



Universidad Nacional del Sur

TESIS PRESENTADA PARA OPTAR AL GRADO
DOCTORADO EN AGRONOMÍA

**Efectos de la saturación hídrica del suelo y el control
químico sobre los parámetros de crecimiento y
multiplicación de *Acroptilon repens* L. en parcelas bajo riego**

Lic. Omar Ariel GAJARDO

BAHIA BLANCA

ARGENTINA

2019

Prefacio

Esta tesis se presenta como requisito para optar al grado académico de Doctor en Agronomía en la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otra. Los trabajos y los datos fueron generados de experimentos originales del grupo de Ecología y Control de Malezas de la Universidad Nacional del Comahue bajo la dirección de los Dres. Roberto Brevedan y Armando Dall Armellina (UN Comahue), con el importante apoyo financiero del Programa Doctorar a través de la Universidad Nacional de Río Negro.

Omar Ariel Gajardo Barriga
Centro Universitario Regional Zona Atlántica
Universidad Nacional del Comahue
17 de mayo de 2019.-



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR
Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

La presente tesis ha sido aprobada el 17/05/2019, mereciendo la calificación de 8 (ocho).

Agradecimientos

Deseo expresar mi más sincero agradecimiento al equipo de trabajo ecología y control de malezas de la Universidad Nacional del Comahue (C.U.R.Z.A.) quienes contribuyeron de manera abnegada a la obtención de los resultados y en especial a la **Lic. Lucrecia Avilés** como a la **Lic. Silvia Cañón** y al **Dr. Carlos Bezić** que con su humildad y dedicación hicieron posible la elaboración de esta tesis. También al Departamento de Matemáticas de la Universidad Nacional del Sur y en especial al Dr. Antonio Garayalde por su aporte en los modelos estadísticos para la validación de los datos, así como un especial reconocimiento a mis directores de tesis los Doctores Roberto Brevedan y Armando Dall Armellina.

Dedicatoria:

A mi familia con amor.

A mi hijo Rodrigo, que es mi orgullo,

a mi esposa, Ana que siempre supo esperar,

a mis amigos que están en todo momento y

a esta tierra que me recibió sin condiciones.

RESUMEN

Acroptilon repens es una especie herbácea perenne invasora en muchas partes del mundo. Fue introducida en la Argentina alrededor de 1920-30 como contaminante de semillas de alfalfa y para 1985 fue declarada plaga nacional. La maleza invade tanto las tierras bajo riego como las de secano en el Valle Inferior de Río Negro, provocando graves interferencias en la producción agrícola y ganadera. Los propágulos asexuales son la principal estrategia de propagación, que se basa en brotes subterráneos producidos por rizomas y raíces. La viabilidad de las semillas es baja.

Varias estrategias de control, como herbicidas y cultivos supresores, fueron probadas localmente por el Grupo de Ecología y Control de Malezas de la UN Comahue, en los últimos años. El objetivo de esta tesis fue estudiar la respuesta de *Acroptilon repens* a la combinación del glifosato e inundación temporal en distintos estados fenológicos. Previamente se analizó el comportamiento fisiológico de *A. repens* bajo períodos cortos de inundación (menores a 20 días). Se realizaron varios experimentos de campo y de laboratorio durante cuatro años. Se midió la respuesta fisiológica, la producción y asignación de recursos de la planta, así como los cambios en las comunidades de malezas bajo los tratamientos.

A los fines de evaluar la efectividad de los tratamientos, se definieron tres estadios fenológicos: roseta, desde la emergencia de los brotes caracterizado por hojas basales a nivel del suelo; prefloración, desde el inicio de la elongación caulinar caracterizado por un tallo principal con ramificaciones y formación de botones florales; y plena floración, desde la apertura de los capítulos florales hasta la senescencia de la planta.

En todos los estadios fenológicos se observó que la biomasa total de la planta disminuyó con la intensidad del estrés impuesto (de 0 a 20 días de inundación). La biomasa subterránea fue afectada en mayor proporción que la biomasa aérea debido a la redistribución de los recursos. Las variables fisiológicas evidenciaron que *A. repens* es tolerante al estrés por inundación, disminuyendo su actividad biológica sin condicionar la supervivencia.

