

Efectos del anegamiento en invierno y verano sobre el crecimiento y la supervivencia de *Lotus tenuis* y *Lotus corniculatus*

Osvaldo R. Vignolio, Néstor O. Maceira y Osvaldo N. Fernández

Grupo de Agroecología, Unidad Integrada Balcarce FCA-UNMdPIEEA-INTA, CC 276, 7620 Balcarce, Argentina

Resumen. *Se estudió la tolerancia al anegamiento invernal y estival de Lotus tenuis y Lotus corniculatus. Ambas leguminosas son empleadas como forrajeras en campos bajos de la Pampa Deprimida (Buenos Aires, Argentina), donde L. tenuis aparece asociada a ambientes más inundables que L. corniculatus. Los tratamientos se realizaron en macetas mantenidas en el exterior. Las plantas anegadas fueron mantenidas con un nivel de agua constante de 3 cm de altura sobre el nivel del suelo, mientras que las plantas testigos fueron regadas periódicamente. Los anegamientos se prolongaron hasta que alguna de las dos especies presentara 75% de clorosis (42 días en el tratamiento invernal y 17 días en el estival). El anegamiento invernal provocó en ambas especies reducción del crecimiento aéreo, senescencia foliar, descomposición de raíces y formación de hipertrofias en los tallos, pero no se registró mortalidad. Tal reducción fue mayor en L. corniculatus, la cual presentó además un menor desarrollo de hipertrofias caulinares. Luego del período de anegamiento invernal, las plantas de L. tenuis presentaron una recuperación más rápida de biomasa que las de L. corniculatus. El anegamiento de verano provocó severa senescencia caulinar y foliar, y no se observaron hipertrofias. Finalizado el mismo, murieron el 100% de las plantas de L. corniculatus y el 50% de las de L. tenuis. Las plantas de L. tenuis que sobrevivieron se recuperaron lentamente y los nuevos tallos se desarrollaron a partir de la corona. La mayor tolerancia al anegamiento de L. tenuis respecto a L. corniculatus resulta coherente con la segregación espacial de ambas especies registrada en estudios de campo.*

Abstract. *Tolerance to winter and summer waterlogging was experimentally studied in Lotus tenuis and Lotus corniculatus. Both legumes constitute an important forage resource in the Flooding Pampa (Buenos Aires, Argentina), where L. tenuis occupies environments more exposed to flooding than L. corniculatus. Plants were cultivated individually in pots kept outdoors. Flooded plants were kept with a constant 3 cm water level above the soil surface, while controls were periodically watered. Plants were kept flooded until 75% of chlorosis appeared on either species (42 days in the winter treatment and 17 days in the summer treatment). The winter treatment caused a decrease in aerial growth, leaf senescence, partial root decomposition and the formation of shoot hypertrophies, but no mortality. L. corniculatus was the most negatively affected species. Shoot hypertrophies were more abundant in L. tenuis. Weight recuperation after the winter waterlogging period was more rapid in L. tenuis than in L. corniculatus. The summer treatment caused high shoot senescence in both species and no hypertrophy. After the waterlogging period, 50% of L. tenuis and 100% of L. corniculatus plants died. Regrowth of surviving L. tenuis plants was slow. The higher tolerance of L. tenuis to waterlogging agrees with the habitat segregation of both species observed in field studies.*

Introducción

El anegamiento temporal del suelo es un fenómeno frecuente en muchos pastizales de zonas húmedas, que puede jugar un papel relevante como factor de selección natural y de organización comunitaria.

En los pastizales naturales de la Pampa Deprimida (Buenos Aires, Argentina), los anegamientos periódicos actúan como una fuerza opuesta al pastoreo en la organización de la comunidad vegetal, eliminando temporariamente gran número de especies exóticas y favoreciendo el incremento relativo de los componentes nativos (Chaneton et al. 1988, Paruelo y Sala 1990).

A nivel fisiológico, el anegamiento crea un ambiente anaeróbico para las raíces y por consiguiente las plantas sufren alteraciones en sus procesos funcionales, acompañados a veces por modificaciones anátomo-morfológicas. Los primeros síntomas son: reducida absorción de agua, cierre estomático, cambios en el balance hormonal, acumulación de compuestos tóxicos y clorosis, seguida luego por abscisión foliar (Kozlowski 1984, Marschener 1986). El crecimiento disminuye y, dependiendo del estado fenológico de las plantas, puede verse comprometida la reproducción (Belford et al. 1980, Kozlowski 1984, Scott et al. 1989, Oosterhuis et al. 1990). Los cambios morfológicos incluyen la aparición de hipertrofias y aerénquimas y el desarrollo de raíces adventicias (Kozlowski 1984, Etherington 1984, Marschener 1986, Grinieva y Bragina 1989).

