\pm$ 0,01b	0,26 $\pm$ 0,05a	0,34 $\pm$ 0,07a	0,79 $\pm$ 0,16b	2,17 $\pm$ 0,20a	2,11 $\pm$ 0,09a	3,30 $\pm$ 0,19b
Tallos (g/pl)	-	-	6,85 $\pm$ 0,28a	4,93 $\pm$ 0,29b	5,91 $\pm$ 0,36a	6,33 $\pm$ 0,39a	7,20 $\pm$ 0,38a	3,82 $\pm$ 0,37b
Biomasa reproductiva (g/pl)	-	-	2,60 $\pm$ 0,10a	1,61 $\pm$ 0,12b	2,00 $\pm$ 0,13c	13,6 $\pm$ 0,26a	13,64 $\pm$ 0,67	9,43 $\pm$ 0,67b
Cebada								
Hojas verdes (g/pl)	3,52 $\pm$ 0,32a	2,49 $\pm$ 0,20b	4,80 $\pm$ 0,09a	4,73 $\pm$ 0,29a	2,48 $\pm$ 0,40b	1,11 $\pm$ 0,18a	0,98 $\pm$ 0,19a	0,74 $\pm$ 0,12a
Hojas senescentes (g/pl)	0,07 $\pm$ 0,02a	0,23 $\pm$ 0,03b	0,17 $\pm$ 0,06a	0,28 $\pm$ 0,07a	0,60 $\pm$ 0,12b	-	0,43 $\pm$ 0,13	-
Hojas muertas (g/pl)	-	0,07 $\pm$ 0,01	0,19 $\pm$ 0,03a	0,24 $\pm$ 0,03a	1,28 $\pm$ 0,29b	4,60 $\pm$ 0,23a	4,44 $\pm$ 0,17a	4,01 $\pm$ 0,47a
Tallos (g/pl)	-	-	5,27 $\pm$ 0,65a	2,59 $\pm$ 0,31b	4,52 $\pm$ 0,39a	7,84 $\pm$ 0,59a	8,02 $\pm$ 0,45a	2,25 $\pm$ 0,31b
Biomasa reproductiva (g/pl)	-	-	1,30 $\pm$ 0,36a	0,24 $\pm$ 0,06b	1,18 $\pm$ 0,17a	16,4 $\pm$ 0,57a	15,0 $\pm$ 0,83a	3,47 $\pm$ 0,85b
Canola								
Hojas verdes (g/pl)	1,33 $\pm$ 0,10a	0,93 $\pm$ 0,10b	0,98 $\pm$ 0,05a	1,10 $\pm$ 0,16a	0,08 $\pm$ 0,04b	0,08 $\pm$ 0,03a	0,02 $\pm$ 0,02a	0,08 $\pm$ 0,02a
Hojas senescentes (g/pl)	0,09 $\pm$ 0,04a	0,61 $\pm$ 0,15b	0,23 $\pm$ 0,09a	0,09 $\pm$ 0,05a	-	-	-	-
Hojas muertas (g/pl)	0,03 $\pm$ 0,03a	0,13 $\pm$ 0,06a	-	0,11 $\pm$ 0,05a	0,11 $\pm$ 0,07a	-	0,19 $\pm$ 0,05	-
Tallos (g/pl)	1,67 $\pm$ 0,16a	1,07 $\pm$ 0,12b	3,29 $\pm$ 0,25a	1,80 $\pm$ 0,10b	3,15 $\pm$ 0,16a	4,58 $\pm$ 0,20a	3,36 $\pm$ 0,30b	3,38 $\pm$ 0,18b
Biomasa reproductiva (g/pl)	-	-	6,14 $\pm$ 0,39a	1,66 $\pm$ 0,09b	4,07 $\pm$ 0,30c	14,6 $\pm$ 0,37a	12,54 $\pm$ 0,61	6,98 $\pm$ 1,48c
Arveja								
Hojas verdes (g/pl)	0,39 $\pm$ 0,08a	0,26 $\pm$ 0,07a	1,46 $\pm$ 0,13a	-	0,13 $\pm$ 0,03b	0,10 $\pm$ 0,06	-	-
Hojas senescentes (g/pl)	0,01 $\pm$ 0,01a	0,06 $\pm$ 0,03a	-	0,17 $\pm$ 0,05a	0,57 $\pm$ 0,13b	-	-	-
Hojas muertas (g/pl)	-	-	-	-	-	0,85 $\pm$ 0,15a	0,87 $\pm$ 0,10a	0,56 $\pm$ 0,12a
Tallos (g/pl)	0,80 $\pm$ 0,09a	0,93 $\pm$ 0,19a	5,75 $\pm$ 0,59a	0,56 $\pm$ 0,14b	2,66 $\pm$ 0,54c	3,52 $\pm$ 0,51a	0,69 $\pm$ 0,06b	2,36 $\pm$ 0,48a
Biomasa reproductiva (g/pl)	-	-	1,78 $\pm$ 0,14a	-	1,00 $\pm$ 0,27b	9,19 $\pm$ 1,60a	0,42 $\pm$ 0,20b	1,25 $\pm$ 0,35b

En cebada, las raíces de las plantas anegadas temprano se localizaron principalmente en superficie (estrato 0-15 cm, alcanzando el 46% de los controles) y sólo se detectaron pocas raíces en las capas más profundas al finalizar el período de estrés (Fig. 3.3 B; Cuadro A3.3 del Anexo). A su vez, el anegamiento temprano llevó a una

disminución en el peso seco de hojas verdes, alcanzando el 71% de los controles, y un aumento de 3,3 veces con respecto a los controles en el peso seco de hojas muertas (Cuadro A3.1 y Cuadro A3.2 del Anexo). Luego de tres semanas de recuperación, el sistema radical de plantas previamente anegadas temprano pudo restablecerse a valores control, presentando incluso un aumento del 56% sobre los controles en el estrato 0-15 cm, con una recuperación parcial en las capas más profundas (Fig. 3.3 F). Asimismo, se observó que estas plantas redujeron su biomasa reproductiva (espigas en desarrollo) y de tallos al 19% y 49% de los controles (Cuadro 3.1). Por otra parte, las plantas anegadas tardíamente mostraron reducciones de raíces en los estratos más profundos, representando sólo el 27% de los controles para el estrato 30-45 cm al finalizar el período de estrés. Adicionalmente, el estrés tardío trajo aparejado que el peso seco de hojas verdes se redujera a la mitad de los controles, con un peso seco de hojas senescentes y muertas de 3,5 y 6,7 veces mayor que los controles (respectivamente) al finalizar el período de estrés (Cuadro 3.1). A madurez, las plantas sujetas a anegamiento temprano alcanzaron un 64% de los controles para el estrato superficial (0-15 cm), siendo similar peso seco entre tratamientos para el resto de los estratos (Fig. 3.3 J). Asimismo, estas plantas alcanzaron valores similares a los controles en los compartimentos de parte aérea en general (Fig. 3.3 B), con un mayor peso seco de hojas senescentes que los controles (Cuadro 3.1). El anegamiento tardío tuvo un mayor impacto sobre el sistema radical, con el estrato 0-15 cm alcanzando sólo el 14% de los controles, sumado a la ausencia de raíces en el resto de los estratos de mayor profundidad (Fig. 3.3 J). Adicionalmente, en el anegamiento tardío se observó una caída importante tanto en el peso seco de tallos como en la parte reproductiva (espigas), alcanzando sólo el 29% y 21% de los controles (respectivamente) a madurez (Cuadro 3.1). La partición a grano se redujo al 85% de los controles sólo con el anegamiento tardío (Cuadro 3.2).

Cuadro 3.2. Índice de partición a grano (g grano/g planta) de plantas control, anegadas temprano (W1 temprano) y tardíamente (W1 tardío) de trigo, cebada, canola y arveja. Las diferentes letras indican diferencias significativas para tratamientos dentro de cada especie ($P = 0,05$). Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 6 réplicas.

Índice de partición a grano			
	Control	W1 temprano	W1 tardío
<i>Trigo</i>	0,41 $\pm$ 0,01 a	0,34 $\pm$ 0,01 b	0,40 $\pm$ 0,01 a
<i>Cebada</i>	0,34 $\pm$ 0,01 a	0,31 $\pm$ 0,01 ab	0,29 $\pm$ 0,02 b
<i>Canola</i>	0,30 $\pm$ 0,01 a	0,28 $\pm$ 0,01 b	0,12 $\pm$ 0,01 c
<i>Arveja</i>	0,53 $\pm$ 0,02 a	0,19 $\pm$ 0,08 b	0,24 $\pm$ 0,02 b

Las raíces de las plantas de canola tuvieron menor peso debido al anegamiento temprano, con reducciones importantes en los estratos de 0-15 y 15-30 cm (alcanzando el 33% y 8% de los controles; Fig. 3.3 C; Cuadro A3.3 del Anexo). Asimismo, el peso seco de hojas verdes y tallos también se vio reducido al 70% y 64% de los controles, con el peso de hojas senescentes y muertas elevado 6,8 y 4,3 veces más que los controles, respectivamente (Cuadro A3.1 y Cuadro A3.2 del Anexo). En lo que respecta al anegamiento tardío, esta especie mostró un deterioro generalizado del sistema radical al finalizar el período de estrés (Fig. 3.3 G). En simultáneo, se observaron disminuciones en el peso seco de la parte reproductiva (silicuas en formación) y de hojas verdes, alcanzando el 66% y 8% de los controles (Cuadro 3.1). A madurez, las plantas anegadas tempranamente en su ciclo mostraron un sistema radical localizado principalmente en el estrato 0-15 cm (siendo del 54% de los controles; Fig. 3.3 K). Además, estas plantas registraron cambios en el peso seco de la parte reproductiva (silicuas) y de tallos, representando el 86% y 73% de los controles (Cuadro 3.1). Por su parte, el anegamiento tardío repercutió en los estratos profundos del sistema radical (>30 cm), donde no fueron detectadas raíces cuando las plantas fueron evaluadas a madurez (Fig. 3.3 K). Además, las plantas sufrieron reducciones

en el peso de tallos y silicuas, que resultaron ser del 74% y 48% de los controles (Cuadro 3.1). La partición a grano se redujo al 40% de los controles en plantas anegadas tardíamente (Cuadro 3.2).

Arveja resultó muy afectada por el anegamiento temprano, con reducciones notables en la biomasa del sistema radical (Fig. 3.3 D; Cuadro A3.3 del Anexo). A diferencia de lo observado en las otras especies analizadas, en arveja el mayor impacto sobre las raíces se dio principalmente sobre el estrato superficial (0-15 cm), donde el peso de las raíces de las plantas estresadas representó el 57% de los controles (Fig. 3.3 D). A pesar de no haberse observado diferencias en el peso de los órganos de la parte aérea al finalizar el anegamiento, poco tiempo después las plantas entraron en senescencia y dejaron de producir hojas verdes (Cuadro 3.1). Por otro lado, el anegamiento tardío llevó a un estrato radical de 0-15 cm equivalente al 54% de los controles, prácticamente sin presencia de raíces en los estratos más profundos (Fig. 3.3 H). Estas plantas mostraron reducciones en el peso de hojas verdes, tallos y vainas (siendo del 9%, 46% y 56% de los controles; Cuadro 3.1) cuando se evaluaron al final del estrés, entrando rápidamente en senescencia luego, similar a lo ocurrido en plantas anegadas tempranamente. A madurez, el sistema radical no se recuperó en ninguno de los tratamientos de anegamiento, lo que se reflejó una reducción extrema de biomasa radical en todos los estratos (Fig. 3.3 L). De manera similar, el peso de las vainas fue el componente más afectado, siendo el 9% de los controles, en promedio para los dos tratamientos (Cuadro 3.1). Por último, también se afectó negativamente la partición hacia grano, representando sólo el 41% de los controles (Cuadro 3.2).

3.4) Discusión

Estos resultados enfatizan las diferencias en la tolerancia al anegamiento temprano y tardío de los cuatro cultivos invernales comentadas en el capítulo II haciendo hincapié en los cambios provocados sobre los componentes numéricos del rendimiento y la morfología de las plantas. En primer lugar, trigo fue la especie más tolerante en términos de rendimiento por planta bajo anegamiento, lo que estuvo en línea con un sistema radical, número de macollos y el peso de los componentes aéreos menos afectados en comparación con el resto de las especies estudiadas. Cebada y canola presentaron respuestas contrastantes en cuanto al impacto del anegamiento según el momento en que este ocurriera, con una penalización mayor ante una inundación tardía. Esto se relacionaría con la cercanía temporal con el momento de definición de rendimiento, sumado a una mayor demanda atmosférica (i.e. DPV_{aire}) dadas las temperaturas más altas en etapas avanzadas del ciclo de estos cultivos invernales. En sintonía, las plantas de cebada y canola que fueron anegadas tardíamente rindieron sustancialmente menos (26-32% de los controles) respecto de las que se expusieron a una inundación temprana (79-85% de los controles). Por último, arveja fue la especie con mayor penalización en el rendimiento tanto en anegamientos temprano o tardío, alcanzando en promedio sólo el 6% de los controles en producción de grano por planta, sumado a la incapacidad de recuperarse del estrés con una senescencia prematura. A continuación, se describe el comportamiento de cada uno de los cultivos estudiados, en un orden descendente de tolerancia al anegamiento.

3.4.1) Trigo

El anegamiento temprano trajo aparejado reducciones en el rendimiento por planta dado el menor número de granos por espiga, que no llegó a ser compensado por el aumento en el número de espigas ni por el mayor peso de grano. En concordancia, de San Celedonio et al. (2014a) encontraron que plantas anegadas en macollaje por 15 días alcanzaron el 80% en el

grano producido, estando las pérdidas relacionadas con un menor número de granos por espiga y cambios en la partición a grano. Tras un anegamiento temprano, se pueden esperar disminuciones en el número de macollos (Herzog et al. 2016); por ejemplo, el número de macollos alcanzado en plantas de 3 hojas que se anegaron por 17 días alcanzó el 70% de los controles (Huang et al., 1994). En el mismo sentido, Arduini et al. (2016) observaron que plantas de trigo con 3 hojas expandidas anegadas por 20 días redujeron la tasa de producción de macollos. Sin embargo, los resultados de este capítulo muestran que el número de macollos por planta se mantuvo similar al de los controles, en concordancia con lo registrado en plantas de 22 DDS anegadas tras 14 días de anegamiento, que no presentaron diferencias con los controles a madurez (Robertson et al., 2009). Al finalizar el anegamiento temprano, las plantas tuvieron menor peso de hojas verdes y el peso de hojas senescentes se triplicó; mientras que luego de 20 días de recuperación, este patrón logró invertirse, con las plantas teniendo más hojas verdes y menor senescencia respecto de los controles, aunque con una reducción de peso seco de tallos y espigas en formación. Esto último podría estar relacionado con un retraso en la fenología de las plantas provocado por el anegamiento en etapas vegetativas, como se describió en de San Celedonio et al. (2014a) y en Watson et al. (1976). Además, el peso seco de raíces se redujo al finalizar el anegamiento temprano, siendo los estratos profundos los más afectados. Concordantemente, otras evidencias mostraron que plantas de 3 hojas anegadas por 17 días alcanzaron la mitad del peso de raíces que los controles, junto a un 88% de los controles en cuanto al largo (Huang et al., 1994). Asimismo, Robertson et al. (2009) observaron que plantas de 22 DDS anegadas por 14 días generaron sólo el 30% y 52% de los controles en el peso seco de raíces y en el largo de profundización, respectivamente; sin poder recuperarse luego de 14 días post-anegamiento. En contraposición, los resultados de este

capítulo muestran que el sistema radical pudo restablecerse por completo en términos de peso seco, luego de 20 días de recuperación, probablemente relacionado a diferencias en el momento de anegamiento o del genotipo usado en Robertson et al. (2009).

El anegamiento tardío generó reducciones más marcadas que el temprano en el rendimiento por planta, debido a un menor número de granos por espiga (alcanzando el 71% de los controles en la producción de grano). Este tipo de respuesta coincide en magnitud con lo hallado por de San Celedonio et al. (2014a) con un anegamiento en pre-antesis y coincide en el componente numérico afectado en línea con lo reportado por Marti et al. (2015), en donde se anegaron plantas por 16 días alrededor de antesis, encontrándose una disminución en el número de grano. Por otro lado, Li et al. (2011) registraron que trigos anegados por 7 días desde antesis alcanzaron el 77% de los controles en rendimiento, pero las pérdidas se debieron a un menor peso de granos y no a reducciones en el número de granos; probablemente vinculado al hecho de que pre-antesis es el período más importante en la determinación del rendimiento en trigo (de San Celedonio et al., 2014a). Al final del anegamiento tardío, el peso de las hojas secas triplicó a los controles y el peso de las espigas en desarrollo se redujo, presumiblemente relacionado con la senescencia temprana. A madurez, el elevado peso de hojas muertas continuó, sumado a un menor peso de tallos y de espigas. Asimismo, este estrés llevó a reducciones en el peso de las raíces, afectándose los estratos profundos y sin capacidad de recuperación a madurez, coincidiendo con un 30% menos de peso de raíces en línea con lo observado por de San Celedonio et al. (2017).

En síntesis, trigo fue capaz de sobrellevar 14 días de anegamiento cuando este evento ocurrió en etapas tempranas (i.e. relacionado con un anegamiento de invierno) donde las plantas mostraron habilidad (y tuvieron tiempo) de recuperarse del estrés,

alcanzando 86% de los controles en rendimiento. El anegamiento tardío acarrió un impacto mayor sobre las plantas, alcanzando el 71% de los controles en grano, lo cual puede considerarse aceptable comparado con los otros cultivos de esta tesis anegados tardíamente (i.e. relacionado con un anegamiento de primavera). La tasa de senescencia acelerada junto a un menor período de tiempo para recuperarse del estrés tardío podría relacionarse con mayores reducciones en el rendimiento.

3.4.2) Cebada

Las plantas de cebada anegadas tempranamente mostraron reducciones del 15% en la producción de grano relacionado a un menor peso de grano, manteniéndose el número de espigas y de granos por espiga similares a los controles. A diferencia de los resultados encontrados en esta tesis, Masoni et al. (2016) observaron que las reducciones en el número de granos por espiga fue el componente más afectado (con caídas del 10%) en el rendimiento de plantas de 3 y 4 hojas anegadas por 16 días. A pesar de que en el experimento conducido en esta tesis el anegamiento temprano indujo la producción de macollos al poco tiempo de finalizar el estrés, reflejando un aparente retraso fenológico (como en trigo); la alta mortalidad de estos llevó a tener menores valores que los controles a madurez. De manera similar, un anegamiento de 42 días promovió el macollaje en plantas inundadas a los 14 DDS, aunque no todos los macollos sobrevivieron y produjeron granos a madurez (Watson et al., 1976). Es interesante notar que, aunque las plantas anegadas tempranamente tuvieron menos macollos que los controles cuando se las evaluó a madurez, la proporción de macollos fértiles se incrementó, de manera tal que quedó equiparado el número de espigas por planta con los controles (ver Masoni et al., 2016). A pesar de que las plantas tuvieron menor peso de hojas verdes y triplicaron el peso de hojas senescentes al

final del anegamiento temprano; estos parámetros lograron restablecerse a los controles durante las primeras semanas de recuperación. Gill et al. (2017) observaron que plántulas de 10 días que fueron anegadas por 28 días alcanzaron un peso seco del vástago del 55% de los controles; consistente con plántulas de 14 días anegadas por 21 días que generaron un 37% de los controles para la misma variable (Broughton et al., 2015). Estos reportes difieren con los resultados de esta tesis en donde no se encontraron diferencias en el peso seco del vástago, pero son difícilmente comparables dadas las diferencias en la edad de las plantas al anegarse y en la duración del anegamiento. Por otro lado, el peso seco del sistema radical se redujo durante el anegamiento, reflejado en una disminución generalizada en los estratos radicales, lo que representó en total sólo el 32% del peso seco de raíces de los controles. De todos modos, la biomasa de raíces logró restablecerse en todos los estratos cuando se evaluaron pocas semanas después, lo que demuestra una alta capacidad de recuperación de cebada tras un anegamiento temprano. En esta línea, de San Celedonio et al. (2017), observaron en plantas anegadas en macollaje por 15 días que el peso seco de raíces había sido sólo de 20%, para luego alcanzar el 60% de los controles en antesis tras un período de recuperación. Asimismo, Pang et al. (2004) mostraron que, al finalizar un anegamiento de 3 semanas en plantas de 3 y 4 hojas, uno de los seis genotipos utilizados (DYSYH, una variedad local china) había generado sólo el 50% de los controles en el peso seco de raíces; para luego alcanzar un 40% más que los controles en esta variable tras una recuperación de 2 semanas.

El anegamiento tardío en cebada trajo reducciones en el rendimiento por planta que fueron sustancialmente más importantes respecto del anegamiento temprano, vinculado a reducciones tanto en el número de espigas como en el peso de grano; contrastando con trigo en donde el número de granos por espiga fue el componente principal que afectó el

rendimiento. La caída en el número de espigas estuvo vinculada a reducciones en el número de macollos en madurez, especialmente los macollos fértiles; lo cual también afectó al índice de partición a grano. Sosteniendo la idea de que el número de espigas influencia fuertemente la producción de grano en cebada; de San Celedonio et al. (2014a) encontraron que las plantas anegadas por 15 días en pre-antesis alcanzaron sólo el 20% de los controles en rendimiento, relacionado con un menor número de espigas y peso de grano, y un índice de partición del 45% de los controles. En línea con lo anterior, el anegamiento tardío redujo el peso de hojas verdes a la mitad de los controles e incrementó el peso de hojas senescentes y muertas. Además, el peso de los tallos fue fuertemente reducido, lo que podría relacionarse con el menor número de macollos. De San Celedonio et al. (2014a) observaron que las plantas de cebada anegadas habían generado sólo el 40% de los controles en el peso del vástago, lo que resulta consistente con este experimento. Asimismo, el sistema radical se redujo al final del anegamiento tardío, especialmente en los estratos más profundos, sin capacidad de recuperación a madurez (alcanzando sólo el 7% de los controles). Considerando el hecho de que no se detectó presencia radical a profundidades mayores a los 15 cm, podría incrementarse el riesgo de vuelco por pérdida de anclaje al suelo (Loades et al., 2013).

Para sintetizar, cebada presentó un alto contraste entre momentos de anegamiento para el rendimiento y respuestas de peso seco por planta. Tras un anegamiento temprano, esta especie pudo generar un número de macollos similar a los controles (pero con menor peso de grano), llevando a una brecha del 15% en el rendimiento con los controles. Sin embargo, con un anegamiento tardío se registraron pérdidas del 68% en el rendimiento, relacionado a una fuerte caída en el número de espigas por planta. Es por esto, que cebada podría resultar factible de cultivarse en áreas proclives a sufrir de algún grado de

anegamiento en época invernal, coincidiendo con etapas tempranas del cultivo, pero no sería apropiada de cultivar con anegamientos ocurriendo en etapas tardías del ciclo (anegamiento primaveral).

3.4.3) Canola

El anegamiento temprano de canola determinó una reducción del 21% en el rendimiento, relacionado con una caída en el número de granos por silicua que no pudo ser compensada incluso a través del mayor número de silicuas logradas respecto a los controles. De acuerdo con lo anterior, Zhou et al. (1997) observaron reducciones similares en plantas anegadas por 30 días desde los 55 DDS, a excepción de que el componente numérico que estaba afectando el rendimiento fue el número de silicuas por planta, relacionado con una disminución en las ramificaciones primarias. El impacto diferencial en los componentes de rendimiento que hubo entre ese estudio y el experimento asociado a este capítulo probablemente tenga relación con la mayor duración de anegamiento, el momento de aplicación del estrés y el genotipo usado. Consistentemente con lo observado, Cannell y Belford (1980) no encontraron diferencias en la capacidad de ramificar luego de 10 días de anegamiento en plantas de 4,5 hojas. La sensibilidad de la canola al anegamiento se vio reflejada también la disminución del peso seco de hojas verdes, junto a un peso de hojas senescentes sextuplicado respecto de los controles al final de anegamiento temprano. Leul y Zhou (1998) observaron que plantas de 5 hojas inundadas por 21 días mostraron un peso seco de vástago del 79% de los controles; contrastando con los datos de este experimento, en donde no se afectó el peso seco de vástago, probablemente por estar las plantas sujetas a un anegamiento más corto. Durante la primera semana de recuperación, se pudo restablecer el peso seco de hojas verdes; sin embargo, se encontraron reducciones en el peso de tallos y

en silicuas (en formación), lo que indicaría un retraso en la fenología, tal como sucedió en trigo. Las plantas mostraron un sistema radical muy reducido (representando sólo el 18% del peso seco de los controles), donde no solamente se afectaron los estratos superficiales, sino que no se detectó presencia de raíces en las capas más profundas del sustrato. Tras pocas semanas de recuperación, el impacto sobre las raíces logró revertirse de manera parcial, comportamiento que se sostuvo durante todo el ciclo. Respecto de lo anterior, sólo es posible hacer comparaciones a nivel de peso seco radical por planta, pero no por cada estrato vertical, ya que no se encontraron estudios de anegamiento que hayan abarcado este tipo de aproximaciones en esta especie. Respecto de la parte aérea, similarmente a lo ocurrido en este experimento, Leul y Zhou (1998) registraron que plantas de 5 hojas anegadas por 21 días redujeron el peso de su sistema radical a la mitad; seguido de una recuperación parcial con las plantas alcanzando el 87% de los controles para comienzo de floración.

Se observó un gran contraste en el efecto del anegamiento temprano y tardío sobre el rendimiento por planta y sus componentes, además de las respuestas de peso seco, como también se discutió para cebada. De esta manera, el anegamiento tardío llevó a reducciones del 74% sobre la producción de grano, relacionado a un menor número de granos por silicua, lo que superó incluso al aumento de silicuas por planta, similar a lo observado con el anegamiento temprano pero en mayor magnitud. Además, las reducciones en el peso de grano, junto a una caída en el índice de partición a grano, contribuyeron al menor rendimiento por planta de manera similar a lo encontrado por Gutiérrez Boem et al. (1996). En dicho trabajo, se informó que plantas anegadas por 14 días durante el llenado de grano alcanzaron un 65% de los controles en términos de rendimiento. Este menor impacto sobre rendimiento, comparado con este experimento, podría deberse a diferencias en los

genotipos usados entre estudios o también con el hecho de que el número de granos por silicua podría ya haber estado determinado cuando ocurrió el anegamiento. Por otro lado, plantas anegadas por 14 días en botón floral (pre-antesis) mostraron un rendimiento por planta del 82% de los controles, relacionado a un menor peso de grano, lo que estuvo acompañado de una tendencia a tener un mayor número de silicuas por planta (Wollmer et al., 2018a), coincidiendo con este experimento. En línea con lo anterior, esta especie mostró una gran capacidad de ramificar luego de terminado el anegamiento, factor que pudo haber contribuido al aumento en el número de silicuas. Al final del anegamiento se observaron reducciones importantes en las hojas verdes y en la biomasa reproductiva (silicuas en desarrollo, similar a lo informado por Wollmer et al. (2018a). Gutiérrez Boem et al. (1996) observaron un peso de vástago a madurez del 80% de los controles, teniendo un menor un impacto que en el experimento de este capítulo (donde se alcanzó el 54% de los controles), probablemente debido a una mayor susceptibilidad del momento de anegamiento y/o del genotipo usado. El sistema radical presentó una reducción generalizada de su peso seco, sin encontrarse presencia de raíces en el estrato más profundo (45-66 cm) y sin la posibilidad de recuperarse a madurez.