Luego de la inundación a campo, debido a los cambios en las condiciones agroecológicas, se observó la germinación de nuevas poblaciones de *A. repens* así como también la emergencia de nuevas cohortes a partir de propágulos asexuales, reconstituyendo la densidad

inicial de plantas una vez suspendido el tratamiento. La diversidad de la comunidad de malezas acompañantes, 75 días después de suspendido el tratamiento, aumentó en los lotes donde se inundó por 20 días.

La acción de los tratamientos de glifosato y tiempos cortos de inundación fue más efectiva que cada uno de los métodos de forma individual, permitiendo mantener la efectividad del glifosato con dosis menores.

Certifico que fueron incluidos los cambios y correcciones sugeridas por los jurados.

Dr. Armando Dall Armellina
Director

Omar Ariel Gajardo Barriga
Tesista

ABSTRACT

Acroptilon repens is an invasive perennial herbaceous species in many parts of the world. It was introduced in Argentina around 1920-30 as a contaminant of alfalfa seeds and by 1985 it was declared a national pest. It invades both the irrigated land and the dry land in the Lower Valley of Río Negro, causing serious interference in agricultural and livestock production. The asexual propagules are the main propagation strategy, which is based on underground shoots produced by rhizomes and roots. Seed's viability is low.

Several control strategies, such as herbicides and suppressant crops, were tested locally by the Group of Weeds Ecology and Control of the UN Comahue, in recent years. The objective of this thesis was to study the response of *Acroptilon repens* to the combination of glyphosate and temporary flooding in different phenological stages. Previously, the physiological behavior of *A. repens* was analyzed under short periods of flooding (less than 20 days). Several field and laboratory experiments were conducted over four years. The physiological response, the biomass production and allocation of plant resources were measured, as well as the changes in weed communities under the treatments.

In order to evaluate the treatment's effectiveness, three phenological stages were defined: rosette, from emergence of the shoots characterized by basal leaves at ground level; preflowering, from the beginning of the caulinar elongation characterized by a main stem with ramifications and flower buds formation; and full flowering, from the floral chapters opening to the plant senescence.

In all the phenological stages it was observed that the total biomass of the plant decreased with the intensity of the imposed stress (from 0 to 20 days of flooding). The underground biomass was affected in greater proportion than the aerial biomass due to the redistribution of resources. The physiological variables showed that *A. repens* is tolerant to flood stress, decreasing its biological activity without conditioning survival.

After field flooding, due to changes in agro-ecological conditions, the germination of new populations of *A. repens* as well as emergency of new cohorts from asexual propagules was observed, reconstituting the initial density of plants once the treatment was suspended. Weed's accompanying community diversity, 75 days after the treatment was suspended, increased under the treatments where it was flooded for 20 days.

The action of glyphosate treatments and short flood terms was more effective than each of the methods individually, allowing maintaining the effectiveness of glyphosate with lower doses.

Índice General

Prefacio.....	i
Agradecimientos	ii
<i>Dedicatoria</i>	iii
RESUMEN.....	iv
ABSTRACT.....	vi
Índice General.....	vii
Índice de Tablas.....	xi
Índice de Figuras	xii

CAPÍTULO 1

Introducción general

1.1. Las malezas	1
1.2. Invasión de <i>Acroptilon repens</i> L. (yuyo moro) en el Valle Inferior de Río Negro.....	3
1.3. Características de la especie.....	4
1.4. Biología de la especie	5
1.5. El problema.....	8
1.6. Manejo y control de la especie.....	9
1.6.1 Control químico.....	9
1.6.2. Control mecánico	10
1.6.3. Control biológico.....	11
1.6.4. Control Integrado	11
1.7. Antecedentes del control por inundación en malezas perennes.....	12
1.8. Descripción del área de estudio	14

1.9. Finalidad específica del estudio	16
1.10. Hipótesis y Objetivos	18
1.10.1. Hipótesis	18
1.10.2 Objetivo General	18
1.10.3. Objetivos Específicos	18
1.11. Metodología general del trabajo de tesis	19