Lotus tenuis y *Lotus corniculatus* son dos leguminosas originarias de Europa (Williams 1988), sembradas como especies forrajeras en la Pampa Deprimida. En esta región las leguminosas naturales son escasas (Vervoorst 1967, León et al. 1979) y la incorporación de estas especies representa una alternativa para incrementar la productividad primaria y la calidad forrajera de los pastizales naturales (Miñón et al. 1990). No obstante, mientras que *Lotus tenuis* se ha difundido espontáneamente, naturalizándose en la región y apareciendo con frecuencia en ambientes anegables, *Lotus corniculatus* sólo prospera en los suelos más altos y mejor drenados (Mazzanti et al. 1988). Este comportamiento es consistente con las observaciones de Grime et al. (1988) relativas a la ausencia de *Lotus corniculatus* en ambientes inundables de Inglaterra, sugiriendo que ambas especies difieren en cuanto a su comportamiento ecofisiológico frente al exceso de agua en el suelo. Sin embargo, no se han realizado experimentos que comparen las respuestas de las dos especies al anegamiento, en procura de establecer si éste es uno de los factores determinantes de la diferenciación de hábitat de ambas especies y del notable éxito ecológico de *Lotus tenuis* en la Pampa Deprimida. En el presente trabajo se pone a prueba la hipótesis que *Lotus tenuis* es menos afectado por el anegamiento que *Lotus corniculatus* en términos de crecimiento y supervivencia. Se analiza igualmente el papel de la época en que ocurre el exceso de agua, frecuentemente en otoño-invierno-primavera (Chaneton et al. 1988, Paruelo y Sala 1990, Sierra y Montecinos 1990). Si bien el verano se caracteriza por las sequías (Sierra y Montecinos, 1990), también suelen citarse inundaciones estivales (Mazzanti et al. 1988). Se espera que los resultados contribuyan a explicar la persistencia diferencial de ambas especies en ambientes sujetos a anegamientos estacionales.

Materiales y Métodos

Se realizaron dos experimentos de anegamiento en épocas contrastantes: invierno y verano. Se llevaron a cabo en el terreno experimental de la Estación Experimental Balcarce del INTA, provincia de Buenos Aires. En febrero de 1989 se cultivaron individualmente en el exterior 150 plántulas de *Lotus tenuis* (L.t.) y *Lotus corniculatus* (L.c.) en macetas de 1 litro, las que fueron regadas periódicamente. Las semillas, procedentes de pasturas sembradas dos años antes en el campo experimental Reserva 6 del INTA Balcarce a partir de semilla de origen comercial, fueron escarificadas con papel de lija e inoculadas con *Rhizobium loti*. Las plantas fueron transplantadas a macetas de 4 litros cuarenta y cinco días después de la siembra. El suelo empleado provenía del horizonte A de un argiudol típico (pH: 6.9; P: 13.13 ppm; C: 2.92 % y M. O.: 5.04 %).

En julio del mismo año se seleccionaron 48 plantas de cada especie, uniformes en número y longitud de tallos, destinadas al experimento de anegamiento invernal. Las macetas correspondientes se ubicaron en el exterior, siguiendo un arreglo espacial regular que dejaba una separación de 50 cm entre macetas, de modo de minimizar la competencia por luz. Las macetas se cubrieron en sus laterales con maderas a fin de evitar el calentamiento por el sol. Se tomaron 24 plantas por especie al azar y se anegaron (A). Las macetas se introdujeron en bolsas plásticas y se llenaron con agua manteniéndose un nivel de anegamiento de aproximadamente 3 cm por encima del suelo. Los testigos

(T) se ubicaron sobre bandejas de plástico (22x15x4 cm de largo, ancho y alto respectivamente) y se regaron periódicamente, procurando mantener en las bandejas un nivel de agua constante de aproximadamente 5 mm de altura. El período de anegamiento fue de 42 días (28/07/89 al 09/09/89). El criterio empleado para fijar dicho período consistió en prolongar el anegamiento hasta que al menos una de las dos especies presentara aproximadamente un 75% de la biomasa aérea de la mayoría de los individuos afectados por clorosis. La temperatura del agua de las macetas anegadas se registró en promedio cada 4 días.

Durante el período de anegamiento se realizaron mediciones no destructivas, consistentes en el registro de la emergencia de hojas sobre una muestra de tallos de cada planta. Los tallos, estandarizados en su longitud (5 tallos menores de 10 cm y 5 mayores de 10 cm por planta), fueron previamente identificados con anillos de color. Estas observaciones se realizaron durante un lapso de 26 días y consistieron en hacer una pequeña marca con tinta china a la última hoja expandida en cada tallo al comenzar el anegamiento (28/07/89) y un conteo de las emergidas el 23/08/89.