En conclusión, canola mostró respuestas contrastantes entre momentos de anegamiento; donde la diferencia principal radica en la habilidad (o no) de recuperarse frente al estrés. Las plantas anegadas temprano alcanzaron un rendimiento del 79% de los controles, comparado con sólo el 26% logrado por las anegadas tardíamente. Es por esto, que sería recomendable plantear la siembra de esta especie en áreas con riesgo moderado de anegamiento invernal, coincidiendo con etapas tempranas de la especie, en donde las plantas tendrían tiempo suficiente de recuperación hasta madurez, sufriendo así una penalidad moderada de rendimiento.

3.4.4) Arveja

A diferencia de lo ocurrido con el resto de las especies, bajo anegamiento temprano el rendimiento alcanzado por planta fue sólo del 4% de los controles, relacionado con bajas en el número de vainas por planta, granos por vaina y disminuciones en el índice de partición a grano. En línea con lo anterior, con este estrés también se redujo el número de ramificaciones primarias, parámetro que continuó así hasta madurez. La alta sensibilidad al anegamiento presentada por esta especie fue reportada en estudios pioneros por Jackson (1979) en donde las plantas de 1 hoja anegadas por 4 días alcanzaron solamente el 4% de los controles en rendimiento. Asimismo, una inundación de 5 días en plantas de 53 DDS llevó a una producción de grano por planta equivalente al 8% de los controles, nuevamente relacionado con reducciones en el número de vainas y de granos por vaina (Cannell et al., 1979). Durante las primeras semanas de recuperación, se observó ausencia de hojas verdes y de biomasa reproductiva, sumado a una marcada reducción del peso de los tallos y un mayor peso de hojas senescentes (como en Jackson, 1979); diferencias que se mantuvieron hasta madurez. Cannell et al. (1979) observaron reducciones significativas para peso seco del vástago evaluado a madurez, con las plantas alcanzando el 11% de los controles para esta variable; siendo coherente con el 8% alcanzado en este experimento. La alta sensibilidad de arveja se vio reflejada también en las raíces, las cuales alcanzaron sólo el 37% de los controles luego del anegamiento temprano. A diferencia de lo que ocurrió en las otras especies, en arveja se redujeron incluso hasta las raíces del estrato superficial. Comparativamente, sólo hay disponibles estudios que abarquen esta variable en plántulas y plantas jóvenes, siendo así mínima la posibilidad de comparar con los resultados de este experimento. A modo de ejemplo, Przywara y Stepniowski (1999) observaron que plántulas

de 8 días anegadas por 12 días mostraron el 44% de los controles en la profundidad de exploración radical. Por otro lado, Solaiman et al. (2007) reportaron que 7 días de anegamiento en plantas de 35 DDS conllevaron a un peso seco de raíces del 16% de los controles cuando las plantas se evaluaron tras 14 días de recuperación, con una profundidad de exploración reducida a la mitad de los controles.

El anegamiento tardío generó reducciones similares en el rendimiento por planta que el estrés temprano, principalmente relacionado al menor número de vainas por planta y de granos por vaina, junto a una disminución en el peso de grano y de capacidad de ramificación. También se registraron reducciones comparables (altas) en plantas anegadas por 5 días al comienzo de floración, alcanzando el 40% de los controles en el rendimiento, vinculado con menor número de vainas y de peso de grano (Pampana et al., 2016). La baja tolerancia de esta especie frente al anegamiento se evidenció también en las reducciones importantes en peso de hojas verdes y biomasa reproductiva, siendo incapaces de recuperarse para madurez. De acuerdo con lo observado en este experimento, Cannell et al. (1979) también registraron senescencia foliar generalizada en plantas anegadas por 5 días en floración, junto a una producción de grano de sólo el 25% de los controles. Similar a lo ocurrido con una inundación temprana, el sistema radical fue gravemente afectado al final del tratamiento tardío de manera generalizada, sin habilidad para recuperarse hacia madurez. Respecto de lo anterior, Pampana et al. (2016) observaron que las plantas sólo habían alcanzado el 33% de los controles en el largo de raíces, y Cannell et al. (1979) registraron un peso radical del 20% de los controles a madurez.

A modo de resumen, arveja sufrió grandes pérdidas de rendimiento por planta en ambos anegamientos, no sólo debido al pobre desempeño durante el anegamiento, sino también por la incapacidad de recuperación luego de cesado el estrés. De esta manera, el

cultivo de arveja, al menos con respecto del genotipo probado en esta tesis, debería evitarse en áreas con chances de experimentar excesos hídricos en cualquier etapa fenológica del ciclo de la especie.

3.5) Conclusiones

Las especies estudiadas difirieron en las respuestas del rendimiento por planta dependiendo del momento de anegamiento. En el caso de trigo, la especie más tolerante, alcanzó el 86% y 71% de los controles en la producción de grano con anegamiento temprano y tardío, siendo el número de granos por espiga la principal causa de reducción de rendimiento por planta. Las plantas de cebada mostraron respuestas contrastantes en el rendimiento dependiendo del momento de ocurrencia del anegamiento; con el anegamiento temprano llevando a rendimientos del 85% de los controles, mientras que las plantas anegadas tardíamente alcanzaron sólo el 32% de los controles, vinculado a disminuciones en las espigas por planta. De manera similar, canola también mostró fuertes diferencias entre los tratamientos de anegamiento y su repercusión sobre el rendimiento por planta, alcanzando el 79% de los controles en el caso de anegamiento temprano y sólo el 26% de los controles con anegamiento tardío, siendo la última resultado de una disminución en los granos por silicua. Arveja resultó la especie más sensible, siendo incapaz de recuperarse de los estreses. Es por eso, que las plantas produjeron grano representando en promedio un 6% de los controles, debido mayoritariamente a reducciones en el número de vainas y de granos por vaina. En conclusión, para los genotipos empleados en este capítulo se puede decir que trigo tendría mayor chance de producir grano de manera aceptable tras un anegamiento temprano o tardío de hasta 2 semanas; cebada y canola podrían tolerar un anegamiento sin

reducir excesivamente el rendimiento si dicho estrés ocurriera en etapas tempranas, siendo susceptibles a una inundación en período reproductivo; y arveja no resultaría una especie adecuada para áreas proclives a inundarse.

Así, ya habiendo analizado e interpretado los efectos del anegamiento temprano y tardío sobre la fisiología, morfología, acumulación de biomasa aérea, radical y rendimiento a escala de planta en trigo, cebada, canola y arveja (capítulos II y III), resulta necesario analizar la correspondencia en el grado de tolerancia para las especies analizadas a escala de micro-canopeo e identificar, en ese nivel de organización superior, cuáles son los atributos que se relacionan con la tolerancia a este estrés en estos cultivos invernales. Estos aspectos se analizan y discuten en el siguiente capítulo (IV) de la tesis.

Capítulo IV

Respuestas de biomasa, rendimiento y variables ecofisiológicas determinantes a escala de micro-canopeo.

Artículo derivado de esta tesis: Ploschuk, R. A., Miralles, D. J., and Striker, G. G. (2021). Early- and late-waterlogging differentially affect the yield of wheat, barley, oilseed rape and field pea through changes in leaf area index, radiation interception and radiation use efficiency. *Journal of Agronomy and Crop Science* (accepted)

4.1) Introducción

En este capítulo se aborda el estudio del impacto del anegamiento temprano y tardío de los cultivos a escala de micro-canopeo, donde las plantas están en plena competencia simulando lo que ocurre bajo condiciones de campo. Debido a que controlar las condiciones de anegamiento a campo es dificultoso, existen relativamente pocos estudios que abarquen este estrés bajo dicho nivel de organización. Un enfoque interesante que ha permitido resolver este problema, al menos parcialmente, ha sido el uso de contenedores de gran tamaño para poder inundar los micro-canopeos, como se ha visto en estudios de perspectiva más ecológica con los denominados “mesocosmos” (ver Srivastava et al., 2004; Striker et al., 2011). Para ejemplificar respuestas a escala de canopeo, cinco semanas de anegamiento en trigo con 3-4 hojas redujeron el rendimiento un 44% (en promedio de 15 genotipos; Collaku y Harrison, 2002); mientras que un anegamiento en antesis por 11 días conllevó pérdidas del 11% (en promedio de 3 genotipos; Araki et al., 2012). En cebada, se registraron pérdidas del 36% en los rendimientos asociados a períodos de anegamiento de 6 días (en promedio para 7 genotipos; Setter y Waters, 2003). Por otro lado, se conoce que inundaciones de 30 días durante botón floral condujeron a rendimientos un 13% menores que los controles en canola, mientras que el mismo estrés en estado de plántula llevó a reducciones del 21% (Zhou y Lin, 1995). En arveja se observaron disminuciones del 30% en rendimientos de micro-canopeos anegados por 8 días en estado de 3-4 hojas (Belford et al., 1980).

A lo largo del ciclo, los cultivos de grano están condicionados por determinados factores que, en última instancia, influyen sobre el rendimiento logrado. La habilidad del cultivo para interceptar la radiación incidente (eficiencia de intercepción, e_i) está

fuertemente condicionada por el índice de área foliar (IAF), donde se requiere un cierto valor de IAF, denominado crítico, en el que se alcanza al menos el 95% de la intercepción de la radiación (Brougham, 1958). Por otro lado, la eficiencia con la que esa radiación interceptada se convierte en materia seca, la que denominamos eficiencia de uso de la radiación (EUR), está fuertemente relacionada con el funcionamiento de la maquinaria fotosintética y el mantenimiento del área foliar verde (Sinclair y Muchow, 1999). A pesar de que algunos estudios sugieren que el anegamiento puede tener un efecto negativo sobre la EUR en cultivos como trigo y soja (Bassu et al., 2011; Muchow et al., 1993), existen solamente unos pocos trabajos que analizan el efecto específico del anegamiento sobre estas variables, pero sólo están disponibles para cultivo de algodón (Bange et al., 2004; Milroy y Bange, 2013). Luego de que se establece la materia seca, el factor que más influye sobre el grano producido es el índice de cosecha, es decir, la proporción de materia seca particionada a grano (Donald y Hamblin, 1976). El objetivo de este capítulo es evaluar cómo influye el anegamiento sobre la generación de rendimiento en trigo, cebada, canola y arveja y si este efecto varía con el momento de ocurrencia del mismo. Por ello, con el fin de identificar los rasgos ecofisiológicos de tolerancia a anegamiento a nivel de cultivo en estas especies, en este capítulo se analiza la performance del IAF, e_i , EUR, la acumulación de biomasa aérea/m², el verdor foliar (SPAD) de hojas en posiciones apicales y basales en el canopeo, y el rendimiento y sus componentes. El experimento se repitió en dos años, lo cual les da solidez a los resultados presentados.

4.2) Materiales y métodos

4.2.1) Condiciones de cultivo

Se sembraron semillas de trigo (cv. AGP FAST), cebada (cv. Andreia), canola (cv. Hyola 575 CL) y arveja (cv. Viper) los días 26 de julio de 2017 y 24 de julio de 2018 en la Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina (34° 35' S, 58° 29' W), en condiciones naturales. Cada cultivo se sembró en contenedores plásticos de 1 m³ (1 x 1 x 1 m), utilizando una densidad agronómica de 275 plantas/m² en el caso de trigo y cebada y de 100 plantas/ m² para canola y arveja (ver Fig. A4.1 del Anexo). Los cultivos de trigo y cebada se sembraron en 10 surcos (con 4 cm de distancia entre plantas de un mismo surco), y canola y arveja fueron sembradas en 9 surcos (con 10 cm de distancia entre plantas de un mismo surco) por contenedor. El diseño experimental fue completamente aleatorizado con 3 réplicas (i.e. la unidad experimental era cada contenedor). En cada año se utilizaron un total de 36 contenedores (4 cultivos x 3 tratamientos x 3 réplicas).

Los tratamientos de anegamiento y control se regularon a través de una válvula esférica de 3 pulgadas que se encontraba al fondo de cada contenedor. Estos últimos fueron llenados con grava (los primeros 0,1 m) para evitar obstrucciones del orificio de la válvula con partículas de sustrato, y los 0,9 m restantes se llenaron con una mezcla 3:1 de arena y tierra de un argiudol (horizonte superficial), como sustrato. Las semillas de arveja se inocularon con *Rhizobium leguminosarum* biovar *viceae* y curadas con fungicida (Maxim XL, Syngenta® (Mefenoxam+fludioxonil)) previamente a la siembra. Se mantuvo a los micro-canopeos libres de malezas (extraídas a mano), de enfermedades y de plagas. Para ello, se aplicó Foli Mamboretá® (tebuconazole) a los 45 desde la siembra (DDS; 2017) y a los 62 DDS (2018) y D Mamboretá® (dimetoato) a los 83 DDS (2017) y a los 91 DDS (2018). Los contenedores se fertilizaron con Nitrofull Emerger® (12% N, 5% P, 15% K, 2% Mg, 8% S, 3% Ca, 0.02% Zn, 0.2% Fe, 0.02% Mn and 0.015% Bo; % por peso), para proveer a los cultivos con un nivel de nitrógeno equivalente a 200 N kg/ha. El fertilizante

se distribuyó en 3 dosis iguales de 40 g cada una (120 g total por contenedor), con la primera dosis aplicada a los 15 días de la siembra y la segunda y la tercera aplicadas al comienzo de los períodos de recuperación post-anegamiento temprano y tardío (ver subsección más adelante, de modo similar a lo realizado en el experimento a escala de planta). La aplicación de fertilizante se hizo de manera escalonada para minimizar potenciales efectos de lixiviación de nutrientes por el drenaje post-anegamiento o por el riego mismo.

4.2.2) Tratamientos

Los micro-canopeos estuvieron expuestos a tres tratamientos: (i) Control, con riego diario y drenaje libre; (ii) anegamiento temprano, siendo los micro-canopeos anegados a los 43 y 56 días desde la siembra (DDS) en 2017 y 2018, respectivamente, y coincidiendo con estadios vegetativos y (iii) anegamiento tardío, con los micro-canopeos sometidos a anegamiento en estadios reproductivos, siendo trigo y cebada anegados a los 72 y 78 DDS en 2017 y 2018, y canola y arveja a los 78 y 80 DDS en 2017 and 2018. El anegamiento tardío se inició en estado de bota en trigo y cebada, mientras que en canola se anegó con el 50% de la floración en la vara principal y en arveja con el inicio de floración (se aplicó este criterio con al menos el 50% del stand de plantas en dichos estadios). Para los tratamientos de anegamiento, la válvula situada en la parte inferior de los contenedores se cerró previamente a llenarlos con agua corriente hasta alcanzar 1-2 cm sobre el nivel del sustrato, situación que se mantuvo por 14 días. Luego de cada anegamiento, las válvulas se abrieron para permitir el drenaje del agua de inundación. Luego, los contenedores se regaron diariamente (con libre drenaje) para monitorear la recuperación de los cultivos hasta madurez.

4.2.3) Variables medidas

4.2.3.1) Condiciones ambientales

Se monitoreó la temperatura media y la humedad relativa con una estación meteorológica automática (Davis Vantage Pro2, California USA) en el sitio experimental. Asimismo, se estimó el déficit de presión parcial de vapor atmosférico DPV_{aire} usando la ecuación de Clausius-Clapeyron.

4.2.3.2) Índice de área foliar (IAF)

Se cuantificó el área foliar (m^2) escaneando las hojas verdes (i.e. con al menos el 50% del área verde) de las mismas muestras cosechadas para medir peso seco aéreo (ver subsección siguiente), usando un areafoliómetro (LI-3100, Licor Inc., Lincoln, Nebraska, USA). El IAF se calculó como el cociente entre el área foliar y la superficie cosechada. Esta variable se midió al principio de anegamiento temprano (controles), al final de anegamiento temprano (controles y anegados temprano), al principio de anegamiento tardío (controles), al final de anegamiento tardío (controles, anegados temprano y tardíamente) y a madurez (controles, anegados temprano y tardíamente).

4.2.3.3) Eficiencia de intercepción (e_i)

Se realizaron mediciones semanales de la radiación fotosintéticamente activa (PAR, 400-700 nm) entre las 11 y 13 h con un ceptómetro (Bar-Rad 50, Cavadevices, Buenos Aires, Argentina) desde el comienzo del período de anegamiento temprano hasta fin de ciclo. En cada unidad experimental se realizó una medición por encima del canopeo para cuantificar la radiación incidente. En segundo lugar, se realizaron 3 mediciones (que luego se promediaron) de la radiación que llegaba al nivel del suelo (en estadíos tempranos) o justo

por sobre el estrato de hojas senescentes para así cuantificar la radiación que no estaba interceptando el micro-canopeo verde (en estadíos tardíos). De esta forma, la fracción de radiación interceptada se calculó como: $1 - (\text{radiación en la base del micro-canopeo} / \text{radiación incidente})$.

4.2.3.4) Eficiencia en el uso de la radiación (EUR)

La eficiencia en el uso de la radiación se calculó siguiendo la siguiente ecuación (Monteith, 1977; Sinclair y Muchow, 1999):

$$\text{EUR} = \text{Materia seca acumulada} / (\int \text{radiación solar incidente} * e_i)$$

De esta manera, la EUR se calculó a partir de comparaciones entre micro-canopeos controles y anegados temprano para el período de anegamiento temprano, para un período de recuperación preliminar (post-wl temprano 1: período entre el final de anegamiento temprano y final de anegamiento tardío), y durante un período de recuperación final (post-wl temprano 2: desde el final de anegamiento tardío hasta madurez). La comparación entre las EUR de micro-canopeos controles y anegados tardíamente se analizó durante el período de anegamiento tardío, y durante un período de recuperación (post-wl tardío: desde el final de anegamiento tardío hasta madurez). Para la obtención de las EUR se utilizó la misma muestra de materia seca aérea (cuya obtención se detalla en la subsección posterior) producida para ese período específico (como la diferencia entre la materia seca final e inicial), como se indica a continuación:

Comparaciones entre controles y anegados temprano:

Wl temprano: Peso seco al final de wl temprano – peso seco al principio de wl temprano.

Post-wl temprano 1: Peso seco al final de wl tardío – peso seco al final de wl temprano.

Post-wl temprano 2: Peso seco a madurez – peso seco al final de wl tardío.

Comparaciones entre controles y anegados tardíamente:

Wl tardío: Peso seco al final de wl tardío – peso seco al principio de wl tardío.

Post-anegamiento tardío: Peso seco a madurez – peso seco al final de wl tardío.

El peso seco acumulado en cada período a su vez se dividió por la radiación solar acumulada interceptada en ese lapso a los efectos de calcular la EUR.

4.2.3.5) Verdor foliar

Se midió el verdor foliar en hojas del estrato basal (adultas) y en hojas del estrato apical (jóvenes totalmente expandidas) de los micro-canopeos con el uso de un medidor de clorofila (SPAD-502, Konica Minolta Sensing Inc., Osaka, Japón). Las mediciones se realizaron con una frecuencia semanal sobre 4 hojas del estrato basal y 4 del estrato apical en cada micro-canopeo, elegidas al azar y luego promediadas dentro de cada posición para obtener un valor representativo por cada unidad experimental. Se empleó esta variable para poder inferir el efecto de los anegamientos sobre los patrones temporales de senescencia de cada cultivo.

4.2.3.6) Materia seca aérea, rendimiento y sus componentes numéricos

Se cosecharon muestras de parte aérea (0.40 x 0.45 m) para cada cultivo, tratamiento y momento. Los tratamientos controles se cosecharon al principio y final de anegamiento

temprano y tardío, y a madurez. Los anegados temprano se cosecharon al final de anegamiento temprano, tardío y a madurez, mientras que los tratamientos anegados tardíamente se cosecharon al final de anegamiento tardío y a madurez. El material aéreo cosechado se secó en estufa a 57°C hasta peso constante y luego se calculó el peso seco aéreo/m².

A madurez se obtuvo el rendimiento por unidad de área (m²) luego de trillar 3 muestras (0.40 x 0.45 m) de cada tratamiento y de cada especie cosechada. Se cuantificaron los componentes numéricos como el número de granos/m², número de espigas (en trigo y cebada), de silicuas (en canola) y de vainas (en arveja) por m². El número de granos por espiga/silicua/vaina se calculó dividiendo el número de granos/m² por el número de espigas/silicuas/vainas por m². El número de granos se estimó a través del cociente del rendimiento/m² y el peso de 1000 granos. El peso de 1000 granos se obtuvo pesando 3 submuestras de 50 granos. El índice de cosecha (IC) se calculó a partir del cociente del rendimiento/m² y el peso seco aéreo/m².

4.2.4) Análisis estadístico

Los resultados del índice de área foliar (IAF), eficiencia de intercepción, SPAD de hojas basales y apicales y peso seco aéreo se analizaron para cada cultivo con un ANOVA de 3 vías, con los factores ‘tratamiento’, ‘año’ y ‘tiempo’ (i. e. momento de medición). Dado que la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) es una variable calculada para un período de tiempo específico, los resultados se evaluaron para cada intervalo de tiempo determinado comparando cada tratamiento de anegamiento (i.e. temprano o tardío) con su respectivo control usando un ANOVA de dos vías con los factores ‘tratamiento’ y ‘año’ para cada cultivo. De esta forma, se realizaron 3 comparaciones entre controles y anegados

temprano: durante anegamiento temprano, durante una recuperación preliminar (post-wl temprano 1) y durante la recuperación final (post-wl temprano 2). Adicionalmente, se hicieron dos comparaciones entre los controles y los tratamientos anegados tardíamente: durante el anegamiento tardío y durante la recuperación (post-wl tardío). Por último, el rendimiento, índice de cosecha (IC) y componentes numéricos (i.e. granos/m², espigas/silicuas/vainas por m², granos por espiga/silicua/vaina y peso de 1000 granos) se analizaron con un ANOVA de dos vías con los factores ‘tratamiento’ y ‘año’ para cada cultivo. A su vez, se hicieron comparaciones de los tratamientos siguiendo los ANOVA con el uso de la prueba de LSD de Fisher. Se verificó la normalidad de los datos y la homogeneidad de las varianzas previamente a los análisis estadísticos. Los análisis estadísticos se hicieron con el software Infostat (Di Rienzo et al., 2011) y los gráficos se obtuvieron usando el software GraphPad Prisma 5 para Windows (GraphPad Software, San Diego California USA, www.graphpad.com).

4.3) Resultados

4.3.1) Condiciones ambientales

En 2017 las temperaturas fueron similares entre ambos períodos de anegamiento. En 2018, las temperaturas máximas y mínimas durante el período de anegamiento temprano fueron 5 °C y 2,7 °C menores que durante el anegamiento tardío, respectivamente (Fig. 1 A, B). A su vez, la temperatura media durante el anegamiento temprano fue 1,7 °C mayor en 2018 que en 2017 (Fig. 4.1 A, B). El déficit de presión parcial de vapor atmosférico (DPV_{aire}) fue más fluctuante en 2018 que en 2017. En 2017, el mínimo DPV_{aire} (0,49 kPa) se registró a

los 8 días después de la siembra (DDS) y el máximo (1,65 kPa) fue observado a los 112 DDS.

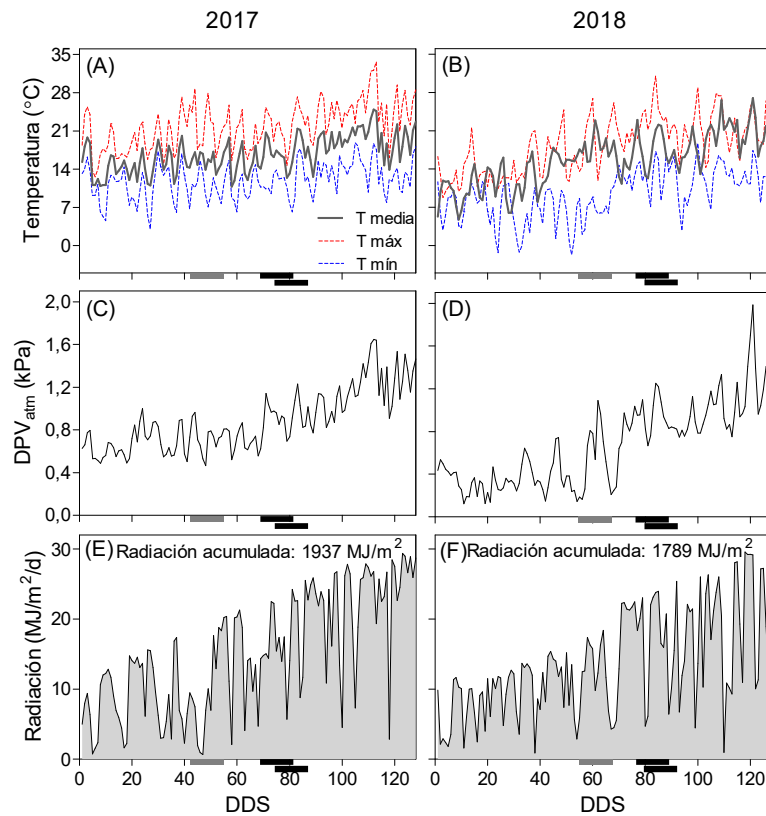


Figura 4.1. Condiciones ambientales de los experimentos en 2017 (A, C, E) y 2018 (B, D, F). (A, B) temperatura media (T_{media} , °C), máxima ($T_{máx}$, °C) y mínima ($T_{mín}$, °C); (C, D) déficit de presión parcial de vapor atmosférica (DPV_{aire} , kPa) y (E, F) radiación solar ($MJ/m^2/d$) expresada en función de los días desde la siembra (DDS). Las barras grises y negras en el eje de las abscisas representan el periodo de 14 días de anegamiento temprano (a los 43 y 56 DDS en 2017 y 2018) y tardío (a los 72/78 y 78/80 DDS en 2017 y 2018), respectivamente. El anegamiento temprano coincidió con etapas vegetativas de los cultivos: macollaje en trigo y cebada, estado de roseta con 6 hojas en canola y con 9 pares de hojas en arveja. El anegamiento tardío coincidió con etapas reproductivas de los cultivos: estado de bota en trigo y cebada, 50% de floración de la vara principal en canola y principio de floración en arveja.