CAPÍTULO 2

Crecimiento y desarrollo de *Acroptilon repens* bajo períodos cortos de inundación

2.1. Introducción	20
2.2. Objetivos	22
2.3. Metodología	23
2.3.1. Experimento I:	23
2.3.2. Experimento II:	24
2.4. Resultados	26
a) Experimento I	26
b) Experimento II	31
2.5. Discusión	35
2.6. Conclusiones	40

CAPÍTULO 3

Comportamiento de *Acroptilon repens* bajo condiciones de saturación hídrica

3.1. Introducción	41
3.2. Objetivos	43

3.3. Metodología	44
3.3.1. Respuestas fisiológicas de la especie. Inundación en macetas.....	44
3.3.2. Descripción de los tratamientos	44
3.3.3. Variables evaluadas	45
3.4. Resultados	49
3.4.1. En roseta	49
3.4.2. En prefloración	50
3.4.3. En plena floración.....	56
3.5. Discusión.....	62
3.6. Conclusiones	66

CAPÍTULO 4

Composición y dinámica poblacional de *Acroptilon repens* y comunidad de especies asociadas bajo condiciones de estrés por períodos cortos de inundación

4.1. Introducción	67
4.2. Objetivos	69
4.3. Metodología	70
4.3.1. Experimento 1:	70
4.3.2. Experimento 2:	72
4.4. Resultados	74
4.4.1. Experimento 1	74
4.4.2. Experimento II.....	82
4.5. Discusión.....	91
4.6. Conclusiones	96

CAPÍTULO 5

Control de *Acroptilon repens* con glifosato bajo condiciones de saturación hídrica

5.1. Introducción	97
5.2. Objetivo.....	99
5.3. Metodología	100
5.3.1. Ensayo 1: a campo.....	100
5.3.2. Ensayo 2: en macetas	101
5.4. Resultados	103
5.4.1. Ensayo 1: a campo	103
5.4.2. Ensayo 2: en macetas.....	114
5.5. Discusión.....	117
5.6. Conclusiones	121

CAPÍTULO 6

Consideraciones finales

6.1. Consideraciones finales	122
6.2. Diagrama conceptual	123
6.2.1. Intervenciones en una población de <i>A. repens</i> de acuerdo al diagrama conceptual.....	124
I - Intervención en roseta.....	124
II - Intervención en prefloración	125
III - Intervención en plena floración.....	125
IV - Intervención sobre el banco de propágulos.....	125
BIBLIOGRAFIA	126

Índice de Tablas

Tabla 1. Periodo crítico para optimizar el control de <i>A. repens</i> bajo inundación	38
Tabla 2. Respuesta de los órganos aéreos a la inundación en el estado fenológico en roseta.....	49
Tabla 3. Biomasa de <i>A. repens</i> bajo inundación en roseta.	50
Tabla 4. Respuesta de los órganos aéreos de <i>A. repens</i> a la inundación en prefloración.	50
Tabla 5. Biomasa de <i>A. repens</i> bajo inundación en prefloración.	51
Tabla 6. Respuesta de los órganos aéreos de <i>A. repens</i> a la inundación en plena floración.	56
Tabla 7. Biomasa de <i>A. repens</i> bajo inundación en plena floración.....	57
Tabla 8. Escala de abundancia-dominancia de Braun-Blanquet.	71
Tabla 9. Comunidad de malezas asociadas a <i>A. repens</i> en los distintos estados fenológicos	79
Tabla 10. Caracterización del suelo bajo distintos períodos de inundación.	82
Tabla 11. Similitud de las comunidades de malezas entre poblaciones	90
Tabla 12. Efecto de la aplicación de herbicida e inundación sobre la biomasa subterránea de <i>A. repens</i> en roseta.....	106
Tabla 13. Efecto de la aplicación de herbicida e inundación sobre la biomasa subterránea de <i>A. repens</i> en prefloración.....	109
Tabla 14. Efecto de la aplicación de herbicida e inundación sobre la biomasa subterránea de <i>A. repens</i> en plena floración.	112