Finalizado el anegamiento de invierno, se quitaron las bolsas y se realizó un primer muestreo destructivo (09/09/89), tomándose al azar 12 plantas por especie y tratamiento. En las 12 plantas restantes del tratamiento de anegamiento, el agua remanente acumulada en cada bolsa se utilizó para regar a la maceta que contenía, con el fin de disminuir la pérdida de nutrientes por lixiviación. Posteriormente se realizaron dos muestreos más, con el fin de evaluar la capacidad de recuperación de las plantas que habían sido anegadas. Estas permanecieron en las mismas condiciones de las plantas testigos. El segundo correspondió a la fenofase de plena floración (07/12/89) y el tercero a la finalización del ciclo reproductivo (04/04/90). En ambos casos se tomaron seis plantas al azar por especie y tratamiento.

Para el experimento de anegamiento de verano se seleccionaron 12 plantas por especie del plantel preparado en febrero de 1989. El criterio de selección que se utilizó fue el mismo que para el experimento de invierno. El anegamiento dio comienzo cuando las plantas estaban en pleno período reproductivo (09/12/89) y se prolongó por 17 días. La metodología para anegar a las plantas, regar los testigos, y tomar la temperatura del agua, así como el criterio para suspender el anegamiento, fueron los mismos que se utilizaron en el experimento de invierno. Durante el período de anegamiento no se realizaron registros. El anegamiento se suspendió el 26/12/89 y se realizó un muestreo destructivo sobre seis plantas por especie y tratamiento, tomadas al azar. Las restantes plantas permanecieron en el campo experimental en las mismas condiciones que los testigos hasta el 09/12/90. La Figura 1 muestra el valor medio de la temperatura del aire y las precipitaciones de cada mes durante el período 1989-1990.

A partir de los muestreos destructivos se determinó el área foliar por planta y el peso seco (70°C por 48 lis.) de las siguientes fracciones: tallos verdes, tallos senescentes, hojas y raíces, así como el nivel de hipertrofias en tallos. Para la determinación del área foliar por planta se multiplicó el área foliar específica media (cm²/g materia seca) por el peso seco de hojas. Para tal fin se tomaron al azar muestras de hojas frescas y se determinó la superficie media con un lector LI-COR. Model 3000 y posteriormente su peso seco. El nivel de hipertrofias en tallos se cuantificó como el peso de tallos hipertrofiados respecto al peso total, y como la longitud de las partes hipertrofiadas respecto a la longitud total del tallo. El criterio utilizado para definir las porciones de tallos hipertrofiados fue la presencia del tejido parenquimático expuesto al exterior como consecuencia de la rotura de la epidermis, acompañado por un parénquima de color blanco y de aspecto corchoso.

Las diferencias entre especies respecto al nivel de hipertrofias y la temperatura del agua de las macetas inundadas fueron analizadas mediante pruebas de t de Student; en el segundo caso se empleó la comparación de medias apareadas por fecha. Para el resto de las variables se empleó análisis de la varianza por dos vías (ANOVA) y prueba de Tuckey para la comparación de medias procedentes de muestras de igual tamaño, y Tuckey-Kramer para las de distintos tamaños (Sokal y Rohlf 1981). En todos los casos se verificó la homogeneidad de varianzas mediante el test de Barlett. Para las variables expresadas como porcentajes se empleó la transformación de $\text{sen}^{-1} \sqrt{x}$. Se trabajó con niveles de significancia de $\alpha = 0.05$ y $\alpha = 0.01$.

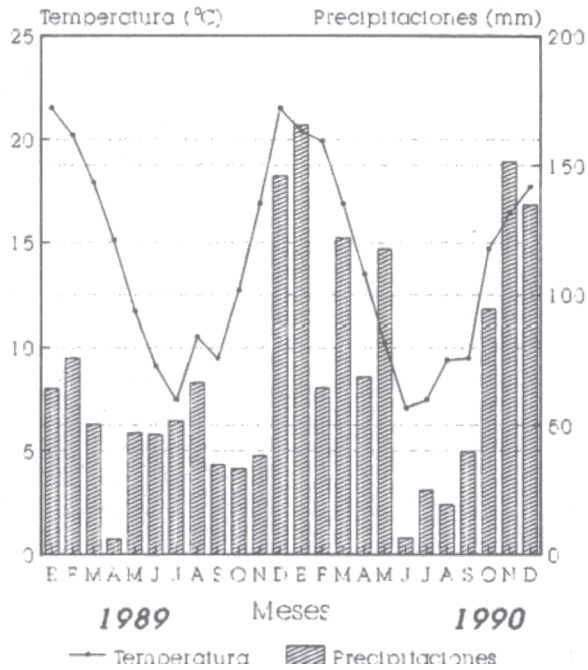


Figura 1. Precipitaciones y temperaturas medias mensuales correspondientes al período experimental.
Figure 1. Rainfall and temperature monthly mean during the experiment.