En 2018, el mínimo DPV_{aire} (0,12 kPa) se observó a los 11 DDS y el máximo (1,99 kPa) se registró a los 121 DDS (Fig. 4.1 C, D). En 2018 se observaron dos picos importantes en la DPV_{aire} durante los anegamientos tardíos y tempranos, alcanzando valores de 1,09 y 1,25 kPa, respectivamente (Fig. 4.1 C, D). Si bien la radiación solar incidente acumulada total

resultó, en términos generales, bastante similar entre años, en 2017 se registró un valor ligeramente mayor (1977 MJ/m^2) que en 2018 (1789 MJ/m^2) (Fig. 4.1 E, F).

4.3.2) Índice de área foliar (IAF)

Se observó que los micro-canopeos de trigo tuvieron aproximadamente un 43% menos de IAF que los controles al finalizar el anegamiento temprano en ambos años (Fig. 4.2 A, B; no hubo interacción año x tratamiento, Cuadro 4.1). Luego de 29 y 22 días de post-anegamiento para 2017 y 2018, respectivamente, estas diferencias en IAF se redujeron al 36% y 21% de los controles, indicando una recuperación parcial para esta variable (Fig. 4.2 A, B; $P_{\text{tratamiento}} < 0,001$ en Cuadro 4.1). Los micro-canopeos anegados tardíamente mostraron un IAF 33% menor a los controles al finalizar el período de estrés en ambos años (Fig. 4.2 A, B; $P_{\text{tratamiento}} < 0,001$ en Cuadro 4.1).

Cebada presentó disminuciones del 55% y 52% en el IAF comparado a los controles al finalizar el anegamiento temprano en 2017 y 2018, respectivamente (Fig. 4.2 C, D; $P_{\text{tratamiento} \times \text{año}} < 0,01$ en Cuadro 4.1). En 2017, los micro-canopeos previamente anegados reflejaron una sobre compensación en el IAF, teniendo un 38% más que los controles luego de 35 días de recuperación (Fig. 4.2 C).

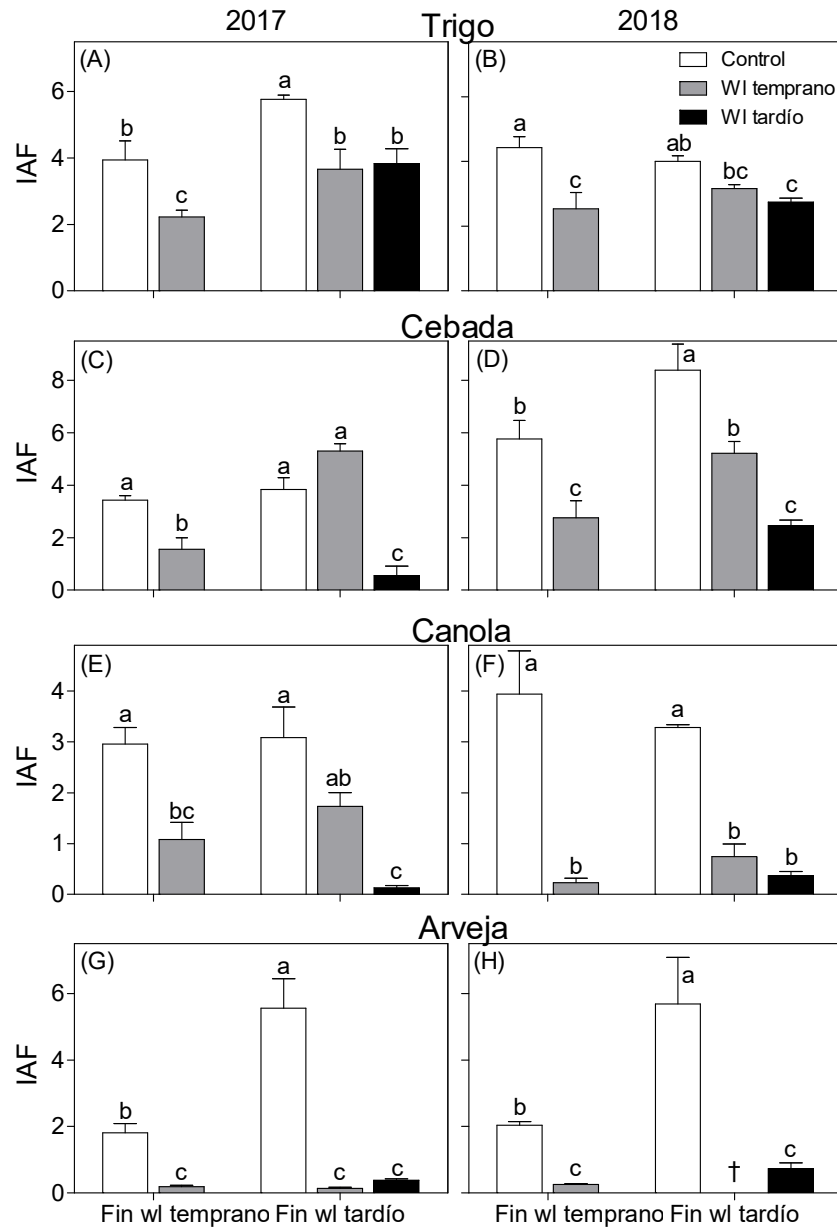


Figura 4.2. Índice de área foliar (IAF) de micro-canopeos control y anegados temprano (WI temprano) de trigo (A, B), cebada (C, D), canola (E, F) y arveja (G, H) evaluados al final de anegamiento temprano (a los 57 DDS en 2017 y 70 DDS en 2018) y IAF de micro-canopeos control, anegados temprano y tardíamente (WI tardío) evaluados al final de anegamiento tardío (a los 86/92 DDS en 2017 y 92/94 DDS en 2018). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de una misma especie y año ($P < 0,05$). La cruz en el panel (h) indica que la arveja anegada tempranamente se encontraba completamente senescente para el final de anegamiento tardío en 2018. El análisis estadístico de estos datos se encuentra en el Cuadro 4.1. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 3 réplicas.

En 2018 las diferencias entre micro-canopeos de cebada controles y anegados temprano se mantuvieron en el orden del 38% cuando se los evaluó a los 24 días post-

anegamiento (Fig. 4.2 D). Los micro-canopeos anegados tardíamente tuvieron reducciones importantes en el IAF, representando sólo el 15% y 29% de los controles en 2017 y 2018 al finalizar el período de estrés, aun habiendo registrado valores de IAF similares entre años al comienzo del período de estrés (Fig. 2 C, D; Cuadro A4.1 del Anexo).

Cuadro 4.1. Valores F para ANOVAs de tres vías del índice de área foliar (IAF), eficiencia de intercepción (e_i), verdor foliar (SPAD_{adulto}, SPAD_{joven}) y peso seco aéreo analizados para micro-canopeos de trigo, cebada, canola y arveja (factores: ‘tratamiento’ (T), niveles: control anegado temprano y tardío; ‘año’ (A), niveles: 2017 y 2018 y ‘momento de medición’ (Tiempo), niveles: 9 para e_i , SPAD_{adulto} y SPAD_{joven}, 5 para peso seco aéreo y 2 para IAF). n.s., $P > 0,05$; * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. Los grados de libertad para cada fuente de variación fueron 2 (‘tratamiento’) y 1 (‘año’). Para el factor ‘momento de medición’, los grados de libertad fueron 8 para e_i , SPAD_{adulto} y SPAD_{joven}; 4 para peso seco aéreo y 1 para IAF. Los grados de libertad para ‘error’ fueron 108 para e_i , SPAD_{adulto} y SPAD_{joven}; 60 para peso seco aéreo y 24 para IAF.

		Tratamiento	Año	Tiempo	T x A	T x Tiempo	A x Tiempo	T x A x Tiempo
Trigo	IAF	17,66***	6,57*	12,13**	1,23 n.s.	0,19 n.s.	6,30*	1,52 n.s.
	e_i	7,97***	8,68***	19,66***	5,52**	0,94 n.s.	1,23 n.s.	0,73 n.s.
	SPAD _{adulto}	26,97***	0,06 n.s.	14,29***	5,23**	3,72***	5,01***	1,86 n.s.
	SPAD _{joven}	2,52 n.s.	0,02 n.s.	45,89***	7,36***	0,62 n.s.	3,85***	0,97 n.s.
	Peso seco aéreo	36,66***	40,44***	129,36***	4,47*	2,76 n.s.	8,26***	0,35 n.s.
Cebada	IAF	27,96***	25,60***	46,76***	6,78**	0,90 n. s	0,22 n. s	1,33 n. s
	e_i	52,78***	14,33***	1,95 n.s.	7,65**	5,58**	8,40***	2,30*
	SPAD _{adulto}	50,95***	4,79*	34,19***	2,32 n.s.	7,59***	4,27***	1,21 n.s.
	SPAD _{joven}	18,89***	7,56**	21,51***	2,4 n.s.	2,99***	3,65**	0,88 n.s.
	Peso seco aéreo	3,67*	11,66**	195,84***	4,38*	16,85***	6,17***	1,85 n.s.
Canola					IAF			
	IAF	42,67***	0,87 n.s.	0,14 n.s.	3,18 n.s.	1,69 n.s.	0,46 n.s.	0,26 n.s.
	e_i	92,33***	12,15***	39,06***	15,76***	8,69***	6,68***	4,94***
	SPAD _{adulto}	7,91***	96,52***	18,04***	24,71***	26,91***	19,11***	5,6***
	SPAD _{joven}	13,34***	0,37 n.s.	32,62***	8,24***	4,57***	13,85***	2,34*
	Peso seco aéreo	1,7 n.s.	29,57***	113,96***	2,33 n.s.	9,59***	4,32**	0,17 n.s.
Arveja	IAF	50,32***	0,14 n.s.	7,55*	0,09 n.s.	21,63***	0,01 n.s.	0,01 n.s.
	e_i	293,03***	0,14 n.s.	24,24***	5,85**	18,27***	6,07***	2,29 n.s.
	SPAD _{adulto}	361,91***	29,34***	40,43***	17,91***	68,82***	25,51***	6,85***
	SPAD _{joven}	24,73***	45,73***	35,35***	7,31**	23,22***	24,71***	1,88 n.s.
	Peso seco aéreo	57,72***	2,86 n.s.	84,94***	5,14**	41,12***	20,99***	5,18**

Los micro-canopeos de canola anegados tempranamente mostraron reducciones importantes en el IAF, con pérdidas del 64% y 94% respecto de los controles en 2017 y

2018, respectivamente (Fig. 4.2 E, F; $P_{\text{tratamiento}} < 0,001$ en Cuadro 4.1). Cuando fueron evaluados luego de 29 días de post-anegamiento, los micro-canopeos previamente estresados ya no mostraron diferencias en el IAF con respecto a los controles en 2017; mientras que, en 2018, tras 22 días de recuperación se observó un IAF 77% menor a los controles (Fig. 4.2 E, F). El anegamiento tardío trajo aparejado pérdidas sustanciales para esta variable, con un IAF 96% y 89% menor a los controles en 2017 y 2018, respectivamente (Fig. 4.2 E, F; $P_{\text{tratamiento}} < 0,001$ en Cuadro 4.1).

El cultivo de arveja resultó ser el más afectado por el anegamiento, con reducciones del 88%, en promedio para ambos años, al finalizar el anegamiento temprano (Fig. 2 G, H; $P_{\text{tratamiento}} < 0,001$ en Cuadro 4.1). En 2017, la diferencia entre tratamientos (control y anegado) fue incluso mayor durante el post-anegamiento, con reducciones del 97% respecto del control (Fig. 4.2 G). El efecto del estrés temprano en 2018 fue tan extremo que llevó a una senescencia acelerada del cultivo a los 24 días post-anegamiento (Fig. 4.2 H). Por otro lado, los micro-canopeos anegados tardíamente reflejaron también reducciones sustanciales en IAF, logrando valores de tan sólo el 7% y 13% de los controles en 2017 y 2018, respectivamente (Fig. 4.2 G, H; $P_{\text{tratamiento}} < 0,001$ en Cuadro 4.1).

4.3.3) Eficiencia de intercepción de la radiación (e_i)

En trigo, la eficiencia de intercepción (e_i) se redujo un 26% luego de 10 días de anegamiento temprano, pero se recuperó por completo rápidamente a los valores del control en 2017 (Fig. 4.3 A); mientras que en 2018 no se encontraron diferencias entre tratamientos para esta variable (Fig. 4.3 B; $P_{\text{tratamiento} \times \text{año}} < 0,01$ en Cuadro 4.1). Los micro-canopeos anegados tardíamente mostraron en 2017 una e_i 17% menor que los controles luego de una semana de terminado el anegamiento, y estas diferencias se mantuvieron en ese rango hasta

madurez (Fig. 4.3 A). En 2018, la e_i del tratamiento anegado tardío fue similar al 2017 pero las diferencias con los controles aumentaron a un 33% luego de 17 días post-anegamiento (Fig. 4.3 B; $P_{\text{tratamiento} \times \text{año}} < 0,01$ en Cuadro 4.1).

En el caso de cebada, en 2017 el anegamiento temprano condujo a reducciones del 18% en la e_i respecto de los controles luego de 10 días de anegamiento, manteniéndose esta brecha luego de 6 días de recuperación; para luego reestablecerse completamente a valores control hasta madurez (Fig. 4.3 C). En 2018, los tratamientos se comportaron de manera similar durante el período de anegamiento temprano; sin embargo, los micro-canopeos mostraron reducciones del 36% en la e_i luego de 5 y 10 días post-anegamiento. Luego de ello, e_i continuó recuperándose gradualmente a valores control luego de 29 días de post-anegamiento hasta madurez (Fig. 4.3 D; $P_{\text{tratamiento} \times \text{año}} < 0,01$ en Cuadro 4.1).

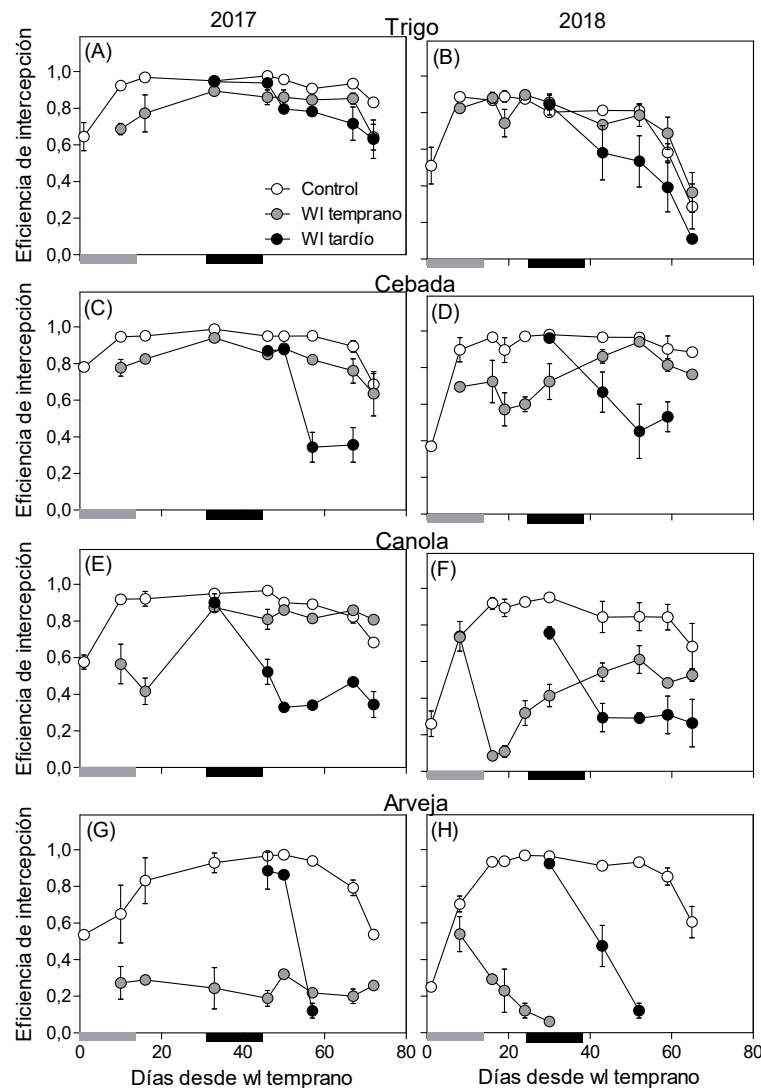


Figura 4.3. Dinámica de la eficiencia de intercepción de la radiación (e_i) de micro-canopeos control, anegados temprano (WI temprano) y anegados tardíamente (WI tardío) de trigo (A, B), cebada (C, D), canola (E, F) y arveja (G, H) en 2017 y 2018 en función de días desde anegamiento temprano. Las barras grises y negras en el eje de las abscisas representan los períodos de anegamiento temprano y tardío, respectivamente. El análisis estadístico de estos datos se encuentra en el Cuadro 4.1. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 3 réplicas.

Los micro-canopeos anegados tardíamente en 2017 mostraron una caída abrupta en la e_i durante la recuperación, con reducciones del 64% de los controles luego de 8 días post-anegamiento, diferencias que se mantuvieron hasta madurez (Fig. 4.3 C). En 2018, el anegamiento tardío condujo a reducciones del 31% y 53% con respecto a los controles a los

5 y 14 días post-anegamiento, respectivamente; sin capacidad de poder recuperarse (Fig. 4.3 D; $P_{\text{tratamiento} \times \text{año}} < 0,01$ en Cuadro 4.1).

En canola, la e_i en los micro-canopeos anegados temprano se redujo un 39% luego de 10 días de anegamiento en 2017; luego de retirado el anegamiento se observó una recuperación total en esta variable hasta madurez (Fig. 4.3 E). En 2018, el efecto del anegamiento temprano se exacerbó, con disminuciones del 91% respecto de los controles a sólo 2 días de post-anegamiento. Los valores se reestablecieron gradualmente hasta alcanzar a los controles a los 38 días post-anegamiento (Fig. 4.3 F; $P_{\text{tratamiento} \times \text{año}} < 0,001$ en Cuadro 4.1). En 2017, el anegamiento tardío redujo la e_i a la mitad de los controles tras una semana de estrés, alcanzando reducciones del 64% luego de una semana post-anegamiento y sin capacidad posterior de recuperación (Fig. 4.3 E). En 2018, los micro-canopeos anegados tardíamente mostraron diferencias del 65% con los controles a los 13 días de post-anegamiento, sin mostrar recuperación post-estrés (Fig. 4.3 F; $P_{\text{tratamiento} \times \text{año}} < 0,001$ en Cuadro 4.1).

Los micro-canopeos de arveja tuvieron reducciones del 58% en la e_i respecto de los controles tras 10 días de anegamiento temprano en 2017, sin capacidad de recuperarse luego (Fig. 4.3 G). En 2018, los micro-canopeos anegados temprano incluso senescieron luego de 24 días post-anegamiento (Fig. 4.3 H; $P_{\text{tratamiento} \times \text{año}} < 0,01$ en Cuadro 4.1). El estrés tardío conllevó a reducciones abruptas en la e_i luego de retirado el anegamiento, conduciendo a la senescencia anticipada del cultivo, lo cual se repitió en ambos años (Fig. 4.3 G, H).

4.3.4) Eficiencia en el uso de la radiación (EUR)

En trigo, los micro-canopeos anegados tempranamente mostraron EURs 23% y 36% menores a los controles en 2017 y 2018 ($P_{\text{tratamiento}} < 0,01$ en Cuadro 4.2), con posterior

recuperación al nivel de los controles una vez terminado el anegamiento en ambos años (Fig. 4.4 A, C). De modo diferente, durante el anegamiento tardío no se detectaron diferencias en EUR entre tratamientos en ninguno de los años (Fig. 4.4 B, D). Sin embargo, en la etapa post-anegamiento, se detectaron disminuciones del 36% en la EUR respecto de los controles sólo en 2018 (Fig. 4.4 D; $P_{\text{tratamiento} \times \text{año}} < 0,01$ en Cuadro 4.2).

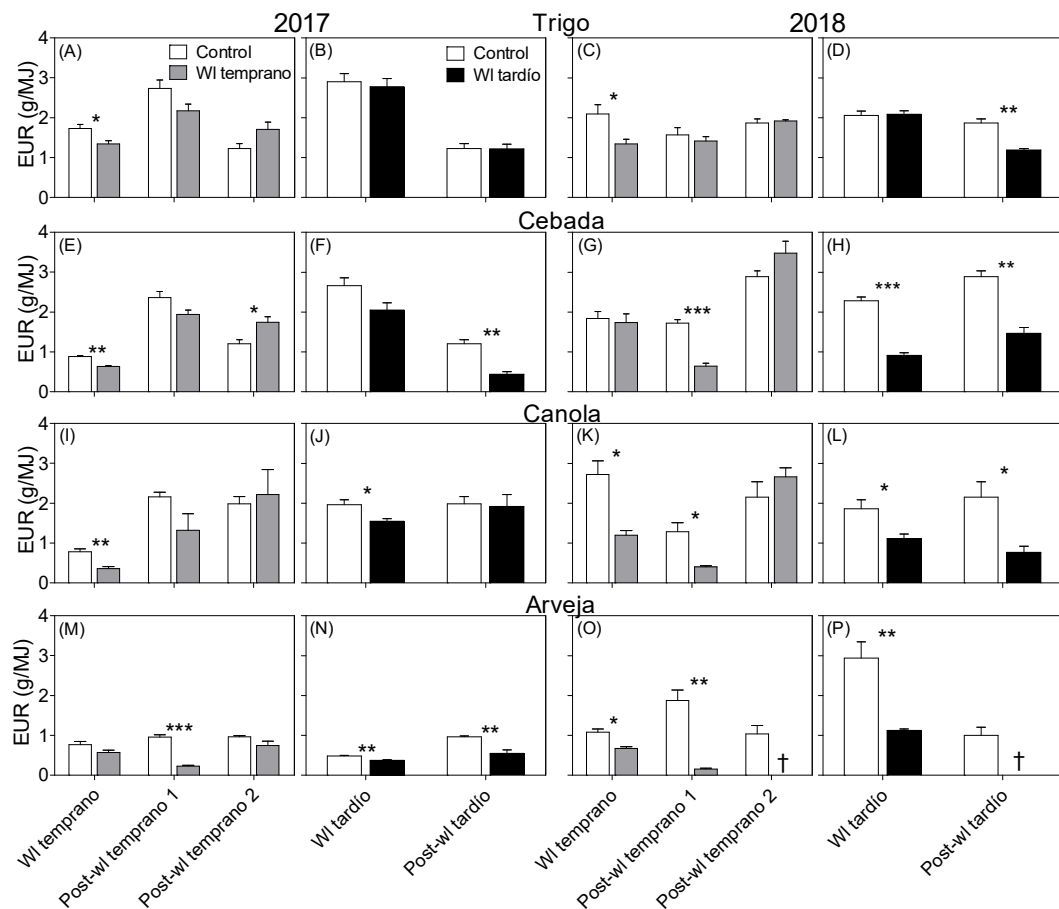


Figura 4.4. Eficiencia en el uso de la radiación (EUR, g/MJ) de trigo (A-D), cebada (E-H), canola (I-L) y arveja (M-P) en 2017 y 2018. Se realizaron comparaciones entre micro-canopeos controles y anegados temprano durante: anegamiento temprano (Wl temprano; 43-57 DDS en 2017 y 56-70 DDS en 2018), durante un primer período post-anegamiento (Post- wl temprano 1; 57-86/92 DDS en 2017 y 70-92/94 DDS en 2018) y durante un segundo período post-anegamiento (Post- wl temprano 2; 86/92-130 DDS en 2017 y 92/94-128 DDS en 2018) (A, E, I, M- C, G, K O). El otro conjunto de comparaciones se hizo entre tratamientos control y anegados tardíamente (Wl tardío) durante el anegamiento tardío (Wl tardío; 72/78-86/92 DDS en 2017 y 78/80-92/94 DDS en 2018) y durante post-anegamiento (Post-wl tardío; 86/92-130 DDS en 2017 y 92/94-128 DDS en 2018) (B, F, J, N- D, H, L, P). Los asteriscos indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada especie y año (*, $P < 0,05$; **, $P < 0,01$; ***, $P < 0,001$). Las cruces en los paneles (O) y (P) indican que senescencia completa en arveja. El análisis estadístico de estos datos se encuentra en el Cuadro 4.2. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 3 réplicas.

Cuadro 4.2. Valores F para ANOVAs de dos vías de la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) en micro-canopeos de trigo, cebada, canola y arveja (factores: ‘tratamiento’ (T), niveles: control y anegado temprano (para cada comparación entre micro-canopeos control y anegados temprano) y niveles control y anegado tardío (para cada comparación entre micro-canopeos control y anegados tardíamente); y ‘año’ (A), niveles: 2017 y 2018 (para todas las comparaciones). Los análisis entre micro-canopeos control y anegados temprano se hicieron para tres períodos de tiempo: durante anegamiento temprano (Wl temprano), durante la recuperación preliminar desde el final de anegamiento temprano hasta el final de anegamiento tardío (Post Wl-temprano 1), y durante la recuperación final desde el final de anegamiento tardío hasta madurez (Post Wl-temprano 2). Los análisis entre micro-canopeos control y anegados tardíamente se hicieron para dos períodos de tiempo: durante anegamiento tardío (Wl tardío) y durante la recuperación desde el final de anegamiento temprano hasta el final de anegamiento tardío (Post Wl-tardío). n.s., $P > 0,05$; * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. Los grados de libertad para cada fuente de variación fueron 1 (‘tratamiento’), 1 (‘año’) y 8 (‘error’).