Resultados

Anegamiento de invierno

Las especies difirieron en sus respuestas al anegamiento invernal, observándose interacción significativa especie por tratamiento para la mayor parte de las variables consideradas (Tabla 1). *L. corniculatus* fue la especie más sensible, con disminución de peso seco total de 55% respecto al testigo al finalizar el período de anegamiento, en tanto que en *L. tenuis* la disminución fue del 30%. El comportamiento de las plantas testigo de ambas especies fue muy semejante, registrándose solamente valores superiores en L.c. para las variables superficie media de hoja y área foliar por planta. En L.c. (A) se observó clorosis y abscisión foliar de las hojas que estaban presentes al comenzar el anegamiento, en tanto que en LA. (A) no se manifestaron tales síntomas. En ambas especies el anegamiento provocó disminución en el número de hojas emergidas y el tamaño medio de las hojas, ocasionando una reducción del peso seco foliar final y del área foliar por planta, en ambos casos más importante en L.c. que en L.t. (Tabla 1). Las hojas emergidas en los tallos mayores y menores de 10 cm para el análisis estadístico no fueron agrupadas. Se analizaron separadamente dado que en L.c. (A) se registraron diferencias significativas en el número de hojas emergidas en estas dos categorías de tallos ($P < 0.05$).

El peso de tallos fue desigualmente afectado en las dos especies. L.c. (A) tuvo una reducción del 31% respecto al testigo y marcada clorosis; en cambio LA. (A) manifestó un incremento del 20% (Tabla 1). Hubo desarrollo de hipertrofias y de raíces adventicias en la porción de los tallos anegados de ambas especies; los porcentajes de tallo hipertrofiado fueron más importantes en L.t.(A) que en L.c. (A) (Tabla 1).

Las raíces de las plantas anegadas de ambas especies presentaron signos de descomposición (color violáceo y olor a material descompuesto). Se hallaron nódulos de color rosado en las raíces más próximas a la corona y en las raíces adventicias. Las plantas testigos no desarrollaron raíces adventicias y presentaron nodulación en la raíz principal.

La temperatura media del agua de las macetas anegadas no difirió significativamente entre especies, siendo de 18°C para LA. (A) (rango: 7.5-26.5°C) y de 18°C para L.c. (A) (rango: 7.6°C-25.8°C).

Tabla 1. Efecto de 42 días de anegamiento invernal sobre diferentes variables de crecimiento y morfologías en *Lotus tenuis* (L.t.) y *Lotus corniculatus* (L.c.). La lectura de la tabla para cada variable es en sentido horizontal y vertical, y letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$). ** indica interacción significativa especies x tratamientos ($p < 0.01$) y NS interacción no significativa ($p > 0.05$).

Table 1. Effect of 42 days of winter flooding on different growth and morphological characteristics in *Lotus tenuis* (L.t.) and *Lotus corniculatus* (L.c.). For each variable different letters indicate statistical differences both horizontally and vertically ($p < 0.05$). ** indicates significative and NS no significative ($p > 0.05$) species x treatment interaction.

Variable	Especie	Testigo	Anegado	Interacción
Peso total (g ms/pl)	L.t.	25.7 a	18.0 b	**
	L.c.	26.8 a	12.0 c	
Peso de tallos (g ms/pl)	L.t.	6.9 ab	8.3 a	**
	L.c.	7.8 a	5.4 b	
Peso de raíz (g ms/pl)	L.t.	10.0 a	4.8 b	NS
	L.c.	9.9 a	3.4 c	
Peso de hojas (g ms/pl)	L.t.	8.8 a	4.9 b	**
	L.c.	9.1 a	3.2 c	
Area foliar (cm ² /pl)	L.t.	1626 b	1030 c	**
	L.c.	2109 a	692 d	
N° hojas emerg. en tallos > 10 cm	L.t.	4.2 a	3.6 b	NS
	L.c.	4.4 a	3.5 b	
N° hojas emerg. en tallos < 10 cm	L.t.	4.3 ab	3.7 c	NS
	L.c.	4.7 a	4.0 bc	
Sup. media hojas emerg. (cm ² /hoja)	L.t.	2.9 b	1.8 c	NS
	L.c.	4.9 a	2.7 d	
Tallos hipertro. (% longitud)	L.t.	0.0	20.6 a	-
	L.c.	0.0	12.0 b	
Tallos hipertro. (% materia seca)	L.t.	0.0	27.7 a	-
	L.c.	0.0	18.2 b	

Tres meses después de finalizado el anegamiento (segundo muestreo, Tabla 2) las plantas de L.t.(A) mostraban una recuperación prácticamente completa, a excepción del área foliar por planta que seguía siendo inferior al de las plantas que no fueron anegadas. En cambio, L.c.(A) presentaba valores de biomasa total 34% menores que el testigo, consecuencia de diferencias importantes en biomasa de hojas y raíces respecto a las plantas no anegadas. Por otro lado, el peso total de las plantas testigo de L.c. resultó en este muestreo algo menor que el de las plantas de L.t., como consecuencia de menores valores de biomasa aérea, específicamente a nivel de la fracción de tallos.

Al final del ciclo reproductivo (tercer muestreo, Tabla 3), las plantas anegadas de ambas especies no diferían significativamente de sus respectivos testigos en los parámetros considerados. A excepción de lo observado en el peso radical, L.c. tuvo menores valores que L.t. en todas las variables consideradas.

Tabla 2. Peso seco total, de tallos, de raíces y de hojas, y área foliar por planta de *Lotus tenuis* y *Lotus corniculatus* a los 90 días de finalizado el anegamiento (segundo muestreo, 07/12/89). Referencias como en Tabla 1.

Table 2. Total, stem, root and leaf dry weight and leaf area of *Lotus tenuis* and *Lotus corniculatus* after 90 days of finishing winter water logging (second sampling, 07/12/89). References are as in Table 1.

Variable	Especie	Testigo	Anegado	Interacción
Peso total (g ms/pl)	L.t.	175.1 a	158.3 ab	NS
	L.c.	142.7 b	94.1 c	
Peso de tallos (g ms/pl)	L.t.	83.2 a	85.3 a	NS
	L.c.	58.0 b	43.6 b	
Peso de raíz (g ms/pl)	L.t.	48.1 a	37.4 a	NS
	L.c.	44.6 a	24.8 b	
Peso de hojas (g ms/pl)	L.t.	39.9 a	30.5 ab	NS
	L.c.	37.4 a	19.5 b	
Area foliar (cm ² /pl)	L.t.	6079 a	4466 bc	NS
	L.c.	5614 ab	3667 c	

Tabla 3. Peso seco total, de tallos, de raíces y de hojas, y área foliar por planta de *Lotus tenuis* y *Lotus corniculatus* a los 210 días de finalizado el anegamiento (tercer muestreo, 04/04/90). Referencias como en Tabla 1.

Table 3. Total, stem, root and leaf dry weight and leaf area of *Lotus tenuis* and *Lotus corniculatus* after 210 days of finishing winter looging (second sampling, 04/04/90). References are as in Table 1.

Variable	Especie	Testigo	Anegado	Interacción
Peso total (g ms/pl)	L.t.	186.6 a	146.2 ab	**
	L.c.	103.2 bc	86.9 c	
Peso de tallos (g ms/pl)	L.t.	104.9 a	78.8 ab	NS
	L.c.	55.0 b	49.5 b	
Peso de raíz (g ms/pl)	L.t.	73.0 a	60.5 a	NS
	L.c.	46.9 ab	35.3 b	
Peso de hojas (g ms/pl)	L.t.	9.8 a	8.0 ab	NS
	L.c.	1.9 b	2.7 b	
Area foliar (cm ² /pl)	L.t.	1556 a	1280 ab	NS
	L.c.	397 b	582 ab	

Anegamiento de verano

El anegamiento estival causó senescencia caular y foliar en ambas especies (Tabla 4). La senescencia se manifestó desde el ápice del tallo hacia la corona. El peso de raíz se redujo en un 37 % en L.t. (A), sin evidenciarse los signos de descomposición presentes en el anegamiento de invierno. En cambio, en L.c. el peso de raíz no varió significativamente entre tratamientos.

Contrariamente al anegamiento de invierno, el anegamiento estival afectó marcadamente la supervivencia. A los 15 días de finalizado el período de anegamiento la mortalidad de plantas fue del 100% en L. c. (A) y de 50% en L. t. (A). Las plantas inundadas no desarrollaron hipertrofias ni raíces

Tabla 4. Efecto de 17 días de anegamiento estival sobre diferentes variables de crecimiento en *Lotus tenuis* y *Lotus corniculatus*. Referencias como en Tabla 1.

Table 4. Effect of 17 days of summer flooding on different growth characteristic in *Lotus tenuis* and *Lotus corniculatus*. References are as in Table 1.

Variable	Especie	Testigo	Anegado	Interacción
Peso total (g ms/pl)	L.t.	113.7 a	84.0 ab	NS
	L.c.	93.5 a	60.7 b	
Peso total de tallo (g ms/pl)	L.t.	47.7 a	44.9 a	NS
	L.c.	42.1 a	32.8 a	
Peso de tallos verdes (g ms/pl)	L.t.	44.4 a	24.7 b	NS
	L.c.	38.2 ab	8.3 c	
Peso de tallos secos (g ms/pl)	L.t.	3.3 b	20.2 a	NS
	L.c.	3.8 b	24.5 a	
Peso de raíz (g ms/pl)	L.t.	37.4 a	23.4 b	NS
	L.c.	36.7 a	31.6 ab	
Peso de hojas verdes (g ms/pl)	L.t.	18.3 a	1.4 b	NS
	L.c.	16.5 a	0.6 b	
Peso de hojas secas (g ms/pl)	L.t.	0.0	11.5 a	NS
	L.c.	0.0	13.3 a	
Area foliar verde (cm ² /pl)	L.t.	3556 a	271 b	NS
	L.c.	2846 a	97 b	