		Tratamiento	Año	T x A
Trigo	Wl temprano	15,42**	1,91 n.s.	2,23 n.s.
	Post wl-temprano 1	3,7 n.s.	36,92***	1,03 n.s.
	Post wl-temprano 2	4,64 n.s.	13,57**	3,02 n.s.
	Wl tardío	0,09 n.s.	22,86**	0,19 n.s.
	Post wl-tardío	11,87**	9,52*	11,65**
Cebada	Wl temprano	1,22 n.s.	54,86***	0,42 n.s.
	Post wl-temprano 1	44,65***	74,11***	9,24*
	Post wl-temprano 2	8,89*	80,64***	0,05 n.s.
	Wl tardío	47,92***	27,62***	7,09*
	Post wl-tardío	86,82***	133,82***	7,95*
Canola	Wl temprano	26,83***	54,54***	8,63*
	Post wl-temprano 1	12,51**	13,7**	0,01 n.s.
	Post wl-temprano 2	0,94 n.s.	0,58 n, s,	0,14 n.s.
	Wl tardío	14,78**	3,08 n, s,	1,37 n.s.
	Post wl-tardío	6,92*	3,17 n, s,	5,64*
Arveja	Wl temprano	18,15**	7,94*	1,89 n.s.
	Post wl-temprano 1	92,49***	10,96**	14,90**
	Post wl-temprano 2	29,06***	8,53*	13,09**
	Wl tardío	20,89**	58,59***	16,26**
	Post wl-tardío	41,13***	4,40 n.s.	7,88*

Las respuestas en la EUR tras el anegamiento temprano en cebada variaron según el año ($P_{\text{tratamiento} \times \text{año}} < 0,05$ en Cuadro 4.2). En 2017, se observaron reducciones del 28% durante el período de anegamiento, seguido de valores similares a los controles durante las primeras semanas de recuperación (post-wl temprano 1), incluso incrementándose la EUR

un 45% respecto de los controles durante las últimas semanas de recuperación (post-wl temprano 2; Fig. 4 E). En 2018 no se encontraron diferencias entre tratamientos durante el anegamiento temprano; aunque durante las primeras semanas de recuperación, los micro-canopeos previamente anegados mostraron una EUR 62% menor que los controles (Fig. 4.4 G). Interesantemente, durante las últimas semanas de recuperación cebada logró reestablecer la EUR a valores control (Fig. 4.4 G). El efecto del anegamiento tardío sobre la EUR también difirió entre años ($P_{\text{tratamiento} \times \text{año}} < 0,05$ en Cuadro 4.2). En 2017, los micro-canopeos anegados mostraron valores similares a los controles durante el período de anegamiento; pero durante la recuperación los valores fueron un 64% menor a los controles (Fig. 4.4 F). En 2018, el efecto del estrés se vio exacerbado con una EUR un 60% menor durante el período de anegamiento, sin capacidad de recuperación post-anegamiento (Fig. 4.4 H).

En canola, la EUR también se comportó diferente según el año experimental ($P_{\text{tratamiento} \times \text{año}} < 0,05$ en Cuadro 4.2). En 2017, la EUR durante el anegamiento temprano se redujo un 54% respecto de los controles; seguido posteriormente de valores similares entre tratamientos (Fig. 4.4 I). En 2018, la EUR se redujo un 56% tras el anegamiento temprano, y pudo reestablecerse a valores control recién durante las últimas semanas de recuperación (Fig. 4.4 K). Frente al anegamiento tardío, se vio que en 2017, los micro-canopeos anegados mostraron una EUR 21% menor a los controles, recuperándose a valores similares a los controles luego de retirado el estrés (Fig. 4.4 J). En 2018 también se observaron diferencias del 40% con los controles durante el anegamiento tardío, pero las reducciones continuaron durante post-anegamiento, exacerbándose las diferencias entre tratamientos (Fig. 4.4 L).

En arveja, la EUR también varió según el año ($P_{\text{tratamiento} \times \text{año}} < 0,05$ en Cuadro 4.2). En 2017, los valores de los micro-canopeos anegados temprano fueron similares a los controles durante el anegamiento, aunque se observó un efecto retrasado del estrés durante las primeras semanas post-anegamiento, con una EUR reducida un 76% en comparación a los controles. Finalmente, durante las últimas semanas de recuperación, la EUR se reestableció a valores control (Fig. 4.4 M). En 2018, el impacto del anegamiento temprano se vio reflejado ya desde el período de anegamiento, con una brecha del 38% en EUR respecto de los controles. Luego del anegamiento, los micro-canopeos previamente inundados no sólo no se recuperaron, sino que las diferencias entre tratamientos se exacerbaron, precediendo la senescencia completa del cultivo (Fig. 4.4 O). El anegamiento tardío trajo aparejado, en 2017, reducciones del 23% en la EUR, seguido de un período post-anegamiento con aún mayores diferencias entre tratamientos (Fig. 4.4 N). En 2018, las diferencias entre tratamientos resultaron mayores que en el año anterior, con una EUR un 62% menor a los controles, concluyendo en una senescencia total del cultivo (Fig. 4.4 P).

4.3.5) Verdor foliar en hojas basales y apicales (SPAD) de los micro-canopeos

Los micro-canopeos de trigo anegados temprano mostraron valores SPAD (i.e. verdor foliar) similares a los controles en hojas adultas (basales) y jóvenes (apicales) durante 2017 y 2018 (Fig. 4.5 A-D). El anegamiento tardío provocó reducciones del 30-47% en hojas basales a los 8 (en 2018) y 22 días (en 2017) post-anegamiento (Fig. 4.5 A, C; $P_{\text{tratamiento} \times \text{tiempo}} < 0,001$; $P_{\text{tratamiento} \times \text{año}} < 0,01$ en Cuadro 4.1).

En cebada, el anegamiento temprano derivó en reducciones en el verdor de hojas basales en ambos años, con diferencias de 40-47% con los controles a los 8 días post-anegamiento; comportamiento que se mantuvo hasta que se reestableció luego de 10-17

días de recuperación (Fig. 4.5 E, G; $P_{\text{tratamiento} \times \text{tiempo}} < 0,001$). El anegamiento tardío causó reducciones en el verdor de hojas basales cerca de madurez, con diferencias del 74-83% respecto de los controles luego de 15-30 días post-anegamiento en 2017 y 2018 (Fig. 4.5 E, G; $P_{\text{tratamiento} \times \text{tiempo}} < 0,001$ en Cuadro 4.1). En 2018 el estrés fue más severo, con valores 28% menores aún en hojas jóvenes (apicales) tras 10 días de post-anegamiento (Fig. 4.5 H; $P_{\text{tratamiento} \times \text{tiempo}} < 0,001$ en Cuadro 4.1).

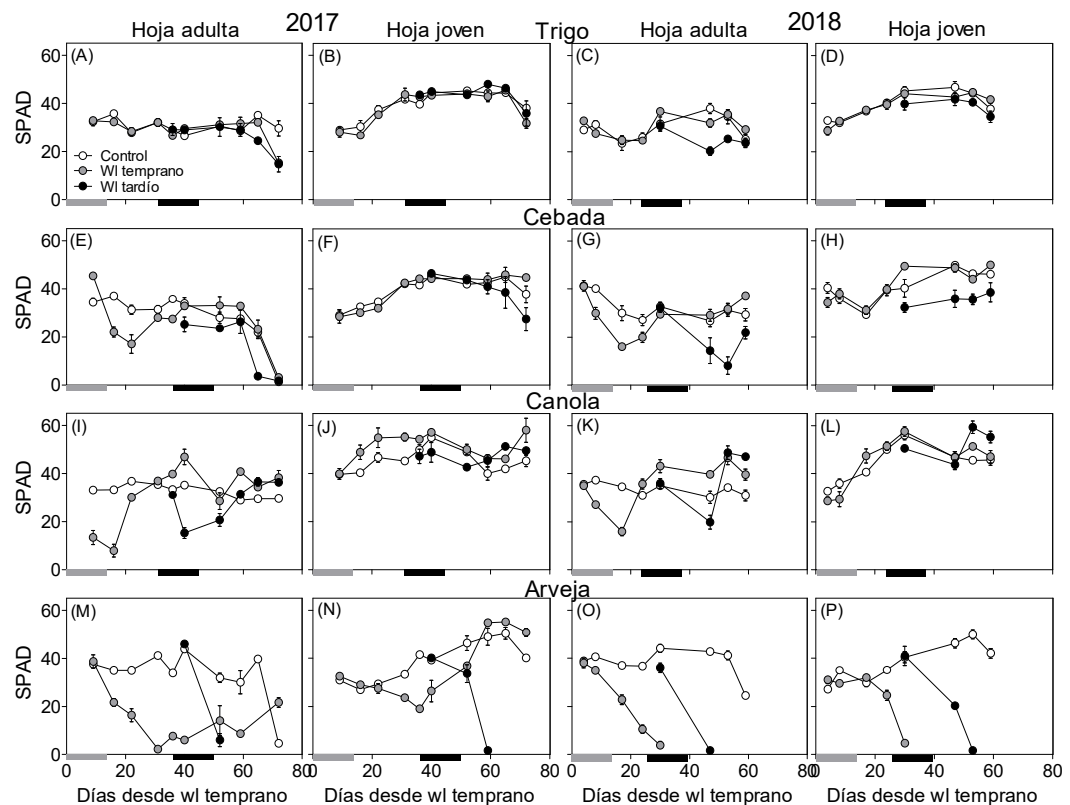


Figura 4.5. Dinámica de verdor foliar (valores SPAD) de hojas adultas del estrato basal (A, E, L, M - C, G, K, O) y hojas jóvenes expandidas del estrato apical (B, F, J, N -D, H, L, P) de micro-canopeos control, anegados temprano (Wl temprano) y tardíamente (Wl tardío) de trigo (A-D), cebada (E-H), canola (I-L) y arveja (M-P) en función de días desde anegamiento temprano en 2017 y 2018. Las barras grises y negras en el eje de las abscisas representan los períodos de anegamiento temprano y tardío, respectivamente. El análisis estadístico de estos datos se encuentra en el Cuadro 4.1. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 3 réplicas.

Los micro-canopeos de canola tuvieron un verdor foliar de hojas basales 54-59% menor que los controles a los 3-9 días de transcurrido el anegamiento temprano en ambos años; sin embargo, estos valores se reestablecieron rápidamente por completo luego de 7-8

días de retirado el anegamiento (Fig. 4.5 I, K; $P_{\text{tratamiento} \times \text{tiempo}} < 0,001$ en Cuadro 4.1). En 2017, el anegamiento tardío provocó reducciones del 57% en el verdor foliar de hojas basales a los 11 días de comenzada la inundación, los que se recuperaron hasta alcanzar al tratamiento control luego de 16 días de post-anegamiento (Fig. 4.5 I). En 2018, los micro-canopeos anegados tardíamente mostraron reducciones del 24% en los valores SPAD de hojas basales luego de 11 días de comenzada la inundación, los cuales se recuperaron a madurez (Fig. 4.1 K; $P_{\text{tratamiento} \times \text{año}} < 0,001$ en Cuadro 4.1).

Arveja mostró una caída progresiva en los valores SPAD de hojas basales como consecuencia del anegamiento temprano en 2017, hasta alcanzar valores mínimos (i.e. hojas senescentes) a los 17 días de post-anegamiento. Luego, la recuperación a madurez se dio sólo de manera parcial (Fig. 4.5 M; $P_{\text{tratamiento} \times \text{tiempo}} < 0,001$ en Cuadro 4.1). En esta especie sensible, incluso las hojas jóvenes sufrieron reducciones en el verdor foliar tras el anegamiento temprano, alcanzando un 54% menos de verdor a los 22 días de post-anegamiento, aunque luego se recuperaron (Fig. 4.5 N; $P_{\text{tratamiento} \times \text{tiempo}} < 0,001$ en Cuadro 4.1). El anegamiento tardío tuvo un impacto más significativo que el temprano, con caídas abruptas en el verdor de hojas basales y apicales, lo que precedió una senescencia anticipada del cultivo (Fig. 4.1 M, N). En 2018, ambos anegamientos produjeron caídas progresivas y generalizadas en los valores SPAD, lo que concluyó con una senescencia anticipada del cultivo a los 24 días post-anegamiento (Fig. 4.5 O, P; $P_{\text{tratamiento} \times \text{año}} < 0,001$ en Cuadro 4.1).

4.3.6) Materia seca aérea (peso seco del vástago)

En trigo la materia seca aérea para el año 2017 fue similar entre tratamientos al finalizar el anegamiento temprano; y si bien mostró una reducción del 34% de los controles, luego de

29 días de post-anegamiento, se recuperaron totalmente a madurez (Fig. 4.6 A). El anegamiento tardío no impactó en la materia seca aérea en 2017 (Fig. 4.6 A). En 2018, los micro-canopeos de trigo presentaron materia seca aérea similar entre tratamientos durante todo el experimento ya sea que hubiesen sido sujetos a anegamiento temprano como tardío (Fig. 4.6 B; $P_{\text{tratamiento} \times \text{año}} < 0,05$ en Cuadro 4.1).

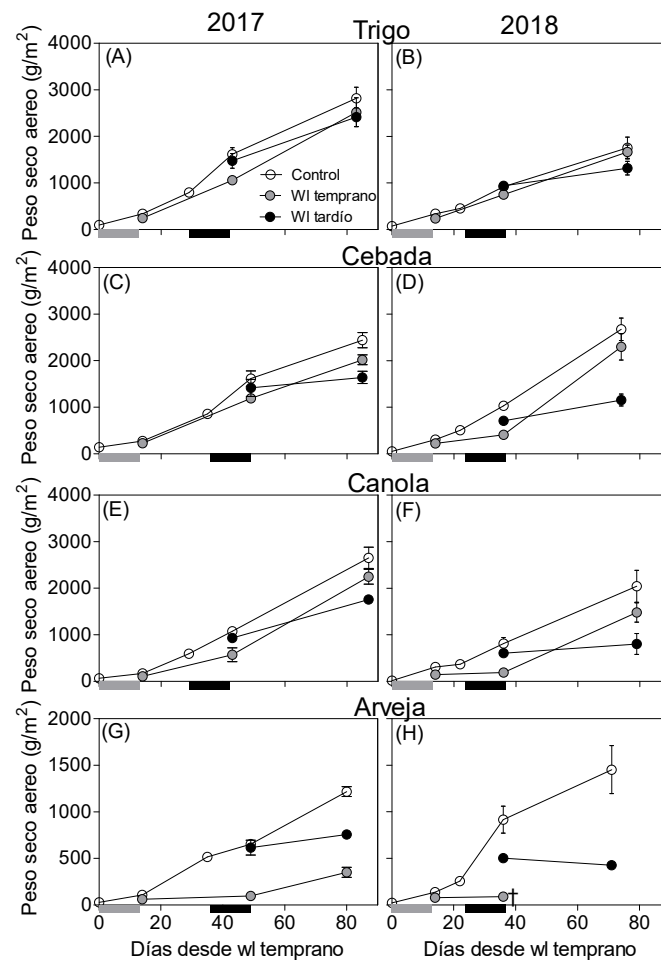


Figura 4.6. Dinámica del peso seco aéreo (c_i) de micro-canopeos control, anegados temprano (WI temprano) y anegados tardíamente (WI tardío) de trigo (A, B), cebada (C, D), canola (E, F) y arveja (G, H) en 2017 y 2018 en función de días desde anegamiento temprano. Las barras grises y negras en el eje de las abscisas representan los períodos de anegamiento temprano y tardío, respectivamente. La cruz en el panel (H) indica que la arveja anegada temprano en 2018 estaba completamente senescente para ese momento. El análisis estadístico de estos datos se encuentra en el Cuadro 4.1. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 3 réplicas.

Cebada no mostró diferencias entre micro-canopeos control y anegados temprano en 2017 (Fig. 4.6 C), mientras que el anegamiento tardío llevó a reducciones del 33% de los

controles a madurez (Fig. 4.6 C). En 2018, el efecto del anegamiento temprano fue mayor que en el año anterior, con reducciones del 60% observadas a los 22 días post-anegamiento; no obstante, se registró una recuperación completa a madurez (Fig. 4.6 D). De manera similar, la diferencia entre los micro-canopeos previamente anegados tardíamente y los controles a madurez fue mayor comparada al 2017, con diferencias del 57% (Fig. 4.6 D; $P_{\text{tratamiento} \times \text{año}} < 0,05$ en Cuadro 4.1).

Los micro-canopeos de canola anegados temprano presentaron una materia seca aérea similar a los controles (Fig. 4.6 E), mientras que el anegamiento tardío llevó a reducciones del 33% de los controles a madurez en 2017 (Fig. 4.6 E). En 2018, los micro-canopeos anegados temprano redujeron su materia seca aérea en un 67% a los 22 días de post-anegamiento, para luego alcanzar valores similares a los controles a madurez (Fig. 4.6 F). El mayor impacto del anegamiento tardío comparado con el temprano también se vio reflejado en 2018, con una diferencia del 61% en el peso seco aéreo entre controles y anegados tardíos a madurez (Fig. 4.6 F; $P_{\text{tratamiento} \times \text{tiempo}} < 0,001$ en Cuadro 4.1).

En arveja, en 2017 el anegamiento temprano provocó reducciones del 85% en el peso seco aéreo a los 35 días de post-anegamiento, exacerbadas aún más hacia madurez (Fig. 4.6 G), mientras que el anegamiento tardío produjo pérdidas del 38% de materia seca a madurez (Fig. 4.6 G). En 2018, el anegamiento temprano resultó en una senescencia anticipada del cultivo a los 24 días de post-anegamiento (Fig. 4.6 H; $P_{\text{tratamiento} \times \text{año}} < 0,01$ en Cuadro 4.1). Por su parte, el anegamiento tardío provocó una reducción de la materia seca que representó un 45% menor a los controles al finalizar el estrés, sin capacidad de recuperación (Fig. 4.6 H).

4.3.7) Rendimiento y componentes numéricos

En trigo, el rendimiento fue similar entre tratamientos tanto en 2017 como en 2018 (Cuadro 4.3). Todos los componentes numéricos (granos/m², número de espigas/m², granos por espiga y peso de 1.000 granos) resultaron similares entre tratamientos, excepto el peso de grano en los micro-canopeos anegados temprano en 2017 que registraron una reducción del 7% (Cuadro 4.3).

Cuadro 4.3. Rendimiento (g/m^2), granos/ m^2 , índice de cosecha (IC), espigas/silicuas/vainas por m^2 , granos por espiga/silicua/vaina y peso de 1000 granos para micro-canopeos control, anegados tempranos y tardíos de trigo, cebada, canola y arveja en 2017 y 2018. Las letras mayúsculas permiten comparar tratamientos dentro de un mismo cultivo y año ($P < 0,05$). Las letras minúsculas permiten comparar tratamientos y años para un mismo cultivo ($P < 0,05$). El análisis estadístico de estos datos se encuentra en el Cuadro 4.4. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 3 réplicas.

Especie	Año	Tratamiento	Rendimiento (g/m^2)	Granos/ m^2 ($\times 10^3$)	IC	Espigas/silicuas/vainas por m^2	Granos por espiga/vaina/silicua	Peso de 1000 granos (g)
<i>Trigo</i>	2017	Control	1279 $\pm$ 106 A a	32,8 $\pm$ 1,3 A a	0,454 $\pm$ 0,001 B cd	950 $\pm$ 41 A a	34,5 $\pm$ 1,2 A a	38,9 $\pm$ 0,2 A a
		W1 temprano	1180 $\pm$ 146 A ab	31,6 $\pm$ 2,6 A a	0,468 $\pm$ 0,001 A bc	904 $\pm$ 84 A a	35,0 $\pm$ 2,5 A a	36,3 $\pm$ 0,8 B b
		W1 tardío	1061 $\pm$ 82 A abc	27,7 $\pm$ 1,9 A ab	0,440 $\pm$ 0,003 C d	881 $\pm$ 76 A a	31,4 $\pm$ 1,5 A a	38,5 $\pm$ 0,5 A ab
	2018	Control	860 $\pm$ 145 A bcd	26,5 $\pm$ 2,8 A ab	0,489 $\pm$ 0,005 A a	887 $\pm$ 114 A a	29,9 $\pm$ 1,5 A a	32,3 $\pm$ 0,7 A c
		W1 temprano	801 $\pm$ 63 A cd	26,1 $\pm$ 2,1 A ab	0,482 $\pm$ 0,007 A ab	934 $\pm$ 87 A a	28,0 $\pm$ 1,9 A a	30,8 $\pm$ 1,2 A c
		W1 tardío	676 $\pm$ 89 A d	21,9 $\pm$ 2,0 A b	0,480 $\pm$ 0,008 A ab	767 $\pm$ 41 A a	28,6 $\pm$ 3,6 A a	31,4 $\pm$ 0,5 A c
<i>Cebada</i>	2017	Control	1065 $\pm$ 70 A ab	24,5 $\pm$ 1,6 A ab	0,436 $\pm$ 0,008 A ab	1281 $\pm$ 90 A ab	19,1 $\pm$ 1,2 A a	43,8 $\pm$ 1,9 A a
		W1 temprano	921 $\pm$ 55 A b	20,9 $\pm$ 0,5 A b	0,455 $\pm$ 0,010 A ab	1192 $\pm$ 20 A bc	17,5 $\pm$ 0,3 AB ab	43,9 $\pm$ 1,7 A a
		W1 tardío	385 $\pm$ 61 B c	11,5 $\pm$ 1,4 B c	0,364 $\pm$ 0,068 A ab	840 $\pm$ 123 B c	13,7 $\pm$ 1,4 B c	33,3 $\pm$ 2,0 B b
	2018	Control	1245 $\pm$ 87 A a	27,8 $\pm$ 2,0 A a	0,467 $\pm$ 0,011 A a	1513 $\pm$ 168 A ab	18,4 $\pm$ 0,6 A a	45,2 $\pm$ 0,9 A a
		W1 temprano	955 $\pm$ 120 A b	22,6 $\pm$ 1,4 A ab	0,415 $\pm$ 0,005 A ab	1613 $\pm$ 154 A a	14,0 $\pm$ 0,4 B bc	42,1 $\pm$ 0,8 A a
		W1 tardío	421 $\pm$ 143 B c	12,7 $\pm$ 1,9 B c	0,353 $\pm$ 0,066 A b	879 $\pm$ 125 B c	14,4 $\pm$ 2,3 AB bc	32,6 $\pm$ 3,9 B b
<i>Canola</i>	2017	Control	643 $\pm$ 12 A a	176,5 $\pm$ 4,6 A a	0,277 $\pm$ 0,006 A a	11239 $\pm$ 160 A ab	15,7 $\pm$ 0,6 A a	3,7 $\pm$ 0,1 A a
		W1 temprano	534 $\pm$ 22 B ab	142,2 $\pm$ 9,1 B ab	0,239 $\pm$ 0,011 B b	9945 $\pm$ 94 B b	14,3 $\pm$ 1,7 A ab	3,7 $\pm$ 0,2 A a
		W1 tardío	372 $\pm$ 21 C cd	109,4 $\pm$ 3,1 B bc	0,223 $\pm$ 0,007 B b	10828 $\pm$ 286 A ab	10,1 $\pm$ 0,3 B c	3,4 $\pm$ 0,1 A ab
	2018	Control	648 $\pm$ 87 A a	174,9 $\pm$ 16,2 A a	0,305 $\pm$ 0,006 A a	13150 $\pm$ 1942 A a	13,3 $\pm$ 0,5 A b	3,7 $\pm$ 0,1 A a
		W1 temprano	453 $\pm$ 68 AB bc	132,8 $\pm$ 11,2 A b	0,305 $\pm$ 0,005 A a	10457 $\pm$ 1355 A ab	12,7 $\pm$ 0,5 A b	3,4 $\pm$ 0,1 AB ab
		W1 tardío	199 $\pm$ 83 B d	59,7 $\pm$ 8,2 B c	0,239 $\pm$ 0,015 B b	6353 $\pm$ 1148 B c	9,4 $\pm$ 0,4 B c	3,2 $\pm$ 0,2 B b
<i>Arveja</i>	2017	Control	517 $\pm$ 30 A b	3,9 $\pm$ 0,3 A b	0,428 $\pm$ 0,040 A a	950 $\pm$ 63 A a	4,1 $\pm$ 0,3 A ab	132,2 $\pm$ 4,2 B b
		W1 temprano	79 $\pm$ 13 B c	0,5 $\pm$ 0,03 B d	0,222 $\pm$ 0,006 B b	153 $\pm$ 6 C b	3,4 $\pm$ 0,3 A bc	149,4 $\pm$ 5,9 A a
		W1 tardío	70 $\pm$ 14 B c	0,9 $\pm$ 0,1 B c	0,103 $\pm$ 0,004 B b	387 $\pm$ 69 B b	2,4 $\pm$ 0,1 B cd	73,9 $\pm$ 2,8 C d
	2018	Control	598 $\pm$ 26 A a	4,4 $\pm$ 0,2 A a	0,441 $\pm$ 0,086 A a	954 $\pm$ 201 A a	4,6 $\pm$ 0,5 A a	136,7 $\pm$ 6,8 A ab
		W1 temprano	Sin rendimiento	-	-	-	-	-
		W1 tardío	63 $\pm$ 7 B c	0,7 $\pm$ 0,05 B cd	0,149 $\pm$ 0,014 B b	351 $\pm$ 48 B b	2,0 $\pm$ 0,3 B d	90,1 $\pm$ 3,5 B c

Se observó en trigo una tendencia general hacia mayores rendimientos y peso de grano en 2017 respecto de 2018 (Cuadro 4.3; $P_{\text{año}} < 0,001$ en Cuadro 4.4). En 2017, el índice de cosecha fue ligeramente mayor en los anegados temprano que en los controles, y lo opuesto ocurrió en los micro-canopeos anegados tardíamente, aunque sin afectar al rendimiento (Cuadro 4.3; $P_{\text{tratamiento}} < 0,05$ en Cuadro 4.4).

Cuadro 4.4. Valores F para ANOVAs de dos vías del rendimiento (g/m^2), granos/ m^2 , índice de cosecha (IC), espigas/silicuas/vainas por m^2 , granos por espiga/silicua/vaina y peso de 1000 granos para micro-canopeos control, anegados tempranos y tardíos de trigo, cebada, canola y arveja en 2017 y 2018 (factores: ‘tratamiento’ (T), niveles: control, anegado temprano y tardío; ‘año’(A), niveles: 2017 y 2018). n.s., $P > 0,05$; * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. Los grados de libertad para cada fuente de variación fueron 2 (‘tratamiento’), 1 (año) y 12 (‘error’).

		Tratamiento	Año	T x A
Trigo	Rendimiento/ m^2	2,05 n.s.	22,34***	0,02 n.s.
	Granos/ m^2	2,01 n, s	7,40*	0,02 n.s.
	IC	4,55*	42,72***	3,52 n.s.
	Espigas/ m^2	0,72 n.s.	0,43 n.s.	0,33 n.s.
	Granos por espiga	0,37 n.s.	4,43 n.s.	0,29 n.s.
	Peso de 1000 granos	3,79 n.s.	100,88***	0,58 n.s.
Cebada	Rendimiento/ m^2	41,44***	1,38 n.s.	0,46 n.s.
	Granos/ m^2	29,25***	1,53 n.s.	0,21 n.s.
	IC	4,24*	0,07 n.s.	0,56 n.s.
	Espigas/ m^2	14,76***	5,42*	1,36 n.s.
	Granos por espiga	9,27**	1,48 n.s.	1,48 n.s.
	Peso de 1000 granos	19,92***	0,15 n.s.	0,40 n.s.
Canola	Rendimiento/ m^2	20,32***	3,10 n.s.	1,25 n.s.
	Granos/ m^2	18,22***	2,37 n.s.	2,28 n.s.
	IC	18,48***	19,6**	3,35 n.s.
	Silicuas/ m^2	5,75*	0,58 n.s.	5,00*
	Granos por silicua	25,52***	5,85*	0,84 n.s.
	Peso de 1000 granos	4,53*	2,13 n.s.	0,79 n.s.
Arveja	Rendimiento/ m^2	354,46***	3,40 n.s.	4,80*
	Granos/ m^2	488,52***	0,71 n.s.	7,32**
	IC	18,96***	0,29 n.s.	0,11 n.s.
	Vainas/ m^2	23,04***	2,32 n.s.	0,90 n.s.
	Granos por vaina	22,69***	0,01 n.s.	2,05 n.s.
	Peso de 1000 granos	86,69***	4,55 n.s.	1,44 n.s.

En cebada, en líneas generales, el anegamiento temprano no generó diferencias con los controles en el rendimiento y sus componentes para ambos años, excepto por una reducción del 24% en el número de granos por espiga con anegamiento temprano en 2018 (Cuadro 4.3; $P_{\text{tratamiento}} < 0,01$ en Cuadro 4.4). Contrariamente, la cebada anegada tardíamente sí mostró menores rendimientos en ambos años, presentando diferencias del 64-66% con los controles (Cuadro 4.3; $P_{\text{tratamiento}} < 0,001$ en Cuadro 4.4), vinculadas a

reducciones del 54% en el número de granos/m², como resultado de caídas del 34% y 42% en el número de espigas/m² en 2017 y 2018 (Cuadro 4.3; $P_{\text{tratamiento}} < 0,001$ en Cuadro 4.4). En los micro-canopeos anegados tardíamente, el peso de grano se redujo un 24% y 28% en 2017 y 2018 (Cuadro 4.3; $P_{\text{tratamiento}} < 0,001$ en Cuadro 4.4). Por último, en 2017, el número de granos por espiga se redujo un 28% con anegamiento tardío (Cuadro 4.3; $P_{\text{tratamiento}} < 0,01$ en Cuadro 4.4).

Las respuestas de rendimiento de canola frente al anegamiento dependieron del momento de ocurrencia del estrés, siendo mayor el impacto en estadios reproductivos que en vegetativos para ambos años (Cuadro 4.3; $P_{\text{tratamiento}} < 0,001$ en Cuadro 4.4). En 2017, el rendimiento e índice de cosecha se redujeron un 17% de los controles, lo cual estuvo vinculado a una disminución en el número de granos/m², producto a su vez de reducciones en el número de silicuas/m² de la misma magnitud (Cuadro 4.3; $P_{\text{tratamiento}} < 0,001$ en Cuadro 4.4). En 2018, no se observaron diferencias entre micro-canopeos control y anegados temprano (Cuadro 4.3). De manera contrastante, los micro-canopeos anegados tardíamente mostraron rendimientos 42% y 69% menores a los controles en 2017 y 2018 (Cuadro 4.3; $P_{\text{tratamiento}} < 0,001$ en Cuadro 4.4). Estas diferencias estuvieron relacionadas a reducciones en el índice de cosecha y en el número de granos/m², explicados por un menor número de granos por silicua en 2017 y coincidiendo con reducciones adicionales en el número de silicuas/m² y peso de grano en 2018 (52% y 14%) (Cuadro 4.3; $P_{\text{tratamiento}} < 0,05$ en Cuadro 4.4).

Arveja presentó las mayores reducciones de rendimiento entre los cultivos estudiados, con disminuciones del 85% de los controles en ambos tratamientos de anegamiento en 2017 (Cuadro 4.3). En 2018, el anegamiento temprano indujo la senescencia temprana del cultivo, llevando a que no se produjera grano; mientras que el

anegamiento tardío llevó a reducciones en el rendimiento del 89% con los controles (Cuadro 4.3; $P_{\text{tratamiento} \times \text{año}} < 0,05$ en Cuadro 4.4). En ambos tratamientos de anegamiento en 2017, y con el anegamiento tardío en 2018, todos los componentes numéricos- granos/m², vainas/m², granos por vaina y peso de grano- se redujeron frente a los controles, juntamente con una disminución del 64% en el índice de cosecha (Cuadro 4.3; $P_{\text{tratamiento}} < 0,001$ en Cuadro 4.4).

4.4) Discusión

Este capítulo muestra que las pérdidas en el rendimiento de micro-canopeos de trigo, cebada, canola y arveja difieren en respuesta al anegamiento según el momento de ocurrencia del mismo, teniendo, en general, el anegamiento tardío (i.e. en estadios reproductivos) mayor impacto que el anegamiento temprano (i.e. en estadios vegetativos). El comportamiento general de cada uno de los cultivos frente al anegamiento fue similar entre ambos años experimentales, lo que da solidez a los resultados encontrados. En las siguientes subsecciones se discuten, para cada cultivo, las respuestas al anegamiento temprano y tardío concernientes a (i) la generación y mantenimiento del área foliar verde y la eficiencia de intercepción de la radiación (e_i), (ii) la habilidad de convertir radiación en materia seca (eficiencia en el uso de la radiación, EUR), y (iii) la partición a grano, el rendimiento y sus componentes.

4.4.1) El anegamiento afecta al índice de área foliar verde pero no siempre condiciona la intercepción de la radiación

En trigo, la reducción del IAF causada por el anegamiento tardío se mantuvo hasta los 22-29 días de post-anegamiento; sin embargo, esto no afectó la capacidad de interceptar radiación en ninguno de los años experimentales. Esto fue así dado que el IAF siempre se ubicó en valores por encima del crítico logrando interceptar una muy alta proporción de la radiación incidente (i.e. cerca del 95%; *sensu* Brougham, 1958), o en el caso del año 2017, la e_i se restauró a valores similares al control luego de terminado el período de anegamiento temprano. El anegamiento tardío trajo aparejado mayores reducciones en el IAF comparado al tratamiento temprano, llevando a reducciones leves en la e_i hacia el final del anegamiento. Estas reducciones en la e_i se acrecentaron hacia madurez en 2018, relacionado con una mayor senescencia. El efecto diferencial del momento de anegamiento sobre el IAF en trigo fue documentado por Wu et al. (2015) en donde las parcelas sembradas con el genotipo Chuanmai104 no mostraron diferencias en el IAF con anegamientos de 35 días en macollaje (estadio vegetativo) pero sí redujeron un 23% este atributo cuando la inundación ocurrió en estado de bota (pre-antesis). Un estudio reciente registró reducciones progresivas en el IAF causadas por el anegamiento (Ding et al., 2020); en este caso, se documentó en 10 genotipos de trigo que un anegamiento de 10 días desde encañazón (elongamiento de entrenudos) reducía el IAF un 10% en promedio cuando era evaluado en antesis, y luego disminuía un 29% en llenado de grano. Lamentablemente no existen trabajos disponibles que permitan comparar las respuestas en la e_i frente al anegamiento en ninguno de los cultivos estudiados además de lo ya comentado para IAF.

El anegamiento temprano en cebada trajo reducciones en el IAF en ambos años, siendo de mayor magnitud las del 2018. El mayor IAF acumulado en los controles en 2018 podría estar relacionado con la mayor temperatura media y radiación acumulada en los estadios tempranos del cultivo y explicaría (al menos parcialmente) mayor caída en el IAF

en el anegamiento temprano en el último año experimental. Asimismo, en 2018, los micro-canopeos también mostraron disminuciones en el IAF luego de 24 días de post-anegamiento; contrastando con el escenario del año anterior en donde el IAF se reestableció a valores control luego de 35 días de recuperación. A diferencia del trigo, la cebada fue más afectada por el exceso hídrico, dado que el IAF pareciera haber disminuido por debajo del crítico (i.e. el valor de IAF necesario para interceptar el 95% de la radiación incidente; *sensu* Brougham, 1958), de manera que, en 2018 la e_i se redujo por 4 semanas luego de retirado el anegamiento hasta reestablecerse con los controles. El impacto más negativo del anegamiento en 2018 podría estar vinculado también con el pico en la demanda atmosférica (DPV_{aire}) que ocurrió durante el anegamiento temprano, lo que pudo haber exacerbado el efecto sobre el IAF (de San Celedonio et al., 2014a; Ploschuk et al., 2018). El anegamiento tardío tuvo un efecto negativo de mayor magnitud sobre el IAF comparado con el estrés temprano, relacionado con una senescencia acelerada. Esto condujo a disminuciones en la e_i hacia el final del anegamiento, sin capacidad de recuperación.

Los micro-canopeos de canola mostraron reducciones importantes en el IAF luego del anegamiento temprano y, a diferencia de trigo y cebada, los valores post-anegamiento fueron incluso menores que previo a la inundación, vinculado a clorosis foliar seguida de abscisión. De este modo, la e_i se redujo a la mitad en 2017, tomando valores cercanos a cero cerca del final del anegamiento en 2018. La capacidad de recuperación del IAF durante el post-anegamiento también varió de acuerdo con el año. En 2017, el crecimiento del canopeo pudo retomarse a valores control luego de 29 días de post-anegamiento, consistentemente con la recuperación de la e_i . En contraste con lo observado en 2017, las diferencias entre tratamientos en 2018 permanecieron luego de 22 días de post-anegamiento, probablemente vinculadas al mayor impacto del estrés dado el pico de

DPV_{aire} durante el anegamiento, lo que pudo haber condicionado la capacidad de recuperación del IAF. En consecuencia, la e_i alcanzó valores similares a los controles recién a los 38 días post-anegamiento. Este cultivo también fue más susceptible al anegamiento tardío con mayores efectos negativos en el IAF respecto a anegamientos tempranos en ambos años, lo cual derivó en una disminución irreversible de la e_i . A pesar de que no existe información que permita contrastar los resultados de IAF en esta especie, se registraron disminuciones del 28% de los controles en el área foliar de plantas individuales de canola anegadas por 30 días en floración (Zhou y Lin, 1995). También, Leul y Zhou (1998) observaron que anegamientos de 21 días en plantas de 5 hojas reducían a la mitad el área foliar por planta.

A diferencia del resto de los cultivos, el efecto del anegamiento temprano en arveja fue similar al producido en estadio reproductivo, dado que ambos estreses redujeron drásticamente el IAF conduciendo a una senescencia acelerada del cultivo. En 2018, el anegamiento temprano se agravó por el pico en la demanda atmosférica, llevando a una senescencia prematura del cultivo a los 24 días post-anegamiento. El área foliar resulta una variable sensible al anegamiento en este cultivo, siendo que sólo 5 días de anegamiento en plantas de 3 y 4 hojas llevaron a reducciones de la mitad de los controles en esta variable (Belford et al., 1980).

En síntesis, el anegamiento temprano en trigo redujo levemente el IAF sin afectar la e_i , la cual fue similar a los controles; mientras que el anegamiento tardío redujo el IAF trayendo disminuciones en la e_i en post-anegamiento que continuaron hasta madurez. En cebada, a diferencia de trigo, las reducciones en el IAF dadas por el anegamiento temprano en 2018 sí condicionaron la e_i , la cual se reestableció durante post-anegamiento; mientras que el anegamiento tardío llevó a mayores diferencias con respecto al IAF en los controles,

que disminuyeron la e_i irreversiblemente desde el final del anegamiento. El anegamiento temprano en canola también llevó a reducciones en el IAF, que afectaron negativamente la e_i desde el final de la inundación, pero esta se reestableció luego de 2-4 semanas de recuperación; mientras que el anegamiento tardío condujo a pérdidas en el IAF que redujeron la e_i sin capacidad de recuperación. Arveja mostró reducciones extremas en el IAF dadas por ambos momentos de anegamiento, lo que llevó a valores prácticamente nulos en la e_i desde el final de cada período de anegamiento, sin posibilidad de recuperarse.

4.4.2) ¿El anegamiento afecta la acumulación de materia seca a través de cambios en la e_i , la EUR o ambos?

En términos generales, trigo no presentó cambios sustanciales el peso seco aéreo tras el anegamiento; consistentemente con lo observado por Araki et al. (2012) en parcelas anegadas por 11-21 días desde encañazón o espigazón, respectivamente. De todos modos, en 2017 este atributo se vio disminuido en los micro-canopeos anegados temprano luego de 29 días de post-anegamiento. Dado que la e_i se comportó de manera similar a los controles (y en el caso de 2017, las diferencias se mitigaron rápidamente al finalizar la inundación), la caída en la acumulación de materia seca como consecuencia del anegamiento se vincula probablemente a reducciones en la EUR. En relación con la EUR, es importante mencionar que el verdor foliar (SPAD) en las capas basales de los micro-canopeos anegados tardíamente fueron similares a los controles hasta alrededor de llenado de grano, en donde la senescencia aumentó, tal como ocurrió en tres genotipos de trigo anegados por 11 días en antesis (Araki et al., 2012). La alta tolerancia relativa de este cultivo frente al anegamiento también se vio reflejada en el trabajo de Hayashi et al. (2013) quienes expusieron al cultivar de trigo Nishikazekomugi al anegamiento desde encañazón hasta madurez, el cual alcanzó

el 66% de los controles en la materia seca aérea a pesar de haber estado anegado por aproximadamente 45 días. De manera similar, Wu et al. (2018) observaron que dos genotipos de trigo anegados por 35 días en macollaje condujeron a reducciones de solamente el 10% de los controles en el peso seco aéreo.

En cebada, tal como se observó en trigo anegado temprano en 2017, el anegamiento tuvo un efecto negativo retardado en el peso seco aéreo, registrado a los 24 días post-anegamiento. Esto podría vincularse a reducciones en la EUR en ambos años y, en el caso del 2018, una baja en la e_i asociadas al menor IAF pudo haber exacerbado las diferencias en el peso seco aéreo con respecto de los controles. Además de la EUR, el verdor foliar de hojas basales se recuperó durante el post-anegamiento, coincidiendo con lo registrado por Zhou et al. (2007) en donde 3 de 6 genotipos mostraron solo el 5-13% de clorosis foliar luego de 10 días de anegamiento en plantas de 3 hojas. El anegamiento tardío derivó en reducciones retrasadas en el peso seco aéreo, las cuales se evidenciaron recién a madurez. En ambos años, la menor materia seca acumulada se relacionó con una disminución en la e_i , combinada con restricciones en la EUR; en concordancia con signos tempranos de clorosis foliar evidenciados por las mediciones de SPAD.

El efecto retrasado del anegamiento temprano sobre el peso seco aéreo también se pudo observar en canola, con diferencias significativas respecto de los controles luego de 29-35 días de post-anegamiento. Al igual que lo detallado en cebada en 2018, la acumulación de materia seca en este cultivo también se vio condicionada por reducciones importantes en la e_i (60-80% menor a los controles), además de la EUR que se vio disminuida un 55% respecto de los controles (en concordancia con la clorosis foliar en hojas basales), incluso con el estrés en etapas tempranas. En línea con los resultados obtenidos en esta tesis, Zhou y Lin (1995) observaron reducciones sustanciales en el

contenido de clorofila de hojas basales luego de 30 días de anegamiento en plántulas, botón floral o en floración. Al igual que lo detallado en trigo y cebada, en el cultivo de canola todas las variables fisiológicas asociadas con la producción de biomasa se recuperaron a madurez. El anegamiento tardío también llevo a disminuciones en la EUR durante el período de inundación (y durante post-anegamiento en 2018), que, sumado a pérdidas irreversibles en la e_i , condujeron a diferencias con los controles en el peso seco aéreo evidenciadas a madurez. A pesar de que no existe evidencia del efecto del anegamiento sobre la EUR en canola, así como tampoco para el resto de los cultivos estudiados, Milroy y Bange (2013) observaron que parcelas de algodón inundadas intermitentemente por un período total de 15 días, en 5 momentos (de 3 días cada uno): a los 51, 65, 80, 112 y 127 DDS, redujeron la EUR *ca.* 50% durante y luego de aplicado el estrés.

Arveja fue el único cultivo que no sólo redujo la acumulación de materia seca aérea tras el anegamiento tardío a los 24-35 días post-anegamiento, sino que tampoco pudo recuperarse luego de finalizado el anegamiento. Al respecto, Belford et al. (1980) encontraron en lisímetros sembrados con arveja e inundados por 8 días en estado de 3-4 hojas reducciones en el peso seco aéreo de un 36% respecto de los controles. Los resultados de este capítulo indican que la sensibilidad de este cultivo al anegamiento se exacerbó en 2018, relacionado con una mayor demanda atmosférica (DPV_{aire}), lo que llevó a la senescencia anticipada del cultivo a los 24 días post-anegamiento. Como ocurrió en canola y cebada anegada tardíamente, los cambios en la materia seca aérea tras el anegamiento temprano estuvieron relacionados con disminuciones en la EUR y e_i , lo cual estuvo en línea con la clorosis generalizada de todo el cultivo. Arveja mostró un efecto retrasado del anegamiento tardío en el peso seco aéreo evidenciado recién a madurez, como se vio en cebada y canola, vinculado a reducciones en la EUR y e_i .

Sintetizando, en los micro-canopeos de trigo anegados temprano, el peso seco aéreo se redujo durante el post-anegamiento debido a cambios en la EUR, pero estos valores se recuperaron a madurez. En cebada, el anegamiento temprano redujo el peso seco aéreo durante el post-anegamiento por cambios en la EUR (y en la e_i también en 2018) aunque se reestablecieron a madurez; mientras que el anegamiento tardío llevó a disminuciones en la materia seca aérea a madurez por bajas en la e_i y en la EUR. Los micro-canopeos de canola anegados temprano mostraron menor peso seco aéreo durante el post-anegamiento debido a reducciones en la e_i y EUR, con las variables recuperadas a madurez; y el anegamiento tardío en canola se comportó de manera similar a la cebada. Arveja fue el cultivo más sensible, con reducciones irreversibles en la materia seca aérea debido a reducciones muy intensas en la e_i y EUR en ambos tratamientos de anegamiento.

4.4.3) Los cambios en los componentes numéricos del rendimiento asociados con el anegamiento fueron mayores en las especies sensible y en los estadios reproductivos.

Trigo fue el cultivo más tolerante al anegamiento ya que no registró diferencias entre tratamientos en el rendimiento y, en líneas generales, tampoco para sus componentes numéricos. De manera similar, parcelas de trigo anegadas por 10-21 días en encañazón, mostraron reducciones de sólo el 10-15% en la producción de grano, con un índice de cosecha conservativo entre tratamientos (Araki et al., 2012; Ding et al., 2020). Asimismo, la alta tolerancia relativa de trigo al anegamiento fue descrita por Hayashi et al., (2013), en parcelas bajo anegamiento prolongado de aproximadamente 45 días (de encañazón a madurez) donde el genotipo Nishikazekomugi logró alcanzar el 64-73% de los controles en el rendimiento. A pesar de haberse registrado diferencias entre momentos de anegamiento,

a diferencia de lo descrito en este capítulo, Wu et al. (2018) observaron que las mayores pérdidas en el rendimiento en parcelas anegadas por 35 días en macollaje fue sólo del 11-12% de los controles. Además, es importante mencionar que este cultivo rindió, en promedio, más en 2017 que en 2018, lo cual probablemente estuvo vinculado a una mayor radiación acumulada interceptada durante el ciclo del cultivo, combinado con temperaturas más frescas durante el período de definición del rendimiento.

En cebada, el momento en el cual ocurrió el anegamiento tuvo un impacto crucial sobre el rendimiento, ya que los micro-canopeos anegados temprano rindieron similar a los controles; mientras que el anegamiento tardío trajo pérdidas importantes en la producción de grano, de 64-66% de los controles. La tolerancia exhibida por este cultivo frente al anegamiento temprano se registró también en el genotipo Klaxon, en parcelas sometidas a anegamientos desde los 58 DDS por aproximadamente un mes, sin pérdidas sustanciales en el rendimiento tal como fue descrito por Hodgson et al. (1989). Tras el anegamiento tardío, el componente numérico responsable de las reducciones en el rendimiento fue el número de granos por m^2 , asociado a una reducción de 34-32% en el número de espigas por m^2 , junto a caídas del 22-28% en los granos por espiga. En cebada, la aplicación de sombreos a lo largo de ciclo del cultivo, demostró que el período crítico para la definición de rendimiento está centrado alrededor de 20 días previos a espigazón, y que el componente numérico más afectado es el número de espigas por m^2 , seguido del número de granos por espiga, dado que es el momento clave en el cual se están desarrollando estos atributos (Arisnabarreta y Miralles, 2008). A su vez, el exceso hídrico en cebada tuvo un impacto negativo en el rendimiento del 48% en promedio para 8 genotipos de parcelas sujetas a aproximadamente 6 días de anegamiento dentro del período crítico para la definición del rendimiento (Setter and Waters, 2003). Es importante resaltar que el anegamiento tardío

condujo a reducciones del 26% en el peso de los granos en promedio para los dos años experimentales, lo cual no sólo exacerbó las diferencias en el rendimiento, sino que también representa un atributo fundamental en la calidad de malteado para la industria cervecera ya que se requiere un determinado calibre/tamaño de grano para que el proceso de malteado sea viable (Passarella et al., 2002).

En canola, el rendimiento se vio afectado por ambos tratamientos de anegamiento, aunque la magnitud entre estos difirió. En 2017, las reducciones del 17% en el rendimiento de los micro-canopeos anegados temprano estuvieron vinculadas a descensos en el índice de cosecha, junto a disminuciones en los granos por m², producto de un menor número de silicuas por m². En 2018, este cultivo mostró una tendencia de menor rendimiento tras el anegamiento temprano, relacionado con un menor número de silicuas por m². A diferencia de lo observado en el anegamiento temprano, el anegamiento tardío tuvo un impacto mayor sobre el rendimiento y el índice de cosecha en ambos años, relacionado a caídas del 38-66% en los granos por m², esta vez principalmente relacionado a reducciones del 29-36% en el número de granos por silicua. Además, en 2018, el número de silicuas por m² se redujo a la mitad y el peso de grano disminuyó un 14% de los controles. El impacto diferencial asociado al momento de anegamiento se vio reflejado también en un estudio donde se aplicaron anegamientos de 14 días en elongación de tallo y botón floral, con caídas del 25% y 15%, respectivamente (Wollmer et al., 2018a). A pesar de diferir con los datos de este capítulo, por la alta sensibilidad en el estadio de elongación de tallo comparado con momentos previos del ciclo (e.g. estado de roseta, anegamiento temprano en los experimentos de esta tesis), en ambos estudios, el componente principal que tuvo influencia en los cambios de rendimiento fue el número de silicuas por m². De esta manera, el número de silicuas por m² parece ser una causa clave en las pérdidas en el rendimiento

relacionadas con el anegamiento vegetativo. En relación con lo anterior, Zhou y Lin (1995) y Leul y Zhou (1998) también observaron reducciones del 21-26% en el rendimiento luego de 21-30 días de anegamiento en estadio de plántula. En concordancia con los datos de esta tesis, un estudio acerca del estrés por sombreo en canola informó que el período crítico para la definición de rendimiento en este cultivo se ubica alrededor de 15-20 días luego del comienzo de floración, coincidiendo con el desarrollo de silicuas y luego con los granos por silicua (Kirkegaard et al., 2018). Xu et al. (2015) reportaron, en un estudio utilizando 20 genotipos de canola, reducciones promedio del 21% en el rendimiento de parcelas anegadas por 7 días en floración. Dichas penalizaciones en el rendimiento consecuentes del anegamiento fueron menores al 42-69% observado en esta tesis, probablemente por el período de duración más corto en estos experimentos o debido a tolerancias diferenciales de los genotipos usados.

Arveja fue el cultivo menos tolerante al anegamiento, dado que su rendimiento se vio gravemente afectado, en magnitudes similares, tras ambos tratamientos de anegamiento. A su vez, en 2018, el estrés temprano combinado con un pico en la DPV_{aire} llevó a una senescencia anticipada de los micro-canopeos, resultando en un rendimiento nulo. En 2017, los cambios en rendimiento se debieron principalmente a un menor índice de cosecha, junto a menor número de vainas por m^2 , con un peso de grano mayor a los controles, que aún así no pudo compensar las caídas sustanciales en los otros atributos. El anegamiento tardío condujo a reducciones en todos los componentes numéricos del rendimiento, ya que el índice de cosecha, los granos por m^2 , vainas por m^2 , granos por vaina y peso de granos disminuyeron respecto de los controles. La elevada sensibilidad al exceso hídrico de este cultivo también se observó en el único estudio hecho a nivel de micro-canopeo (lisímetros) hecho por Belford et al. (1980) en el cual el genotipo Sprite redujo su rendimiento un 30%

luego de 8 días de anegamiento en estado de 3-4 hojas. El menor impacto comparado con los resultados de este capítulo está relacionado probablemente con la duración más corta de la inundación o con una tolerancia diferencial entre los genotipos evaluados; de todos modos, las reducciones en el rendimiento se debieron a menor número de vainas por m² y granos por vaina, coincidiendo con lo informado en esta tesis.

En síntesis, en términos generales, trigo fue el cultivo más tolerante, dado que el rendimiento y sus componentes no se vieron afectados por ningún tratamiento de anegamiento. En cebada, las respuestas de rendimiento difirieron de acuerdo con el momento de ocurrencia del mismo: los micro-canopeos anegados temprano no mostraron diferencias con los controles en ningún componente numérico; pero con el anegamiento tardío se registraron reducciones importantes en el número de granos por m² (por menor número de espigas por m²) y en el peso de grano, lo cual puede ser vital para la calidad de malteado. Canola mostró pérdidas en el rendimiento con ambos tratamientos de anegamiento, pero con diferente impacto: los micro-canopeos anegados temprano tuvieron pérdidas moderadas en el rendimiento relacionado a menor número de silicuas por m², mientras que el anegamiento tardío llevó a mayores pérdidas relacionadas con disminuciones adicionales en el número de granos por silicua y en el peso de grano. Los micro-canopeos de arveja fueron altamente sensibles por ambos anegamientos, con pérdidas de alrededor del 90% en promedio, vinculadas a reducciones sustanciales en todos los componentes numéricos del rendimiento (vainas por m², granos por vaina y peso de grano).