adventicias en sus tallos. La recuperación de la biomasa en las plantas de L.t. (A) que sobrevivieron fue lenta y los nuevos tallos se desarrollaron a partir de la corona. Al cabo de un año, las plantas de L.t. (T), L.c. (T) y las de LA. (A) que sobrevivieron al anegamiento, no diferían significativamente en el peso total de su biomasa ($\alpha=0.05$, 177 g m.s./pl, DS=36, n=6; 140 g m.s./pl, DS=25, n=6 y 153 g m. s./pl, DS=12, n=3; para L. t. (T), L.c. (T) y L. t. (A) respectivamente).

La temperatura del agua de las macetas anegadas no difirió significativamente entre especies, presentando un valor medio de 28.7°C en L.t. (rango: 18-36.9°C) y de 26.8°C en L.c.. (rango: 18-34.6°C).

Discusión

Si bien los resultados no son directamente extrapolables a la situación real del pastizal inundable, el comportamiento diferente de *L. tenuis* y *L. corniculatus* bajo las condiciones particulares en que se desarrollaron los experimentos, permite inferir que una de las causas de la distribución espacial observada por Mazzanti et al. (1988) reside en la capacidad diferencial para sobrevivir y crecer durante períodos de anegamiento radical. Dicho comportamiento es comparable con el de otras especies taxonómicamente relacionadas que difieren en su tolerancia al anegamiento. Voesenek et al. (1989) trabajando con tres especies de *Rumex*, y Moog y Janiesch (1990) con tres especies de *Carex* encontraron que bajo condiciones de anegamiento las especies procedentes de ambientes inundables sufrieron un menor deterioro en los tejidos aéreos y subterráneos respecto a aquellas especies procedentes de ambientes sujetos a anegamientos menos frecuentes.

La clorosis foliar en respuesta al anegamiento invernal observada en *L. corniculatus* también ha sido documentada por Heinrichs (1970) en la misma especie, por Belford et al. (1980) en *Pisum sativum* y por Scott et al. (1989) en *Glycine may*. Estos síntomas se han asociado con déficit de nitrógeno (Marschner 1986), ocasionado posiblemente por una disminución en la actividad de las enzimas nitrogenasas, como ha sido observado por Bisseling (1980, citado por Benett y Albrech, 1983) en *Pisum sativum* y por Hong et al. (1977) y Minchin y Summerfeld (1976) en *Vigna unguiculata*. Por otra parte, la demanda de nitrógeno de las hojas que se formaron durante el anegamiento pudo exacerbar la clorosis foliar y caulinar. En tal sentido, Drew y Sisworo (1977, 1979, citado por Harrington 1987) encontraron que bajo condiciones de anegamiento se producía una retranslocación de nitrógeno desde las hojas más viejas a las más jóvenes, posiblemente como consecuencia de la menor capacidad de la raíz para absorber este nutriente. La ausencia de clorosis en *L. tenuis* durante el anegamiento invernal sugiere que los mecanismos de absorción de nitrógeno en esta especie no serían profundamente afectados por el anegamiento en esta época del año; la fijación simbiótica de nitrógeno en leguminosas puede continuar bajo condiciones de anegamiento (Minchin y Summerfield 1976). Investigaciones sobre estos aspectos contribuirían a explicar la persistencia de *L. tenuis* en campos bajos anegables de la Pampa Deprimida.

La disminución en el número y área foliar de las hojas desarrolladas en ambas especies durante el período de anegamiento invernal también ha sido documentada por Belford et al. (1980) en *Pisum sativum* y por Hong et al. (1977) en *Vigna unguiculata*. Los menores valores de área foliar por planta en L.c. (A) respecto a LA. (A) se explicarían no sólo por la menor producción de hojas sino también por las pérdidas de hojas como consecuencia de la clorosis foliar. El menor crecimiento (medido como una reducción en el peso radical) y descomposición del tejido radical en las plantas anegadas son comparables a los resultados citados en otras especies (Kozlowski 1984).

El mayor deterioro de los tejidos radical y aéreo explicaría en parte que L.c. (A) requirió un tiempo mayor que LA. (A) para alcanzar los niveles de biomasa del testigo luego del período de anegamiento.

Los tallos fueron afectados de manera opuesta en ambas especies durante el período de anegamiento invernal: en L.c. (A) se observó clorosis y reducción de peso y en L.t. (A) se verificó un incremento de peso. El aumento de peso en tallos de plantas anegadas también ha sido observado en *Rumex* spp. (Voeselek et al. 1988) y en *Alnus rubra* (Harrington 1987).