4.5) Conclusiones

Los cultivos estudiados variaron en sus respuestas frente al anegamiento temprano y tardío. El trigo fue el cultivo más tolerante, con un rendimiento que no se vio significativamente afectado con el exceso hídrico en ningún momento del ciclo. Cebada presentó respuestas muy contrastantes asociadas al momento de anegamiento, manteniendo un rendimiento similar en condiciones de anegamiento temprano dada la recuperación completa en la e_i y la EUR. Sin embargo, los micro-canopeos de cebada sujetos a anegamiento tardío mostraron una baja habilidad para restaurar la e_i y la EUR durante el período post-anegamiento, determinándose reducciones en el peso seco aéreo y conduciendo a pérdidas significativas en el rendimiento (64-66%) por un menor número de granos por m^2 y del peso de los mismos. En canola se observó una penalización del rendimiento en ambos momentos de anegamiento, aunque el impacto fue mayor en la etapa reproductiva (17-30% vs 42-69% para anegamiento temprano y tardío), debido a la incapacidad de recuperar la e_i y la EUR, lo que condujo a pérdidas adicionales en el número y peso de grano, además de menor número de silicuas por m^2 (con ambos anegamientos). Arveja fue el cultivo más sensible al anegamiento en general, sin capacidad de recuperación en ninguna de las variables monitoreadas que influyen al crecimiento del cultivo (i.e. IAF, e_i , EUR). De esta manera, se registraron reducciones extremas en el rendimiento (caídas del 85% o incluso rendimiento nulo) vinculadas a menores vainas por m^2 , granos por vaina y peso de grano. Finalmente, a pesar de que las respuestas de los cultivos a los dos tratamientos de anegamiento fueron en general bastante consistentes entre años experimentales, es importante mencionar que la magnitud del impacto también puede ser modulada por el ambiente; dado que en 2018 el anegamiento tuvo un impacto mayor sobre la mayoría de los cultivos relacionados con los picos de demanda atmosférica que ocurrieron durante los momentos de aplicación del estrés.

Capítulo V

Discusión General

El siguiente capítulo de discusión general estará dividido en 3 subsecciones. En la primera se contrastarán las hipótesis planteadas en el capítulo de Introducción General. En la segunda parte se analizará el efecto del anegamiento temprano y tardío sobre los cuatro cultivos estudiados de manera integral, a través de esquemas que vinculan las variables de respuesta a escala de planta y micro-canopeo. Por último, la tercera subsección tratará sobre las posibles perspectivas futuras a realizar para profundizar sobre los resultados aportados por esta tesis.

5.1. Contraste de las hipótesis de la tesis

Hipótesis (1): La tolerancia al anegamiento se ordena como trigo>cebada>canola>arveja debido al mayor impacto negativo que produce este estrés sobre la biomasa radical de las plantas, la cual se relaciona con su capacidad de generar aerénquima.

En base a los resultados obtenidos del experimento a escala de planta, se acepta la hipótesis propuesta. Las especies que resultaron más sensibles al anegamiento, como canola y arveja, disminuyeron la tasa de crecimiento radical de las plantas durante ambos anegamientos (capítulo II), siendo particularmente afectados los estratos más profundos (capítulo III). La arveja resultó la especie más sensible al anegamiento, ya que no sólo se afectó su performance subterránea durante el estrés *per se*, sino que no mostró capacidad de recuperación alguna frente a ambas inundaciones. En el caso de canola, si bien se afectó sustancial y negativamente la acumulación de biomasa radical durante el período de anegamiento (alcanzando incluso valores más bajos de biomasa subterránea que los registrados previo al anegamiento, por muerte de tejidos), esta

especie sí mostró una elevada capacidad de recuperación luego de removido el anegamiento, particularmente cuando este ocurrió en etapas tempranas del ciclo. Adicionalmente, ambas especies fueron incapaces de generar tejido aerenquimático frente a los anegamientos, factor que presumiblemente restringió la difusión de oxígeno hacia el sistema radical, repercutiendo negativamente en su crecimiento (capítulo II).

En comparación a arveja y canola, en términos generales, las otras dos especies (particularmente trigo) pudieron sostener el crecimiento radical durante y luego del anegamiento temprano (capítulo II). En el caso de cebada, si bien durante el anegamiento temprano se vio parcialmente disminuida la biomasa radical de manera generalizada (capítulo III); luego de removido el anegamiento, la tasa de crecimiento radical fue incluso mayor comparada con los controles. Respecto del anegamiento tardío, se observó que el impacto sobre el sistema radical fue significativamente mayor en ambas especies, particularmente en cebada que mostró un alto contraste de tolerancia dependiendo de la ocurrencia del estrés, llevando a un decrecimiento de la biomasa subterránea (por mortalidad de tejido radical). A su vez, la tolerancia al anegamiento (parcial en el caso de cebada y general en el caso de trigo) estuvo ligada a la capacidad de generar aerénquima en las raíces adventicias, lo que seguramente facilitó la aireación de tales tejidos, y por lo tanto se mantuvo el crecimiento radical (capítulo II).

Hipótesis (2): El impacto negativo del anegamiento sobre el rendimiento por planta está relacionado con la generación de biomasa aérea y su funcionalidad. Lo anterior es modulado por la conductancia estomática que determinan el CO₂ a ser fijado por fotosíntesis. En las especies más sensibles, como arveja y canola, además de cierre

estomático, se producen limitaciones no estomáticas, como un aumento de la resistencia del mesófilo, daño al aparato fotosintético y senescencia acelerada foliar.

De acuerdo con lo encontrado en el experimento a escala de planta, se puede aceptar la hipótesis planteada. La producción de grano por planta se vio altamente condicionada por la capacidad de generar biomasa aérea, la cual a su vez fue afectada en diferente magnitud de acuerdo con el momento de anegamiento y a la especie analizada. En el caso de arveja y canola, las especies más sensibles, las reducciones en el rendimiento por planta (en arveja el efecto de ambos anegamientos fue tan drástico que en promedio sólo alcanzó al 10% de los controles, en canola el impacto fue sustancialmente mayor tras el anegamiento tardío), coincidieron con disminuciones en la biomasa del vástago (capítulo II). Dentro de las pérdidas de biomasa aérea, se destaca el alto impacto negativo en el peso de hoja verde durante el anegamiento tardío en canola y de los anegamientos tempranos y tardío en el caso de arveja (capítulo III), lo cual implicó una disminución en la superficie fotosintetizante. Además de haberse reducido la biomasa de hoja verde por planta en canola (con anegamiento temprano) y arveja (con ambos anegamientos), las hojas remanentes también disminuyeron su potencial de fijación de carbono debido a limitantes estomáticas al principio del anegamiento y complementado por restricciones no estomáticas luego (daño al fotosistema II, disminución de la conductancia del mesófilo y clorosis foliar; capítulo II).

En trigo sólo se observaron leves disminuciones en el rendimiento y la biomasa aérea leves tras ambos momentos de anegamientos y en cebada tras el anegamiento temprano. Como fue descrito en la hipótesis (1), cebada mostró tolerancia parcial al anegamiento ya que presentó una performance similar a los controles con el

anegamiento temprano, aunque el anegamiento tardío condujo a pérdidas significativas en el rendimiento, vinculadas a una merma en la biomasa aérea (capítulo II). Respecto de la funcionalidad foliar, en el caso de trigo, en líneas generales, la tasa de fotosíntesis de las plantas anegadas fue similar a los controles, reflejando la alta tolerancia frente al estrés comparado con las especies sensibles. En cuanto a cebada, se registró que el anegamiento temprano condujo a pérdidas reversibles en la fijación de carbono debidas principalmente a restricciones estomáticas (baja disponibilidad de CO_2 intracelular; capítulo II).

Hipótesis (3): La pérdida diferencial de rendimiento por anegamiento entre los distintos cultivos se relaciona con la magnitud de reducción en la interceptación de la radiación (e_i), y con disminuciones en la funcionalidad del área verde, condicionando la conversión de la radiación interceptada en biomasa (EUR).

De acuerdo con los resultados correspondientes a los experimentos de micro-canopeo de 2017 y 2018, la hipótesis puede ser aceptada. En el caso de trigo, el cultivo que resultó más tolerante al anegamiento, se observó que los rendimientos de los micro-canopeos anegados en etapas tardías o tempranas no presentaron diferencias significativas en el rendimiento respecto de los controles (capítulo IV). En concordancia, la e_i se recuperó rápidamente una vez finalizado el anegamiento temprano mientras que, en el anegamiento tardío sólo se evidenciaron disminuciones cerca de madurez (capítulo IV). Asimismo, la EUR también se recuperó rápidamente luego de removido el anegamiento tardío y en el caso del anegamiento temprano se evidenciaron disminuciones leves post-anegamiento sólo en uno de los años

experimentales (capítulo IV). En el caso de cebada, su alta tolerancia frente al anegamiento temprano se vio reflejada en rendimientos similares a los controles en ambos años (capítulo IV); como consecuencia de una recuperación absoluta en la e_i la cual mostró una leve reducción tras el anegamiento temprano. La recuperación en la e_i fue acompañada de un restablecimiento total en la EUR durante post-anegamiento (capítulo IV). Cebada mostró un mayor grado de sensibilidad al anegamiento tardío con importantes mermas en el rendimiento (capítulo IV). De igual manera, la eficiencia de intercepción de la radiación también se vio afectada desde finales de anegamiento tardío, sin posibilidad de recuperación, lo cual redundó en una menor capacidad de captar el recurso lumínico (capítulo IV). A su vez, la EUR también se vio afectada negativamente (durante el anegamiento en 2018 y a lo largo de post-anegamiento en ambos años), reduciendo la conversión de la radiación interceptada en biomasa, y transitivamente, en grano (capítulo IV).

En el caso de canola, especie que se perfiló como sensible al anegamiento, se pudo observar que las pérdidas moderadas en el rendimiento tras el anegamiento temprano, coincidieron con una alta disminución en la capacidad de interceptar radiación, que se prolongó luego de terminado el anegamiento (capítulo IV). Además, estos cambios en la captación de la luz se vieron acompañados de un alto impacto negativo en la EUR durante el anegamiento temprano, reduciéndose drásticamente la utilización del recurso lumínico captado (capítulo IV). Por otro lado, el anegamiento tardío trajo consigo pérdidas graves en el rendimiento de canola, también relacionado con una caída importante en la eficiencia de intercepción desde mediados de anegamiento (vinculado a una drástica reducción en el IAF verde), sin capacidad de recuperarse (capítulo IV). A su vez, la eficiencia de utilización de la radiación disminuyó durante el período de

anegamiento tardío y en el caso de 2018 también durante post-anegamiento (capítulo IV). En lo que respecta a arveja, la última especie en el ranking de tolerancia al anegamiento, el estrés por anegamiento en cualquiera de las dos etapas del ciclo generó pérdidas muy graves sobre el rendimiento, lo cual estuvo condicionado por caídas irreversibles en la eficiencia de intercepción desde mediados de cada anegamiento, llevando a una eficiencia de intercepción prácticamente nula en los micro-canopeos estresados (capítulo IV). Por otra parte, como era esperable dada la alta sensibilidad al estrés, también se generaron mermas drásticas e irreversibles en la EUR, lo cual limitó la generación de biomasa y por ende llevó a rendimientos cuasi nulos tras ambos anegamientos (capítulo IV).

Hipótesis (4): El impacto del anegamiento sobre las especies en referencia a las hipótesis anteriores, es específicamente mayor cuando ocurre en etapas tardías, coincidentes con la definición de rendimiento.

Siguiendo los resultados encontrados en esta tesis tanto a escala de planta, como de micro-canopeo, no es posible aceptar esta hipótesis. Si bien en el caso de cebada y canola el contraste entre momentos de anegamiento es muy notorio, no ocurre lo mismo en trigo (posicionado como el más tolerante de los 4 cultivos) ni con arveja (el cultivo más sensible de los estudiados). En el caso de trigo, se observó que a escala de planta sí hubo mayor impacto negativo sobre el rendimiento por planta con el anegamiento tardío, ligado al menor número de granos por espiga (capítulo III). Sin embargo, a escala de micro-canopeo, las diferencias con el tratamiento control se diluyeron dada la compensación dentro de la estructura competitiva del conjunto de plantas, siendo

estadísticamente iguales ambos tratamientos de anegamiento y control (capítulo IV). En lo que respecta a arveja, dada la alta sensibilidad de esta especie al anegamiento indistintamente del momento de ocurrencia del mismo, se registraron pérdidas severas en la producción de grano por planta (experimento 2016; capítulo III) y por unidad de área (experimentos 2017 y 2018; capítulo IV) debido principalmente a una drástica reducción en el número de vainas y de granos por vaina, dado por el estrés ocurriendo en el momento de definición de las estructuras reproductivas (anegamiento tardío) o por una falta de recuperación para el momento de definición de las mismas (anegamiento temprano).

Por otro lado, respaldando a la hipótesis propuesta, cebada resultó una especie relativamente tolerante al anegamiento temprano en ambas escalas de análisis (disminuyéndose solamente el peso de grano en el experimento de 2016; capítulo III); mientras que un anegamiento tardío condujo a importantes pérdidas en el rendimiento coincidiendo con el período de desarrollo de estructuras reproductivas, vinculado a una reducción significativa en el número de espigas por planta y por unidad de área y a caídas en el peso de grano (capítulos III y IV), lo cual cobra vital importancia en la aptitud para malteado cervecero. Asimismo, canola también resultó un cultivo con respuestas contrastantes dependiendo del momento de ocurrencia del anegamiento. En el caso del anegamiento temprano, esta especie mostró reducciones moderadas en el rendimiento por planta y por m^2 , dado por una caída en el número de silículas (en 2017 y 2018; capítulo IV) y por menor número de granos por silícula (en 2016; capítulo III). De todos modos, la brecha de rendimiento entre los tratamientos controles y anegados temprano fue amortiguada dada la capacidad de ramificar y equiparar las silículas por planta (2016) o por lograr establecer un número similar de granos por silícula (2017 y

2018). El tratamiento de anegamiento tardío condujo a un impacto mucho más negativo sobre el rendimiento (respecto del temprano), debido a que dicho estrés se ubicó dentro del período clave para el establecimiento de granos por silicua y generando consecuentemente una caída en el número y peso de estos (capítulo III y IV).

5.2. Esquemas de variables reguladoras de biomasa y rendimiento a escala de planta y de micro-canopeo

El esquema de la figura 5.1 indica cómo se vinculan conceptualmente las variables medidas en los experimentos (a escala de planta o de micro-canopeo) y en qué cultivo/s y tratamientos de anegamiento son afectados.

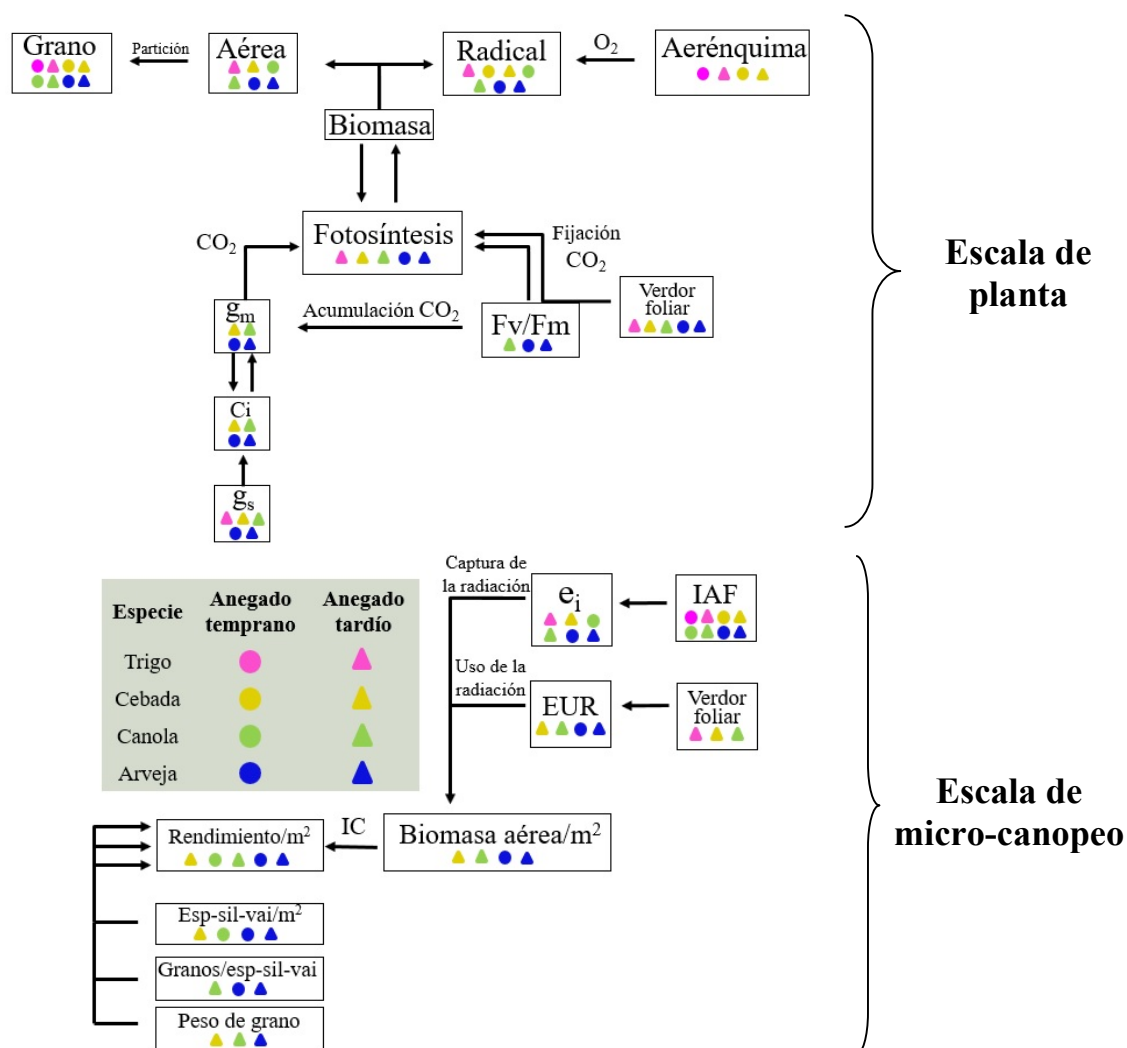


Figura 5.1. Esquema conceptual que vincula con flechas las relaciones causales entre variables de respuesta a escala de planta (recuadros): rendimiento por planta (grano), biomasa aérea y radical, generación de aerénquima, tasa fotosintética (fotosíntesis), conductancia estomática (g_s), conductancia del mesófilo (g_m), CO₂ intracelular (C_i), fluorescencia de las clorofilas (Fv/Fm) y verdor foliar; y de micro-canopeo (recuadros): índice de área foliar verde (IAF), eficiencia de intercepción de la radiación (e_i), verdor foliar, eficiencia en el uso de la radiación (EUR), biomasa aérea/m², rendimiento/m², espigas-silicuas-vainas/m², granos/espiga-silicua-vaina y peso de grano. Los diferentes símbolos representan los cultivos estudiados con anegamiento temprano o tardío, estando presente el símbolo correspondiente dentro del recuadro de cada variable de respuesta en caso de que ese cultivo con ese tratamiento de anegamiento haya sido afectado significativamente y sin capacidad de recuperación para ese atributo medido.

En el caso de trigo, tras el anegamiento temprano se evidenciaron a escala de planta leves pérdidas en grano, lo que se relacionó con un cambio en la partición a parte reproductiva, ya que la biomasa aérea equiparó a los controles. Aminorando el efecto de

este estrés, la generación de aerénquima pudo haber permitido un mayor flujo difusivo del oxígeno hacia las raíces de la planta, provocando que se mantuvieran el resto de los parámetros similares a los controles. A escala de micro-canopeo, el único parámetro afectado significativamente de forma negativa por el anegamiento fue el IAF verde, el cual no disminuyó por debajo del valor crítico ya que la intercepción de la radiación se mantuvo a niveles similares a los controles, al igual que el resto de las variables de respuesta. Con el anegamiento tardío, el trigo evaluado a escala de planta también evidenció pérdidas moderadas en el rendimiento, esta vez vinculado a disminuciones en la biomasa aérea y radical, provocado por una disminución en la tasa fotosintética cercano a madurez debido a limitantes estomáticas y a un menor verdor foliar (indicando menor concentración de clorofila). A escala de micro-canopeo, el trigo anegado tardíamente mostró disminuciones en el IAF verde y en el verdor foliar, análogamente con lo ocurrido a escala de planta, lo cual llevó a disminuciones en la intercepción de la radiación. Sin embargo, los cambios en el IAF fueron leves y siempre por encima del crítico, ya que el rendimiento no mostró diferencias significativas con los controles.

Para cebada, el anegamiento temprano trajo aparejado reducciones moderadas en peso de grano a escala de planta, relacionadas con un cambio en la partición ya que la biomasa aérea se mantuvo similar a los controles, disminuyéndose sólo la biomasa radical. La caída relativamente baja en la producción de grano por planta estuvo posiblemente vinculada a la plena recuperación de la tasa fotosintética junto a las variables que la regulan. Esto puede haber estado relacionado con una mayor disponibilidad de oxígeno en raíces por la presencia de aerénquima, permitiendo una mejor absorción de agua y nutrientes del suelo. A escala de micro-canopeo, las caídas

en el rendimiento tras el anegamiento temprano fueron suavizadas comparado con la situación de planta aislada, logrando rendimiento de grano similar a los controles. Respecto del anegamiento tardío, a escala de planta el rendimiento se vio severamente afectado cayendo no sólo la biomasa radical sino también la aérea. El impacto sobre la acumulación de biomasa en la planta estuvo en línea con disminuciones importantes en la tasa fotosintética, que a su vez se vinculó con limitantes estomáticas al principio del anegamiento, combinado luego con restricciones no estomáticas como aumento de la resistencia del mesófilo y daño al fotosistema II, además de disminuciones en el verdor foliar. En la escala de micro-canopeo, el daño por anegamiento tardío fue severo y con rendimientos restringidos por una baja importante en el número de espigas por superficie, lo cual se combinó con disminuciones en el peso de grano. La pérdida en la productividad se vinculó con limitantes en la acumulación de biomasa aérea (tal como a escala de planta), debido a restricciones en la captación de la radiación (e_i), limitada por menor superficie para captar (IAF verde) y por una menor eficiencia en el uso de la radiación, lo que podría equipararse de manera muy simplificada a las disminuciones en la capacidad fotosintética a escala de planta.

En canola a nivel de planta se observaron moderadas disminuciones en el grano producido tras el anegamiento temprano, vinculado con reducciones en la biomasa aérea y radical. Tanto la tasa fotosintética como sus variables reguladoras (g_s , g_m , F_v/F_m), se recuperaron durante post-anegamiento, dando lugar a brechas relativamente pequeñas con los controles en el rendimiento a pesar de no haberse generado tejido aerenguimático; lo que podría haber estado vinculado con el uso de reservas de la raíz pivotante durante la recuperación. Pasando a escala de micro-canopeo, las pérdidas de rendimiento también se mantuvieron moderadas tras el anegamiento temprano, dado

principalmente por una merma en el número de silicuas por superficie. En relación con las variables ecofisiológicas que regulan el crecimiento del cultivo, estas mermas en el grano se vincularon con caídas en el IAF verde, lo que afectó directamente a la capacidad de interceptar radiación, variable que no logró recuperarse plenamente a valores control. Por otro lado, el anegamiento tardío provocó a escala de planta severas disminuciones en el rendimiento, junto a caídas en la biomasa radical y aérea. Relacionado con lo anterior, la tasa de fotosíntesis cayó sin posibilidad de recuperación debido a restricciones principalmente no estomáticas, tales como el aumento de la resistencia del mesófilo, daño al fotosistema II y menor verdor foliar (reflejando limitantes en la concentración de clorofila). En cuanto al análisis de la escala de micro-canopeo, las mermas en el rendimiento también se evidenciaron, conectadas a una baja en el número de granos por silicua y en el peso de estos. El alto impacto negativo sobre el rinde se vinculó también a caídas importantes en la biomasa aérea, que a su vez estuvieron condicionadas por una baja en el IAF verde, afectando negativamente a la capacidad de intercepción de radiación. Por otro lado, a lo anterior se le sumaron restricciones en la eficiencia en el aprovechamiento de la radiación interceptada (EUR) que se relacionó con una pérdida en el verdor foliar del micro-canopeo, variables que no se pudieron recuperar durante el post-anegamiento.

Por último, en el caso de arveja, la especie más sensible, a escala de planta ambos anegamientos produjeron caídas irreversibles y graves en todas las variables de respuesta. De esta manera, el rendimiento cayó a valores prácticamente nulos, vinculado a disminuciones importantes en la biomasa aérea y radical. Lo anterior se relacionó con la extrema reducción en la tasa fotosintética, impulsada por limitantes estomáticas (al principio del anegamiento) y no estomáticas. A esto se le sumó la

incapacidad de generar tejido aerenquimático, lo que dificulta la difusión de oxígeno hacia las raíces, afectando el crecimiento y funcionamiento de las mismas, lo que repercute en la parte aérea. La alta sensibilidad al anegamiento temprano y tardío en arveja se expresó también a nivel de micro-canopeo, reflejado en graves caídas en el rendimiento, condicionadas por una baja en el número de vainas por superficie y de granos por vaina, sumado a reducciones en el peso de grano en el caso de anegamiento tardío. Asimismo, la acumulación de biomasa aérea fue afectada negativamente tras ambos anegamientos, con reducciones en el IAF verde, sumado a la pérdida en la capacidad de interceptar y utilizar la radiación solar.

5.3 Contraste breve del efecto del anegamiento con otros estreses abióticos

Como se describió anteriormente, el anegamiento, en mayor o menor medida dependiendo de la tolerancia de la especie, conduce a disminuciones en la funcionalidad de las plantas, alcanzando una menor acumulación de biomasa y por ende, de grano. Para poder poner en contexto el impacto de este estrés, resulta de utilidad hacer algunos paralelismos con estreses de otro origen, como por ejemplo el estrés hídrico por sequía y el estrés nutricional.

Chapin et al. (1987) en un trabajo muy citado, hacen mención de una serie de estrategias de compensación comunes que tienen las plantas para lidiar con limitantes de recursos (i.e. tomados como múltiples factores de estrés), como por ejemplo el aumento en la eficiencia de absorción de nitrógeno o del uso del mismo ante un estrés nutricional. Haciendo una analogía con los resultados de esta tesis, cabe mencionar la mayor EUR que presentaron los micro-canopeos de cebada y canola los controles durante el post-anegamiento. Por otro lado, Chapin et al. (1987) se enfocan en la asignación de recursos

destinados al crecimiento, poniendo como ejemplo que en el caso de la sequía las plantas suelen reducir la tasa transpiratoria a través del cierre parcial estomático, aumentando la eficiencia en el uso del agua (EUA). En el caso del anegamiento, lo que se observó en los experimentos de esta tesis fue una reducción del crecimiento de parte aérea durante el post-anegamiento, compensado por un exacerbado crecimiento de la parte radical, lo cual conduciría en favor a una restauración del balance hídrico de la planta (mayor superficie de absorción y menor superficie transpiratoria).

En lo que respecta específicamente al estrés por sequía, Toral-Juarez et al. (2021) encontraron que genotipos de café tolerantes a la sequía también mostraban alta capacidad de tolerar el anegamiento y su respectiva recuperación post-estrés, con una tasa fotosintética más cercana a los valores control. Esto resultaría de gran utilidad, dado el potencial aumento de eventos extremos por el cambio climático. Otro ejemplo de tolerancia a estrés por sequía y anegamiento fue informado para maíz por Du et al. (2016), en el cual un total 59 factores de transcripción de la familia GT correlacionaron positivamente con la tolerancia al estrés por sequía y anegamiento, encontrándose 8 genes en común para ambos estreses. En el caso del arroz, se encontró que SUB1A, un factor de transcripción de la familia ERF, disminuye la producción de etileno y ácido abscísico (ABA) durante la sumersión, economizando las reservas carbonadas y aumentando la tolerancia frente a este estrés. SUB1A también cumple un rol fundamental en la aclimatación de plantas de arroz al estrés hídrico, aumentando la tasa de recuperación a la sequía durante estadios vegetativos a través de la reducción de la pérdida de agua y la peroxidación lipídica (Fukao et al., 2011); lo cual es prueba de que estos estreses comparten vías de señalización.

A nivel del canopeo, la importancia de cada estrés radicarán en su impacto sobre los determinantes de la tasa de crecimiento de los cultivos, en particular el IAF verde, la

eficiencia de intercepción y la EUR. Dependiendo de la intensidad y duración del anegamiento, la intercepción de la radiación puede verse comprometida en aquellos cultivos sensibles en la que este estrés provoca caída significativa de hojas y senescencia (ej. canola y arveja) que limita el desarrollo del IAF. Si el anegamiento se da tardíamente, como se vio en esta tesis para arveja, canola y cebada, las posibilidades de recuperación son menores ya que el tiempo para ello es menor y los cultivos se encuentran en etapas reproductivas. Así, puede afectarse la relación fuente-destino y en aquellos cultivos donde la fuente sea crítica para el llenado de granos, sufrirán mayor impacto, aunque esto puede ser amortiguado según su capacidad de removilización de asimilados de otros órganos hacia granos. Con respecto a otros estreses, Sandaña et al. (2001) observaron en cultivos de trigo y arveja sujetos a deficiencia de fósforo que se afectó el crecimiento de los mismos debidos principalmente a efectos negativos sobre el IAF y la intercepción de radiación y no sobre la EUR. En otro trabajo, Andersen et al. (1995) mostraron que, para canola, la sequía prolongada provocó mayor impacto sobre la intercepción de la radiación que sobre la EUR. También, con un estrés altera la partición de biomasa hacia granos, se genera un impacto sobre el rendimiento. En el caso del déficit de nitrógeno, cultivos de trigo sujetos a deficiencias de N a lo largo de su ciclo, modificaron la partición de biomasa hacia la espiga y la partición de N a la espiga (Demotes-Mainard y Jeuffroy, 2001). Se vio que la partición de materia seca hacia la espiga fue menor cuanto antes se impusiera la restricción de N, mientras que la proporción de nitrógeno se incrementaba. Si bien se usan unos pocos trabajos a modo ilustrativo, es claro que cada estrés – falta o exceso de agua, como estreses nutricionales – pueden tener efectos particulares y de diferente magnitud sobre el IAF o la EUR, entre otras variables, pero debe destacarse que, en cada caso, especificar la duración,

intensidad y momento de ocurrencia son claves para poder predecir sobre que parámetro se pueden esperar mayores cambios.

5.4 Implicancias agronómicas de la tesis para futuras investigaciones y consideraciones para el manejo de estos cultivos

Análisis de la variabilidad intraespecífica para la tolerancia al anegamiento

Si bien se espera que al analizar especies con morfologías y grupos taxonómicos diferentes (trigo y cebada como representantes de las gramíneas, canola como oleaginosa y arveja siendo leguminosa) presenten variabilidad en sus respuestas frente al anegamiento, también se debe tener presente la variabilidad en la tolerancia dentro de cada especie. Como perspectiva futura, se podría profundizar en el estudio de los rasgos encontrados que confirieron tolerancia al anegamiento (como por ejemplo el mantenimiento del verdor foliar, conductancia estomática, capacidad de ramificar/macollar post-anegamiento o el mantenimiento de la eficiencia de intercepción) dentro de alguna/s de las especies estudiadas. En el caso de trigo, existen algunos trabajos que han comparado un genotipo tolerante con otro sensible al anegamiento, estudiando principalmente respuestas de biomasa radical y aérea (Arduini et al., 2016; Pampana et al., 2016), mientras que otros trabajos han analizado la penalización en el rendimiento en grupos de varios cultivares comerciales (Collaku y Harrison, 2002; Sundgren et al., 2018; Ding et al., 2020). En cebada existen también estudios que analizan la variabilidad intraespecífica, nuevamente centrándose en la penalización del rendimiento (Masoni et al., 2016; Sundgren et al., 2018), o por ejemplo en la capacidad de generar aerénquima en raíces adventicias y parámetros fisiológicos foliares (Pang. et al, 2004). Respecto de canola, en esta especie se identificaron algunos estudios proteómicos vinculando varios materiales genéticos, lo cual podría servir

de puntapié para identificar marcadores que se asocien con algún rasgo de tolerancia encontrado para esta especie frente a este estrés (Xu et al., 2015; Zou et al., 2014). Por último, para arveja no existen actualmente muchas variedades comerciales disponibles en Argentina, con lo cual se dificultaría la idea de poder profundizar en este aspecto, que sumado a la extrema sensibilidad de esta especie frente al anegamiento no lo tornaría una propuesta tan interesante como sí lo es para las otras especies. Este tipo de análisis podría colaborar con achicar la brecha entre el rendimiento potencial y real frente a un escenario de anegamiento, ya que se podría recomendar sembrar los cultivares de una misma especie que toleren mejor el exceso hídrico en zonas proclives a inundarse.

Estudio del impacto del anegamiento sobre la calidad de grano

Esta tesis aporta información sobre la tolerancia diferencial de cuatro cultivos invernales, extensivos y de amplio uso en la Región Pampeana de nuestro país (y en el mundo), señalando los distintos mecanismos fisiológicos, morfológicos, anatómicos que modulan el efecto sobre la biomasa y el rendimiento tras un anegamiento temprano o tardío en el ciclo. Si bien se discuten qué componentes de rendimiento estarían regulando las disminuciones de rendimiento en cada especie y momento de anegamiento, a futuro sería de utilidad explorar no sólo la repercusión en la cantidad, sino también en la calidad comercial e industrial de grano. Existen hasta el momento pocos trabajos que pongan el foco en el efecto del anegamiento sobre aspectos de calidad de grano. En el caso de trigo, algunos estudios se han centrado en la dinámica de deposición de macromoléculas de gluteninas y gliadinas, proteínas que tienen un rol protagónico en la definición de calidad panadera (Jiang et al., 2009; Wollmer et al., 2018) y en la acumulación de gránulos de almidón (Zhou et al., 2018); lo cual podría servir como punto de partida para vincular estas variables con

parámetros fisiológicos en estudios futuros. Para cebada no existen por el momento estudios que vinculen el efecto del anegamiento sobre la calidad de los granos. Particularmente el mercado de la industria cervecera tiene requisitos de calidad exigentes, dado que luego condiciona la factibilidad de los granos a ser malteados. Es por eso que son muy pocos los cultivares que son aceptados por esta industria, siendo rechazados cultivares de cebada cervecera que presentan buenos rendimientos potenciales, pero con alta variabilidad del calibre de grano, siendo este un aspecto indeseable para la industria cervecera. Como perspectiva a futuro, sería de utilidad poder profundizar en el potencial impacto del anegamiento temprano o tardío sobre parámetros de calidad como calibre de grano, poder germinativo o porcentaje de proteína, lo cual resulta fundamental para la aceptación por parte de la industria cervecera (Arias, 1991; Cámara arbitral de Cereales, 2013). En canola, al ser un cultivo oleaginoso, la industria califica la calidad de acuerdo con el porcentaje de aceite de los granos, y dentro de lo que es el aceite, se penaliza la presencia de glucosinolatos y de ácido erúico, los cuales en parte modulan cuán sano es ese aceite para consumo humano y animal (Cámara arbitral de Cereales, 2019). Vinculando el efecto del anegamiento con la calidad en el grano de canola, existen unos pocos estudios que han puesto el foco en este aspecto, describiendo el efecto de este estrés sobre el contenido de aceite en grano, contenido de ácidos grasos mono y polinsaturados, contenido de ácido linoleico, linolénico, erúico y glucosinolatos (Xu et al., 2015; Wollmer et al., 2018b). En este cultivo, sería fundamental entender si el anegamiento afecta o no al porcentaje de aceite en los granos ya que, en términos prácticos, se valora el peso del aceite y no del grano en sí por tratarse de una oleaginosa. En el caso de arveja, al haberse mostrado como un cultivo extremadamente sensible al anegamiento, sería conveniente evitar cualquier riesgo de anegamiento en esta especie, ya que no sería de mucha utilidad

ver cómo afecta este estrés a la calidad de grano dadas las enormes penalizaciones sobre el rendimiento como consecuencia de exposiciones al anegamiento. De hecho, hasta el momento no se encontraron trabajos que describan el efecto del anegamiento sobre la calidad de los granos en arveja, pero de cara al futuro podría pensarse en la posibilidad de estudiar el impacto sobre el tamaño de grano o sobre el porcentaje de proteína (dado que es una leguminosa).

BIBLIOGRAFÍA

- Andersen, M. N., Heidmann, T., & Plauborg, F. (1996). The effects of drought and nitrogen on light interception, growth and yield of winter oilseed rape. *Acta Agriculturae Scandinavica B-Plant Soil Sciences*, 46, 55-67. doi: 10.1080/09064719609410947
- Araki, H., Hamada, A., Hossain, M. A., and Takahashi, T. (2012). Waterlogging at jointing and/or after anthesis in wheat induces early leaf senescence and impairs grain filling. *Field Crops Research*, 137, 27-36. doi: 10.1016/j.fcr.2012.09.006
- Arduini, I., Orlandi, C., Pampana, S., and Masoni, A. (2016). Waterlogging at tillering affects spike and spikelet formation in wheat. *Crop and Pasture Science*, 67, 703-711. doi: 10.1071/CP15417
- Arias, G. (1991). Calidad industrial de la Cebada Cervecera. INIA.
- Arisnabarreta, S., and Miralles, D. J. (2008). Critical period for grain number establishment of near isogenic lines of two-and six-rowed barley. *Field Crops Research*, 107, 196-202. doi: 10.1016/j.fcr.2008.02.009
- Armstrong, W. (1979) Aeration in higher plants. *Advances in botanical research*, 7, 225-332. doi: 10.1016/S0065-2296(08)60089-0
- Ashraf, M. A. (2012). Waterlogging stress in plants: A review. *African Journal of Agricultural Research*, 7, 1976-1981. doi: 10.5897/AJAR2016.12050
- Banco Mundial. Base de datos estadísticos (2020). Extraído de <https://datos.bancomundial.org/indicador>.
- Bange, M. P., Milroy, S. P., and Thongbai, P. (2004). Growth and yield of cotton in response to waterlogging. *Field Crops Research*, 88, 129-142. doi: 10.1016/j.fcr.2003.12.002
- Barbour, M. M., Warren, C. R., Farquhar, G. D., Forrester, G. U. Y., and Brown, H. (2010). Variability in mesophyll conductance between barley genotypes, and effects on transpiration efficiency and carbon isotope discrimination. *Plant Cell and Environment*, 33, 1176-1185. doi: 10.1111/j.1365-3040.2010.02138.x
- Bassu, S., Giunta, F., and Motzo, R. (2011). Effects of sowing date and cultivar on radiation use efficiency in durum wheat. *Crop and Pasture Science*, 62, 39-47. doi: 10.1071/CP10137
- Belford, R. K., Cannell, R. Q., Thomson, R. J., and Dennis, C. W. (1980). Effects of waterlogging at different stages of development on the growth and yield of peas (*Pisum sativum* L.). *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 31, 857-869. doi: 10.1002/jsfa.2740310902
- Bernacchi, C. J., Portis, A. R., Nakano, H., von Caemmerer, S., and Long, S. P. (2002). Temperature response of mesophyll conductance. Implications for the determination of Rubisco enzyme kinetics and for limitations to photosynthesis in vivo. *Plant Physiology*, 130, 1992-1998. doi: 10.1104/pp.008250
- Bisseling, T., Van Staveren, W., & Van Kammen, A. (1980). The effect of waterlogging on the synthesis of the nitrogenase components in bacteroids of *Rhizobium leguminosarum* in root nodules of *Pisum sativum*. *Biochemical and biophysical research communications*, 93, 687-693. doi: 10.1016/0006-291X(80)91132-8
- Bohn, H. L. (1971). Redox potentials. *Soil Science*, 112, 39-45.
- Bolsa de Comercio de Rosario. (2019). Panorama del mercado nacional e internacional de legumbres. Extraído de <https://www.bcr.com.ar/es/mercados/investigacion-y-desarrollo/informativo-semanal/noticias-informativo-semanal/panorama-del-1>
- Bolsa de Comercio de Rosario. (2020). Estimaciones nacionales de producción. Extraído de: <https://www.bcr.com.ar/es/mercados/gea/estimaciones-nacionales-de-produccion/estimaciones>
- Bolsa de Comercio de Rosario. (2020). La cebada 2019/20 deja un abultado stock final y perspectivas bajistas. Extraído de: <https://www.bcr.com.ar/es/mercados/investigacion-y-desarrollo/informativo-semanal/noticias-informativo-semanal/la-cebada>
- Boyer, J. S. (1982). Plant productivity and environment. *Science*. 218, 443-448. doi: 10.1126/science.218.4571.443
- Brougham, R. W. (1958). Interception of light by the foliage of pure and mixed stands of pasture plants. *Australian Journal of Agricultural Research*, 9, 39-52. doi: 10.1071/AR9580039

- Broughton, S., Zhou, G., Teakle, N. L., Matsuda, R., Zhou, M., O'Leary, R. A., Colmer, T. D., and Li, C. (2015). Waterlogging tolerance is associated with root porosity in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Molecular Breeding*, 35, 27. doi: 10.1007/s11032-015-0243-3
- Cámara Arbitral de Cereales. Bolsa de Comercio de Rosario. (2013). "Norma V - Cebada." Extraído de: https://www.cac.bcr.com.ar/sites/default/files/2019-01/norma_v_-_res_27-2013_-_anexo_a_-_cebada_cervejera.pdf
- Cámara Arbitral de Cereales. Bolsa de Comercio de Rosario. (2019) "Norma VIII – Colza “00”/canola.”. Extraído de: https://www.cac.bcr.com.ar/sites/default/files/2019-01/norma_viii_-_colza_00_-_canola.pdf
- Cannell, R. Q., Gales, K., Snaydon, R. W., and Suhail, B. A. (1979). Effects of short term waterlogging on the growth and yield of peas (*Pisum sativum*). *Annals of Applied Biology*, 93, 327-335. doi: 10.1111/j.1744-7348.1979.tb06549.x
- Cannell, R. Q., and Belford, R. K. (1980). Effects of waterlogging at different stages of development on the growth and yield of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 31, 963-965. doi: 10.1002/jsfa.2740310915
- Chapin, F. S., Bloom, A. J., Field, C. B., & Waring, R. H. (1987). Plant responses to multiple environmental factors. *Bioscience*, 37, 49-57. doi: 10.2307/1310177
- Collaku, A., and Harrison, S. A. (2002). Losses in wheat due to waterlogging. *Crop Science*, 42, 444-450. doi: 10.2135/cropsci2002.4440
- 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.
- Colmer, T. D. and Voesenek, L. A. C. J. (2009). Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Functional Plant Biology* 36, 665–681. doi: 10.1071/FP09144
- Colmer, T.D., and Greenway, H. (2011). Ion transport in seminal and adventitious roots of cereals during O₂ deficiency. *Journal of Experimental Botany*, 62, 39-57.
- Demotes-Mainard, S., & Jeuffroy, M. H. (2001). Partitioning of dry matter and nitrogen to the spike throughout the spike growth period in wheat crops subjected to nitrogen deficiency. *Field Crops Research*, 70, 153-165. doi: 10.1016/S0378-4290(01)00133-2
- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., González, L., Tablada, M., and Robledo, Y. C. (2011). InfoStat versión 2011. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>, 8, 195-199.
- Dickin, E., and Wright, D. (2008). The effects of winter waterlogging and summer drought on the growth and yield of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *European Journal of Agronomy*, 28, 234-244. doi: 10.1016/j.eja.2007.07.010
- Ding, J., Liang, P., Wu, P., Zhu, M., Li, C., Zhu, X., Gao, D., Chen, Y., and Guo, W. (2020). Effects of waterlogging on grain yield and associated traits of historic wheat cultivars in the middle and lower reaches of the Yangtze River, China. *Field Crops Research*, 246, 107695. doi: 10.1016/j.fcr.2019.107695
- Donald, C. M., and Hamblin, J. (1976). The biological yield and harvest index of cereals as agronomic and plant breeding criteria. *Advances in Agronomy*, 28, 361-405. doi: 10.1016/S0065-2113(08)60559-3
- Drew, M. C., and Sisworo, E. J. (1979). The development of waterlogging damage in young barley plants in relation to plant nutrient status and changes in soil properties. *New Phytologist*, 82, 301-314. doi: 10.1111/j.1469-8137.1979.tb02656.x
- Du, H., Huang, M., & Liu, L. (2016). The genome wide analysis of GT transcription factors that respond to drought and waterlogging stresses in maize. *Euphytica*, 208, 113-122. doi: 10.1105/tpc.110.080325
- FAOSTAT statistical database. Food and Agriculture Organization of the United Nations [FAO]. (2020). Extraído de <http://www.fao.org/faostat/en/>
- Fiedler, S., Vepraskas, M. J., and Richardson, J. L. (2007). Soil redox potential: importance, field measurements, and observations. *Advances in Agronomy*, 94, 1-54. doi: 10.1016/S0065-2113(06)94001-2

- Feyen, L., Dankers, R., Bódis, K., Salamon, P., and Barredo, J. I. (2012). Fluvial flood risk in Europe in present and future climates. *Climate change*, 112, 47-62. doi: 10.1007/s10584-011-0339-7
- Flexas, J., and Medrano, H. (2002). Drought inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*, 89, 183-189. doi: 10.1093/aob/mcf027
- Food and Agriculture Organization of the United Nations [FAO] (2017). The Impact of Disasters and Crises on Agriculture and Food Security. Rome. FAO, 168.
- Fukao, T., Yeung, E., & Bailey-Serres, J. (2011). The submergence tolerance regulator SUB1A mediates crosstalk between submergence and drought tolerance in rice. *The Plant Cell*, 23, 412-427. doi: 10.1105/tpc.110.080325
- Gibbs, J., and Greenway, H. (2003). Mechanisms of anoxia tolerance in plants. I. Growth, survival and anaerobic catabolism. *Functional Plant Biology*, 30, 1-47. doi: 10.1071/PP98095
- Grassini, P., Indaco, G. V., Pereira, M. L., Hall, A. J., and Trápani, N. (2007). Responses to short-term waterlogging during grain filling in sunflower. *Field Crops Research*, 101, 352-363. doi: 10.1016/j.fcr.2006.12.009
- Gill, M. B., Zeng, F., Shabala, L., Böhm, J., Zhang, G., Zhou, M., and Shabala, S. (2017). The ability to regulate voltage-gated K⁺-permeable channels in the mature root epidermis is essential for waterlogging tolerance in barley. *Journal of Experimental Botany*, 69, 667-680. doi: 10.1093/jxb/erx429
- Gutierrez Boem, F. H., Lavado, R. S., and Porcelli, C. A. (1996). Note on the effects on winter and spring waterlogging on growth, chemical composition and yield of rapeseed. *Field Crops Research*, 47, 175-179. doi: 10.1016/0378-4290(96)00025-1
- Hayashi, T., Yoshida, T., Fujii, K., Mitsuya, S., Tsuji, T., Okada, Y., Hayashi, E., and Yamauchi, A. (2013). Maintained root length density contributes to the waterlogging tolerance in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Research*, 152, 27-35. doi: 10.1016/j.fcr.2013.03.020
- Healy, M. T., and Armstrong, W. (1972). The effectiveness of internal oxygen transport in a mesophyte (*Pisum sativum* L.). *Planta*, 103, 302-309. doi: 10.1007/BF00386701
- Herzog, M., Striker, G. G., Colmer, T. D., and Pedersen, O. (2016). Mechanisms of waterlogging tolerance in wheat—a review of root and shoot physiology. *Plant Cell and Environment*, 39, 1068-1086. doi: 10.1111/pce.12676
- Hirabayashi, Y., Mahendran, R., Koirala, S., Konoshima, L., Yamazaki, D., Watanabe, S., Kim, H., and Kanae, S. (2013). Global flood risk under climate change. *Nature Climate Change*, 3, 816. doi: 10.1038/nclimate1911
- Hodgson, D. R., Whiteley, G. M., and Bradnam, A. E. (1989). Effects of waterlogging in the spring on soil conditions and the growth and yield of spring barley in three cultivation systems. *Journal of Agricultural Science*, 112, 265-276. doi: 10.1017/S0021859600085166
- Hörtensteiner, S. (2006). Chlorophyll degradation during senescence. *Annual Review of Plant Biology*, 57, 55-77. doi: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105212
- Huang, B., Johnson, J. W., Nesmith, S., and Bridges, D. C. (1994). Growth, physiological and anatomical responses of two wheat genotypes to waterlogging and nutrient supply. *Journal of Experimental Botany*, 45, 193-202. doi: 10.1093/jxb/45.2.193
- Hunt, R. (1982). Plant growth analysis: second derivatives and compounded second derivatives of splined plant growth curves. *Annals of Botany*, 50, 317-328. doi: 10.1093/aob/50.3.317
- IPCC, Field C, B., (2014). Climate change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability. Part A: global and sectoral aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability, 1132.
- Iriarte, A. L. B., López, Z. B. (2014) El cultivo de colza en Argentina. Situación actual y perspectivas. I Congreso Latino Americano de canola. Passo Fundo (RS) Brasil.
- Jackson, M. B. (1979). Rapid injury to peas by soil waterlogging. *Journal of Science in Food and Agriculture*, 30, 143-152. doi: 10.1002/jsfa.2740300208
- Jackson, M. B. (2004). *The impact of flooding stress on plants and crops*. Extraído de: http://www.plantstress.com/Articles/waterlogging_i/waterlog_i.htm

- Jiang, D., Yue, H., Wollenweber, B., Tan, W., Mu, H., Bo, Y., ... & Cao, W. (2009). Effects of post-anthesis drought and waterlogging on accumulation of high-molecular-weight glutenin subunits and glutenin macropolymers content in wheat grain. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 195, 89-97. doi: 10.1111/j.1439-037X.2008.00353.x
- Jobbágy, E. G. and Nosoetto, M. D. (2009). Napas freáticas: pautas para comprender y manejar su impacto en la producción. XVII Congreso Nacional de AAPRESID. Argentina.
- Jones, H. G. (1985). Partitioning stomatal and non stomatal limitations to photosynthesis. *Plant Cell and Environment*, 8, 95-104. doi: 10.1111/j.1365-3040.1985.tb01227.x
- Justin, S. H. F. W., and Armstrong, W. (1987). The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. *New Phytologist*, 106, 465-495. doi: 10.1111/j.1469-8137.1987.tb00153.x
- Kaur, G., Singh, G., Motavalli, P. P., Nelson, K. A., Orłowski, J. M., and Golden, B. R. (2020). Impacts and management strategies for crop production in Waterlogged/Flooded soils: A review. *Agronomy Journal*, 112, 1475-1501. doi: 10.1002/agj2.20093
- Kirkegaard, J. A., Lilley, J. M., Brill, R. D., Ware, A. H., and Walela, C. K. (2018). The critical period for yield and quality determination in canola (*Brassica napus* L.). *Field Crops Research*, 222, 180-188. doi: 10.1016/j.fcr.2018.03.018
- Kuppel, S., Houspanossian, J., Nosoetto, M. D., and Jobbágy, E. G. (2015). What does it take to flood the Pampas?: Lessons from a decade of strong hydrological fluctuations. *Water Resources Research*, 51, 2937-2950. doi: 10.1002/2015WR016966
- Kwon, J. S., Snook, J. T., Wardlaw, G. M., and Hwang, D. H. (1991). Effects of diets high in saturated fatty acids, canola oil, or safflower oil on platelet function, thromboxane B2 formation, and fatty acid composition of platelet phospholipids. *The American journal of clinical nutrition*, 54, 351-358. doi: 10.1093/ajcn/54.2.351
- Leul, M., and Zhou, W. (1998). Alleviation of waterlogging damage in winter rape by application of uniconazole: effects on morphological characteristics, hormones and photosynthesis. *Field Crops Research*, 59, 121-127. doi: 10.1016/S0378-4290(98)00112-9
- Liao, C. T. and Lin, C. H. (2001). Physiological adaptation of crop plants to flooding stress. *Proceeding of the National Science Council, Republic of China Part B25* 148-157.
- Li, C., Jiang, D., Wollenweber, B., Li, Y., Dai, T., and Cao, W. (2011). Waterlogging pretreatment during vegetative growth improves tolerance to waterlogging after anthesis in wheat. *Plant Science*, 180, 672-678. doi: 10.1016/j.plantsci.2011.01.009
- Loades, K. W., Bengough, A. G., Bransby, M. F., and Hallett, P. D. (2013). Biomechanics of nodal, seminal and lateral roots of barley: effects of diameter, waterlogging and mechanical impedance. *Plant and Soil*, 370, 407-418. doi: 10.1007/s11104-013-1643-y
- Mackill, D. J., Ismail, A. M., Singh, U. S., Labios, R. V., & Paris, T. R. (2012). Development and rapid adoption of submergence-tolerant (Sub1) rice varieties. *Advances in agronomy*, 115, 299-352. doi: 10.1016/B978-0-12-394276-0.00006-8
- Malik, A. I., Colmer, T. D., Lambers, H., and Schortemeyer, M. (2001). Changes in physiological and morphological traits of roots and shoots of wheat in response to different depths of waterlogging. *Functional Plant Biology*, 28, 1121-1131. doi: 10.1071/PP01089
- Malik, A. I., Colmer, T. D., Lambers, H., Setter, T. L., and Schortemeyer, M. (2002). Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat. *New Phytologist* 153, 225-236. doi: 10.1046/j.0028-646X.2001.00318.x
- Malik, A. I., Ailewe, T. I., and Erskine, W. (2015). Tolerance of three grain legume species to transient waterlogging. *AoB Plants*, 7. doi: 10.1093/aobpla/plv040
- Marti, J., Savin, R., and Slafer, G. A. (2015). Wheat yield as affected by length of exposure to waterlogging during stem elongation. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 201, 473-486. doi: 10.1111/jac.12118
- Martínez, M., Arata, A. F., Lázaro, L., Stenglein, S. A., & Dinolfo, M. I. (2019). Effects of waterlogging stress on plant-pathogen interaction between *Fusarium poae* and wheat/barley. *Acta Scientiarum. Agronomy*, 41. doi: 10.4025/actasciagron.v41i1.42629
- Masoni, A., Pampana, S., and Arduini, I. (2016). Barley Response to Waterlogging Duration at Tillering. *Crop Science*, 56, 2722-2730. doi: 10.2135/cropsci2016.02.0106