Las hipertrofias y raíces adventicias desarrolladas en los tallos sumergidos de las plantas de *L. tenuis* y *L. corniculatus* han sido documentadas en otras especies e interpretadas como mecanismos de respuesta adaptativa a las condiciones de anegamiento. Dichas hipertrofias se hallarían asociadas, tanto en tallos como en raíces, con espacios aéreos que cumplen la función de aerénquimas y contribuyen a explicar la distribución de las especies a lo largo de un gradiente de condiciones de anegamiento (Etherington 1984, Laan et al. 1989 a,b., Osundina y Osonubi 1989). Los mayores daños provocados por el anegamiento de verano en este trabajo también han sido documentados en otras experiencias con leguminosas por Cannell et al. (1979), Scott et al. (1988) y Oosterhuis et al. (1990), quienes sometieron a las plantas a condiciones de anegamiento en distintos estados fenológicos y en distintas épocas del año. Las mayores temperaturas del agua y la mayor actividad metabólica correspondiente al estado reproductivo contribuirían a explicar el mayor nivel de daño observado durante esta estación (Cannell et al. 1979, Marschner 1986). El importante efecto del anegamiento estival sobre la supervivencia resulta consistente con la información proveniente de una encuesta a productores locales, la que da cuenta que un anegamiento del campo en verano por 45 a 60 días eliminó poblaciones implantadas y naturales de *L. tenuis* (Mazzanti et al. 1988). La ausencia de interacciones significativas entre especies y tratamientos en el experimento de verano, opuesto al resultado registrado en el experimento de invierno, indica que la capacidad de *L. tenuis* de tener un mayor crecimiento o de mantener su biomasa con respecto a *L. corniculatus* durante un período de anegamiento depende en parte de la época del año en que el mismo se produce. No obstante, sólo *L. tenuis* presentó supervivencia luego del corto anegamiento estival, lo que reviste un significado demográfico directo. La existencia de diferentes tiempos de tolerancia al anegamiento, a partir de los cuales la recuperación post-anegamiento no es posible, determinaría que pulsos de anegamiento de diferente duración provoquen cambios rápidos en la densidad relativa de ambas especies en pasturas

mixtas, en especial en épocas de temperaturas elevadas. De hecho, el efecto de "limpieza" de este tipo de eventos ambientales en lotes de *L. tenuis* destinados a la producción de semillas y que registraban presencia de *L. corniculatus* ha sido manifestado informalmente por algunos productores (Primer Simposio Argentino del Género *Lotus*. INTECH, Chascomús 19 y 20 de septiembre de 1991).

En conclusión, bajo las condiciones del presente trabajo *L. tenuis* resultó ser más tolerante al anegamiento que *L. corniculatus* en términos de supervivencia y crecimiento. Sin embargo, el grado de tolerancia estaría determinado por la época del año en que tiene lugar el anegamiento. Los resultados son consistentes con la distribución de *L. tenuis* y *L. corniculatus* en el campo, sugiriéndose que el desarrollo de tejidos aerenquimáticos en los órganos de conducción podrían jugar un papel relevante en la adaptación de la primera especie a las condiciones de la Pampa Deprimida.

Agradecimientos. El presente trabajo forma parte de la tesis doctoral del Lic. Osvaldo R. Vignolio. Agradecemos a Pedro Laterra, Eduardo Requesens y Silvana Langero por el apoyo brindado en el análisis e interpretación de los resultados. A Fernanda Buckley por su colaboración en el mantenimiento de los experimentos y procesamiento de las muestras. Al CONICET por la beca de Iniciación otorgada al Lic. Osvaldo Ramón Vignolio para desarrollar su investigación en el tema del presente trabajo.

Bibliografía

- Belford, R.K., R.Q. Cannell., R.J. Thomson y C. W. Dennis. 1980. Effects of waterlogging at different stages of development on the growth and yield of peas (*Pisum sativum* L.). *J. Sci. Food Agric.* 31:857-869.
- Bennett, J.M. y S.L. Albrech. 1983. Drought and flooding effects on N₂ fixation, water relations, and diffusive resistance of soybean. *Agron. J.* 76:735-740.
- Cannell, R.Q., K. Gales, R.W. Snaydon y B.A. Suhail. 1979. Effects of short-term waterlogging on the growth and yield of peas (*Pisum sativum*). *Ann. Appl. Biol.* 93:327-335.
- Chaneton, E.J., J.M. Facelli y R.J.C. León. 1988. Floristic changes induced by flooding in grazed and ungrazed lowland grasslands in Argentina. *J. Range Manage.* 41:497-501.
- Etherington, J.R. 1984. Comparative studies of plant growth and distribution in relation to waterlogging. X. Differential formation of adventitious root and their experimental excision in *Epilobium hirsutum* and *Chamerion angustifolium*. *J. Ecol.* 72:389-404.
- Grime, J.P., J.G. Hodgson y R. Hunt. 1988. Comparative Plant Ecology. A functional approach to common British species. *Lotus corniculatus*. Oxford University Press. Pp. 382-383. London.
- Grinieva, M.G. y T. V. Bragina. 1989. Physiological and structural changes under flooding of whole corn plants. En: Structural and functional aspects of transport in root. Loughman B.C. et al. (Eds). Kluwer Academic Publishers. Pp. 257-261.
- Harrington, C.A. 1987. Responses of red alder and black cottonwood seedlings to flooding. *Physiol Plantarum* 69:35-48.
- Heinrichs, H.D. 1970. Flooding tolerance of legumes. *Can. J. Plant. Sci.* 50:435-438.
- Hong, T.D., F.R. Minchin y R.J. Summerfield. 1977. Recovery of nodulated cowpea plants (*Vigna unguiculata* (L.) Walp) from waterlogging during vegetative growth. *Plant and Soil* 48:661-672.
- Kozlowski, T.T. 1984. Flooding and plant growth. Academic Press, New York. 356 Pp.
- Laan, P., A. Smolders., C.W.P.M. Blom y W. Armstrong. 1989a. The relative roles of internal aeration, radial oxygen losses, iron exclusion and nutrient balances in flood-tolerance of *Rumex* species. *Acta Bot. Neerl.* 38:131-145.
- Laan, P., M.J. Berrevoets., S. Lythe., W. Armstrong y C.W.P.M. Blom, 1989 b. Root morphology and aerenchyma formation as indicators of the flood-tolerance of *Rumex* species. *J. Ecol.* 77:693-703.
- León, R.J.C., E.S. Burkart y C.P. Movia. 1979. La vegetación de la República Argentina. Relevamiento fitosociológico del pastizal del norte de la Depresión del Salado. Provincia de Buenos Aires. Serie Fitogeográfica N 17. INTA 90 Pp.
- Marschner, H. 1986. Adaptation of plants to adverse chemical soil conditions. En: Mineral nutrition of higher plants. Marschner, H. (Ed.). Academic Press INC. San Diego, Pp. 499-509.
- Mazzanti, A., L. Montes., D. Muñón., H. Sarlangue y C. Cheppi. 1988. Utilización de *Lotus tenuis* en establecimientos ganaderos de la Pampa Deprimida: Resultados de una encuesta. *Rev. Arg. Prod. Animal* 8:301-305.
- Minchin, F.R. y R.J. Summerfield. 1976. Symbiotic nitrogen fixation and vegetative growth of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) in waterlogged conditions. *Plant and Soil* 45:113-127.
- Muñón, D., G.H. Sevilla., L. Montes y O.N. Fernández. 1990. *Lotus tenuis*: Leguminosa forrajera para la Pampa Deprimida. Boletín Técnico N 98. Fac. Cs. Agr.- INTA Balcarce. 16 Pp.
- Moog, P.R. y P. Janiesh. 1990. Root growth and morphology of *Carex* species as influenced by oxygen deficiency. *Funct. Ecol.* 4:201-208.
- Oosterhuis, D.M., H.D. Scott., R.E. Hampton y S.D. Wallschleger. 1990. Physiological responses of two soybean (*Glycine max* L. Merr) cultivars to short term flooding. *Environmental and Experimental Botany* 30:85-92.
- Osundina, M.A. y O. Osonubi. 1989. Adventitious roots, leaf abscission and nutrient status of flooded *Gmelia* and *Tectona* seedlings. *Tree Physiology* 5:473-483.
- Paruelo, J.M. y O.E. Sala. 1990. Caracterización de las inundaciones en la Depresión del Salado (Buenos Aires, Argentina):

- Dinámica de la capa freática. Turrialba 40:5-11.
- Scott, H.D., J. De Angulo y M.B. Daniel. 1989. Flood duration effects on soybean growth and yield. *Agron. J.* 81:631-636.
- Sierra, E.M. y E.R. Montecinos. 1990. Cronología de Inundaciones y Sequías en la Depresión del Salado. *Rev. Fac. Agr. (UBA)* 11:35-45.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1981. *Biometry*. Second Edition. W.H. Freeman and Company San Francisco. 859 Pp.
- Vervoorst, F.B. 1967. La vegetación de la República Argentina. VII. Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado, Prov. de Buenos Aires. INTA. Serie Fitogeográfica N 7.
- Voesenek, L.A.C.T, C.W.P.M. Blom y R.H.W. Pouwels. 1989. Root and shoot development of *Rumex* species under waterlogged conditions. *Can. J. Bot.* 67:1865-1869.
- Williams, G.H. 1988. L'intérêt des lotiers: un possible renouveau (revue bibliographique). *Fourrages* 116:329-324.

Recibido: 4/12/92

Aceptado: 15/12/93