- Maxwell, K., and Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51, 659-668. doi: 10.1093/jexbot/51.345.659
- McDonald, G. K., & Dean, G. (1996). Effect of waterlogging on the severity of disease caused by *Mycosphaerella pinodes* in peas (*Pisum sativum* L.). *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 36, 219-222. doi: 10.1071/EA9960219
- Milroy, S. P., and Bange, M. P. (2013). Reduction in radiation use efficiency of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) under repeated transient waterlogging in the field. *Field Crops Research*, 140, 51-58. doi: 10.1016/j.fcr.2012.10.016
- Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca (2020). Estimaciones agrícolas. Extraído de: https://www.magyp.gob.ar/sitio/areas/estimaciones/_archivos/estimaciones/200000_2020/200800_Agosto/200806_Informe%20Semanal%20al%2006-08-2020.pdf
- Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca (2020). Arvejas 2019-2020. Extraído de: https://www.argentina.gob.ar/sites/default/files/informe_arvejas2.pdf
- Monteith, J. L. (1977). Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281, 277-294. doi: 10.1098/rstb.1977.0140
- Muchow, R. C., Robertson, M. J., and Pengelly, B. C. (1993). Radiation-use efficiency of soybean, mungbean and cowpea under different environmental conditions. *Field Crops Research*, 32, 1-16. doi: 10.1016/0378-4290(93)90017-H
- Nishiyama, Y., Allakhverdiev, S. I., and Murata, N. (2006). A new paradigm for the action of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1757, 742-749. doi: 10.1016/j.bbabi.2006.05.013
- Olgun M., Metin K. A., Cemal A. M. and Caglar A. (2008). The effect of waterlogging in wheat (*T. aestivum* L.). *Acta Agriculturae Scandinavica Section- B Soil and Plant Science*, 58, 193–198. doi: 10.1080/09064710701794024
- Pampana, S., Masoni, A., and Arduini, I. (2016a). Grain yield of durum wheat as affected by waterlogging at tillering. *Cereal Research Communications*, 44, 706-716. doi: 10.1556/0806.44.2016.026
- Pampana, S., Masoni, A., and Arduini, I. (2016b). Response of cool-season grain legumes to waterlogging at flowering. *Canadian Journal of Plant Science*, 96, 597-603. doi: 10.1139/cjps-2015-0268
- Pang, J., Zhou, M., Mendham, N., and Shabala, S. (2004). Growth and physiological responses of six barley genotypes to waterlogging and subsequent recovery. *Australian Journal of Agricultural Research*, 55, 895-906. doi: 10.1071/AR03097
- Pang, J., Ross, J., Zhou, M., Mendham, N., and Shabala, S. (2007). Amelioration of detrimental effects of waterlogging by foliar nutrient sprays in barley. *Functional Plant Biology*, 34, 221-227. doi: 10.1071/FP06158
- Passarella, V. S., Savin, R., and Slafer, G. A. (2002). Grain weight and malting quality in barley as affected by brief periods of increased spike temperature under field conditions. *Australian Journal of Agricultural Research*, 53, 1219-1227. doi: 10.1071/AR02096
- Pedersen, O., Perata, P., and Voesenek, L. A. C. J. (2017). Flooding and low oxygen responses in plants. *Functional Plant Biology*, 44, iii-vi. doi: 10.1071/FPv44n9_FO
- Peretti, M., Spennemann, P., and Fernández Long, M. E. (2020). Cambios observados en la humedad del suelo en Argentina (1971-2018). XVIII Reunión Argentina y IX Latinoamericana de Agrometeorología.
- Ponnamperuma, F. N. (1972). The chemistry of submerged soils. In *Advances in agronomy* (24, 29-96). Academic Press.
- Powell, N., Ji, X., Ravash, R., Edlington, J., and Dolferus, R. (2012). Yield stability for cereals in a changing climate. *Functional Plant Biology*, 39, 539-552. doi: 10.1071/FP12078
- PRISM, GraphPad. 5.(2009). GraphPad Software. San Diego, CA, USA.
- Przywara, G., and Stępniewski, W. (1999). The influence of waterlogging at different temperatures on penetration depth and porosity of roots and on stomatal diffusive resistance of pea and maize seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum*, 21, 405-411. doi: 10.1007/s11738-999-0013-0

- Robertson D., Zhang H., Palta J. A., Colmer, T. D., and Turner N. C. (2009). Waterlogging affects the growth, development of tillers, and yield of wheat through a severe, but transient, N deficiency. *Crop and Pasture Science*, 60, 578–586. doi: 10.1071/CP08440
- Sadras, V., & Dreccer, M. F. (2015). Adaptation of wheat, barley, canola, field pea and chickpea to the thermal environments of Australia. *Crop and Pasture Science*, 66, 1137–1150. doi: 10.1071/CP15129
- Samad, A., Meisner, C. A., Saifuzzaman, M., and Ginkel, M. V. (2001). Waterlogging tolerance. En application of Physiology in Wheat Breeding. No. CIS-3228. CIMMYT.
- de San Celedonio, R. P., Abeledo, L. G., and Miralles, D. J. (2014a). Identifying the critical period for waterlogging on yield and its components in wheat and barley. *Plant and Soil*, 378, 265–277. doi: 10.1007/s11104-014-2028-6
- de San Celedonio, R. P., Micheloud, J. R., Abeledo, L. G., Miralles, D. J., and Slafer, G. A. (2014b) Riesgo de anegamiento en trigo (*Triticum aestivum* L.) para distintas localidades de la región triguera argentina. *Ciencia del Suelo*, 32, 233–246.
- de San Celedonio, R. P., Abeledo, L. G., Mantese, A. I., and Miralles, D. J. (2017). Differential root and shoot biomass recovery in wheat and barley with transient waterlogging during preflowering. *Plant and Soil*, 417, 481–498. doi: 10.1007/s11104-017-3274-1
- Sandaña, P., Ramírez, M., & Pinochet, D. (2012). Radiation interception and radiation use efficiency of wheat and pea under different P availabilities. *Field Crops Research*, 127, 44–50. doi: 10.1016/j.fcr.2011.11.005
- Sayre, K., Van Ginkel, M., Rajaram, S., and Ortiz-Monasterio, I. (1994) Tolerance to waterlogging losses in spring bread wheat: effect of time of onset on expression. *Annual Wheat Newsletter* 40, 165–171.
- Setter, T. L., and Waters, I. (2003). Review of prospects for germplasm improvement for waterlogging tolerance in wheat, barley and oats. *Plant and Soil*. 253, 1–34. doi: 10.1023/A:1024573305997
- Shrestha, A. (2017). Variability in mesophyll conductance to CO₂ in grain legumes. [pHD thesis]. University of Sidney.
- Siddique, K. H. M., Walton, G. H., Seymour, M. (1993). A comparison of seed yields of winter grain legumes in Western Australia. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 33, 915–922. doi: 10.1071/EA9930915
- Sinclair, T. R., and Horie, T. (1989). Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: a review. *Crop Science*, 29, 90–98. doi: 10.2135/cropsci1989.0011183X002900010023x
- Sinclair, T. R., and Muchow, R. C. (1999). Radiation use efficiency. *Advances in Agronomy*, 65, 215–265. doi: 10.1016/S0065-2113(08)60914-1
- Solaiman, Z., Colmer, T. D., Loss, S. P., Thomson, B. D., and Siddique, K. H. M. (2007). Growth responses of cool-season grain legumes to transient waterlogging. *Australian Journal of Agricultural Research*, 58, 406–412. doi: 10.1071/AR06330
- Srivastava, D. S., Kolasa, J., Bengtsson, J., Gonzalez, A., Lawler, S. P., Miller, T. E., Munguia, P., Romanuk, T., Schneider, D.C. and Trzcinski, M. K. (2004). Are natural microcosms useful model systems for ecology?. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 379–384. doi: 10.1016/j.tree.2004.04.010
- Striker, G. G., Insausti, P., Grimoldi, A. A., Ploschuk, E. L., Vasellati, V. (2005). Physiological and anatomical basis of differential tolerance to soil flooding of *Lotus corniculatus* L. and *Lotus glaber* Mill. *Plant and Soil*. 276, 301–311. doi: 10.1007/s11104-005-5084-0
- Striker, G. G., Insausti, P., Grimoldi, A. A., Vega, A. S. (2007). Trade-off between root porosity and mechanical strength in species with different types of aerenchyma. *Plant Cell and Environment*, 30, 580–589. doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01639.x
- Striker, G. G. (2012a). Time is on our side: the importance of considering a recovery period when assessing flooding tolerance in plants. *Ecological Research* 27, 984–987. doi: 10.1007/s11284-012-0978-9
- Striker, G. G. (2012b). Flooding stress on plants: anatomical, morphological and physiological responses. *Botany*, 1, 3–28.

- Striker, G. G., Casas, C., Manzur, M. E., Ploschuk, R. A., and Casal, J. J. (2014). Phenomic networks reveal largely independent root and shoot adjustment in waterlogged plants of *Lotus japonicus*. *Plant Cell and Environment*, 37, 2278-2293. doi: 10.1111/pce.12268
- Sundgren, T. K., Uhlen, A. K., Waalen, W., & Lillemo, M. (2018). Field screening of waterlogging tolerance in spring wheat and spring barley. *Agronomy*, 8, 38. doi: 10.3390/agronomy8040038
- Tan, X., Xu, H., Khan, S., Equiza, M. A., Lee, S. H., Vaziriyeganeh, M., and Zwiazek, J. J. (2018). Plant water transport and aquaporins in oxygen-deprived environments. *Journal of Plant Physiology*, 227, 20-30. doi: 10.1016/j.jplph.2018.05.003
- Thomson, C. J., Colmer, T. D., Watkin, E. L. J., and Greenway, H. (1992). Tolerance of wheat (*Triticum aestivum* cvs Gamanya and Kite) and triticale (*Triticosecale* cv. Muir) to waterlogging. *New Phytologist*, 120, 335-344. doi:10.1111/j.1469-8137.1992.tb01073.x
- Toral-Juárez, M. A., Avila, R. T., Cardoso, A. A., Brito, F. A., Machado, K. L., Almeida, W. L., & DaMatta, F. M. (2021). Drought-tolerant coffee plants display increased tolerance to waterlogging and post-waterlogging reoxygenation. *Environmental and Experimental Botany*, 182, 104311. doi: 10.1016/j.envexpbot.2020.104311
- USA Department of Agriculture Risk Management Agency Cause of Loss Historical Data. Extraído de <https://www.rma.usda.gov/data/cause.html>
- Visser, E. J., and Voesenek, L. A. C. J. (2005). Acclimation to soil flooding—sensing and signal-transduction. *Plant and Soil*, 274, 197–214. doi: 10.1007/s1-4020-4099-7 10
- Voesenek, L. A. C. J., Armstrong, W., Bögemann, G. M., Colmer, and T. D., McDonald, M. P. (1999). A lack of aerenchyma and high rates of radial oxygen loss from the root base contribute to the waterlogging intolerance of *Brassica napus*. *Australian Journal of Agricultural Research*, 26, 87 – 93. doi: 10.1071/PP98086
- Walker, B. J., Orr, D. J., Carmo-Silva, E., Parry, M. A., Bernacchi, C. J., and Ort, D. R. (2017). Uncertainty in measurements of the photorespiratory CO₂ compensation point and its impact on models of leaf photosynthesis. *Photosynthesis Research*, 132, 245-255. doi: 10.1007/s11120-017-0369-8
- Watson, E. R., Lapins, P., and Barron, R. J. W. (1976). Effect of waterlogging on the growth, grain and straw yield of wheat, barley and oats. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 16, 114-122. doi: 10.1071/EA9760114
- Wollmer, A. C., Pitann, B., and Mühling, K. H. (2018a). Waterlogging events during stem elongation or flowering affect yield of oilseed rape (*Brassica napus* L.) but not seed quality. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 204, 165-174. doi: 10.1111/jac.12244
- Wollmer, A. C., Pitann, B., & Mühling, K. H. (2018b). Grain storage protein concentration and composition of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) as affected by waterlogging events during stem elongation or ear emergence. *Journal of Cereal Science*, 83, 9-15. doi: 10.1016/j.jcs.2018.07.007
- Wu, J. D., Li, J. C., Wei, F. Z., Wang, C. Y., Zhang, Y., and Sun, G. (2014). Effects of nitrogen spraying on the post-anthesis stage of winter wheat under waterlogging stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 36, 207-216. doi: 10.1007/s11738-013-1401-z
- Wu, X., Tang, Y., Li, C., Wu, C., and Huang, G. (2015). Chlorophyll fluorescence and yield responses of winter wheat to waterlogging at different growth stages. *Plant Production Science*, 18, 284-294. doi: 10.1626/ppp.18.284
- Wu, X., Tang, Y., Li, C., McHugh, A. D., Li, Z., and Wu, C. (2018). Individual and combined effects of soil waterlogging and compaction on physiological characteristics of wheat in southwestern China. *Field Crops Research*, 215, 163-172. doi: 10.1016/j.fcr.2017.10.016
- Xu, M., Ma, H., Zeng, L., Cheng, Y., Lu, G., Xu, J., Zhang, X., and Zou, X. (2015). The effect of waterlogging on yield and seed quality at the early flowering stage in *Brassica napus* L. *Field Crops Research*, 180, 238-245. doi: 10.1016/j.fcr.2015.06.007
- Xu, J., Qiao, X., Tian, Z., Zhang, X., Zou, X., Cheng, Lu, G., Zeng, L., Fu, G., Ding, X., and Lv, Y. (2018). Proteomic Analysis of Rapeseed Root Response to Waterlogging Stress. *Plants*, 7, 71. doi: 10.3390/plants7030071

- Zeng, F., Shabala, L., Zhou, M., Zhang, G., and Shabala, S. (2013). Barley responses to combined waterlogging and salinity stress: separating effects of oxygen deprivation and elemental toxicity. *Frontiers in Plant Science*, 4, doi: 10.3389/fpls.2013.00313
- Zheng, C., Jiang, D., Liu, F., Dai, T., Jing, Q., and Cao, W. (2009). Effects of salt and waterlogging stresses and their combination on leaf photosynthesis, chloroplast ATP synthesis, and antioxidant capacity in wheat. *Plant Science* 176, 575-582. doi: 10.1016/j.plantsci.2009.01.015
- Zhou, W., and Lin, X. (1995). Effects of waterlogging at different growth stages on physiological characteristics and seed yield of winter rape (*Brassica napus* L.). *Field Crops Research*, 44, 103-110. doi: 10.1016/0378-4290(95)00075-5
- Zhou, W., Zhao, D., and Lin, X. (1997). Effects of waterlogging on nitrogen accumulation and alleviation of waterlogging damage by application of nitrogen fertilizer and mixtalol in winter rape (*Brassica napus* L.). *Journal of Plant Growth Regulation*, 16, 47-53. doi: 10.1007/PL00006974
- Zhou, M. X., Li, H. B., and Mendham, N. J. (2007). Combining ability of waterlogging tolerance in barley. *Crop Science*, 47, 278-284. doi: 10.2135/cropsci2006.02.0065
- Zhou, Q., Huang, M., Huang, X., Liu, J., Wang, X., Cai, J., ... & Jiang, D. (2018). Effect of post-anthesis waterlogging on biosynthesis and granule size distribution of starch in wheat grains. *Plant Physiology and Biochemistry*, 132, 222-228. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.08.035
- Zou, X., Hu, C., Zeng, L., Cheng, Y., Xu, M., & Zhang, X. (2014). A comparison of screening methods to identify waterlogging tolerance in the field in *Brassica napus* L. during plant ontogeny. *PLoS One*, 9, e89731. doi: 10.1371/journal.pone.0089731

ANEXO

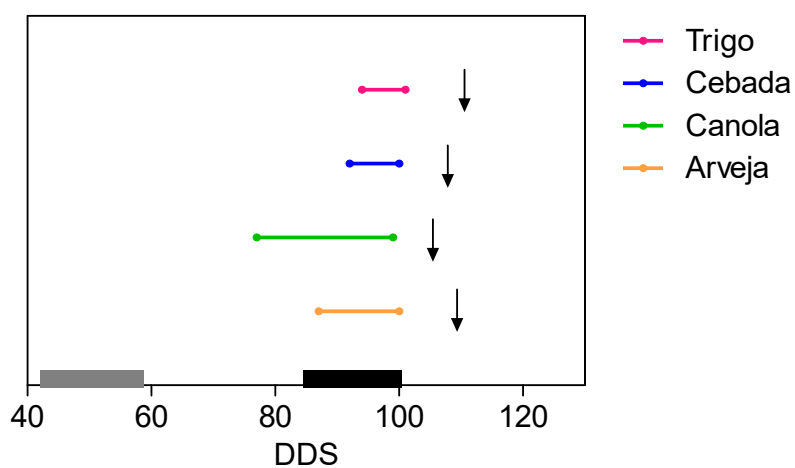


Figura A2.1. Período de floración de trigo, cebada, canola y arveja, representado por cada línea horizontal, expresado en días después de la siembra (DDS). Como muestra la figura, el período de floración de canola es más extenso que el resto de las especies. Las flechas ubicadas a la derecha de los segmentos indican el comienzo aproximado del llenado de grano para cada especie. Las barras grises y negras representan el período de 14 días de anegamiento temprano y tardío, respectivamente.

Cuadro A3.1. Valores F del ANOVA de una vía (factor: ‘tratamiento’, niveles: control, anegado temprano y anegado tardío) para rendimiento y las variables asociadas: número de espigas/silicuas/vainas por planta, granos por espiga/silicua/vaina, peso de 1000 granos e índice de partición a grano de plantas de trigo, cebada, canola y arveja evaluadas a madurez. También se hicieron análisis para número de macollos/ramificaciones por planta evaluados al final de anegamiento temprano (comparando controles y plantas anegadas temprano con una prueba t de Student) y evaluando también al final del anegamiento tardío y madurez (comparando entre todos los tratamientos con un ANOVA de una vía). n.s., $P > 0.05$; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$. Los grados de libertad para cada fuente de variación fueron 2 (‘tratamiento’), y 15 (‘error’) en el análisis de ANOVA. Los grados de libertad fueron 1 (‘tratamiento’) y 10 (‘error’) para la prueba t de Student.

		Trigo	Cebada	Canola	Arveja
Variables de rendimiento	Rendimiento por planta	13,55***	62,35***	86,6***	48,12***
	Espigas/silicuas/vainas por planta	5,02*	19,05***	23,36***	55,54***
	Granos por espiga/silicua/vaina	13,38***	0,27 n.s.	117,69***	24,68***
	Peso de 1000 granos	10,48***	24,30***	4,95*	19,02***
	Índice de partición a grano	15,66***	2,89 n.s.	126,07***	4,47*
Variables morfológicas	Macollos/ramificaciones al final de wl temprano	0,83 n.s.	0,76 n.s.	1,16*	0,64 n.s.
	Macollos/ramificaciones al final de wl tardío	0,68 n.s.	4,84*	5,12*	4,22*
	Macollos/ramificaciones a madurez	0,71 n.s.	10,07***	7,93**	3,12 n.s.

Cuadro A3.2. Valores F del ANOVA de una vía (factor: ‘tratamiento’, niveles: control, anegado temprano y anegado tardío) para peso seco de hojas verdes, senescentes y muertas, tallos y biomasa reproductiva de plantas de trigo, cebada, canola y arveja evaluadas al final de cada anegamiento y a madurez. Al final de anegamiento temprano, se hicieron comparaciones entre plantas control y anegadas temprano con una prueba t de Student, mientras que al final de anegamiento tardío y a madurez las comparaciones se hicieron entre todos los tratamientos con un ANOVA de una vía. n.s., $P > 0,05$; * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. Los guiones indican ausencia de material para el compartimento en al menos uno de dos tratamientos evaluados al final de anegamiento temprano y en al menos 2 de 3 tratamientos al final de anegamiento tardío y a madurez. Los grados de libertad para cada fuente de variación fueron 2 (‘tratamiento’), y 15 (‘error’) en el ANOVA. Los grados de libertad fueron 1 (‘tratamiento’) y 10 (‘error’) para la prueba t de Student.

		Final de wl temprano	Final de wl tardío	Madurez
Trigo	Peso seco de hojas verdes	2,78*	9,23**	0,53 n.s.
	Peso seco de hojas senescentes	4,70***	2,42 n.s.	-
	Peso seco de hojas muertas	5,66***	7,40**	19,75***
	Peso seco de tallos	-	8,57**	19,5***
	Peso seco reproductivo	-	17,76***	19,81***
Cebada	Peso seco de hojas verdes	2,73*	17,85***	1,37 n.s.
	Peso seco de hojas senescentes	4,44***	6,1*	-
	Peso seco de hojas muertas	-	13***	1,27 n.s.
	Peso seco de tallos	-	8,36**	49,6***
	Peso seco reproductivo	-	6,4**	121,16***
Canola	Peso seco de hojas verdes	2,83*	32,46***	2,14 n.s.
	Peso seco de hojas senescentes	3,35**	3,61 n.s.	-
	Peso seco de hojas muertas	1,49 n.s.	1,56 n.s.	-
	Peso seco de tallos	3,00**	22,53***	9,79***
	Peso seco reproductivo	-	50,15***	13,25***
Arveja	Peso seco de hojas verdes	1,22 n.s.	92,52***	-
	Peso seco de hojas senescentes	1,58 n.s.	10,33**	-
	Peso seco de hojas muertas	-	-	1,72 n.s.
	Peso seco de tallos	0,62 n.s.	25,68***	10,42**
	Peso seco reproductivo	-	22,22***	25,73***

Cuadro A3.3. Valores F del ANOVA de una vía (factor: ‘tratamiento’, niveles: control, anegado temprano y anegado tardío) para peso seco de raíces en los estratos 0-15, 15-30, 30-45 y 45-66 cm (contando desde la superficie del suelo) de plantas de trigo, cebada, canola y arveja evaluadas al final de cada tratamiento de anegamiento y a madurez. Al final de anegamiento temprano, se hicieron comparaciones entre plantas control y anegadas temprano con una prueba t de Student, mientras que al final de anegamiento tardío y a madurez las comparaciones se hicieron entre todos los tratamientos con un ANOVA de una vía. n.s., $P > 0,05$; * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. Los guiones indican ausencia de material para el compartimento en al menos uno de dos tratamientos evaluados al final de anegamiento temprano y en al menos 2 de 3 tratamientos al final de anegamiento tardío y a madurez. Los grados de libertad para cada fuente de variación fueron 2 (‘tratamiento’), y 15 (‘error’) en el ANOVA. Los grados de libertad fueron 1 (‘tratamiento’) y 10 (‘error’) para la prueba t de Student.

		Final de wl temprano	Final de wl tardío	Madurez
Trigo	Peso seco raíces de 0-15 cm	0,90 n.s.	10,24**	2,18 n.s.
	Peso seco raíces de 15-30 cm	6,08***	15,92***	2,55 n.s.
	Peso seco raíces de 30-45 cm	5,06***	3,11 n.s.	4,76*
	Peso seco raíces de 45-66 cm	-	0,86 n.s.	2,79 n.s.
Cebada	Peso seco raíces de 0-15 cm	4,41**	16,3***	60,96***
	Peso seco raíces de 15-30 cm	4,23**	0,48 n.s.	9,01**
	Peso seco raíces de 30-45 cm	2,55*	5,62*	5,75**
	Peso seco raíces de 45-66 cm	-	1,45 n.s.	1,38 n.s.
Canola	Peso seco raíces de 0-15 cm	10,12***	3,96*	36,77***
	Peso seco raíces de 15-30 cm	4,15**	8,22**	5,00*
	Peso seco raíces de 30-45 cm	-	9,63**	3,32 n.s.
	Peso seco raíces de 45-66 cm	-	15,09***	6,77**
Arveja	Peso seco raíces de 0-15 cm	2,99*	22,77***	15,00***
	Peso seco raíces de 15-30 cm	0,47 n.s.	12,93***	10,67**
	Peso seco raíces de 30-45 cm	1,46 n.s.	12,36**	13,34***
	Peso seco raíces de 45-66 cm	-	-	7,22**



Figura A4.1. Fotos representativas de los experimentos en 2017 y 2018. Vista general de los micro-canopeos en estadio vegetativo en 2018 (a), canola en estadio reproductivo en 2017 (b), cebada en estadio reproductivo (c), vista general de los micro-canopeos en estadio reproductivo en 2018 (d), y arveja en estadio reproductivo en 2018 (e).

Cuadro A4.1. Índice de área foliar (IAF) de micro-canopeos control de trigo, cebada, canola y arveja en 2017 y 2018 evaluados al principio de anegamiento temprano y tardío. Los valores son promedios $\pm$ errores estándar de 3 réplicas.

Índice de área foliar (IAF)		2017	2018
Trigo	Antes de Wl temprano	1,97 $\pm$ 0,08	1,83 $\pm$ 0,05
	Antes de Wl tardío	5,68 $\pm$ 0,03	3,28 $\pm$ 0,20
Cebada	Antes de Wl temprano	2,54 $\pm$ 0,36	1,36 $\pm$ 0,14
	Antes de Wl tardío	7,79 $\pm$ 0,07	7,55 $\pm$ 0,38
Canola	Antes de Wl temprano	1,49 $\pm$ 0,10	0,41 $\pm$ 0,02
	Antes de Wl tardío	3,71 $\pm$ 0,34	3,53 $\pm$ 0,01
Arveja	Antes de Wl temprano	0,60 $\pm$ 0,05	0,45 $\pm$ 0,03
	Antes de Wl tardío	4,80 $\pm$ 0,26	3,22 $\pm$ 0,22