Índice de Figuras

Figura 1: <i>A. repens</i> invadiendo distintos sitios a) lote hortícola, b) lote pasturas	4
Figura 2: Modelo de crecimiento vegetativo y ocupación del espacio del yuyo moro (<i>A. repens</i>).....	6
Figura 3: Estados fenológicos de <i>A. repens</i>	7
Figura 4: Vista de los sitios de ensayos a campo:	9
Figura 5: Área geográfica del estudio.....	16
Figura 6. Esquema de tratamientos de inundación en piletas.....	24
Figura 7. Plantas de <i>A. repens</i> durante el tratamiento de inundación.....	24
Figura 8. Curva de crecimiento de la biomasa aérea de <i>A. repens</i> de dos poblaciones.....	27
Figura 9. Acumulación de biomasa aérea de <i>A. repens</i> de una población a campo.	28
Figura 10. Acumulación de biomasa aérea de <i>A. repens</i> en plantas cultivadas en macetas.....	28
Figura 11. Acumulación de biomasa subterránea de <i>A. repens</i> de una población a campo.	29
Figura 12. Acumulación de biomasa subterránea de <i>A. repens</i> en plantas cultivadas en macetas.....	29
Figura 13. Acumulación de biomasa para hojas, tallos y flores de <i>A. repens</i>	31
Figura 14. Respuesta a períodos de inundación de plantas de <i>A. repens</i> en prefloración.	33
Figura 15. Respuesta a períodos de inundación de plantas de <i>A. repens</i> en plena floración.....	34
Figura 16. Cambio estacional en la relación BA/BS en plantas de <i>A. repens</i>	37
Figura 17. Sistema cerrado para cuantificar CO ₂	47
Figura 18. Área foliar total de <i>A. repens</i> en prefloración	52
Figura 19. Nitrógeno en hojas de <i>A. repens</i> en prefloración.	52
Figura 20. Clorofila en hojas de <i>A. repens</i> en prefloración.....	53
Figura 21. Fisiología de hojas de <i>A. repens</i> en prefloración.	55
Figura 22. Área foliar total de <i>A. repens</i> en plena floración bajo anegamiento.	57
Figura 23. Nitrógeno en hojas de <i>A. repens</i> en plena floración.....	58
Figura 24. Clorofila en hojas de <i>A. repens</i> en plena floración.	59

Figura 25. Fisiología de hojas de <i>A. repens</i> en plena floración.....	61
Figura 26. Biomasa aérea de <i>A. repens</i> a campo en distintos estados fenológicos	77
Figura 27 . Biomasa subterránea de <i>A. repens</i> a campo en distintos estados fenológicos	78
Figura 28. Agrupamiento de especies de la flora espontánea dominado por <i>A. repens</i> en roseta.....	80
Figura 29. Agrupamiento de especies de la flora espontánea dominados por <i>A. repens</i> en prefloración.	80
Figura 30. Agrupamiento de especies de la flora dominados por <i>A. repens</i> en plena floración.	81
Figura 31. Comportamiento de la biomasa aérea de <i>A. repens</i> luego de la inundación	83
Figura 32. Comportamiento de la biomasa subterránea de <i>A. repens</i> luego de la inundación	84
Figura 33. Estados fenológicos de <i>A. repens</i> luego de la inundación:	84
Figura 34. Composición de la población de <i>A. repens</i> luego del anegamiento.....	86
Figura 35. Formación de yemas luego del anegamiento.	87
Figura 36. Diversidad de la comunidad de malezas luego del anegamiento.....	88
Figura 37. Composición de las comunidades de malezas 75 días después de la inundación.	89
Figura 38. Plantas de <i>A. repens</i> bajo inundación en condiciones semi controladas.....	102
Figura 39. Efecto del glifosato sobre la biomasa aérea de <i>A. repens</i> en roseta con posterior inundación.....	104
Figura 40. Efecto de la inundación en la biomasa aérea de <i>A. repens</i> en roseta tratadas con herbicida.	105
Figura 41. Efecto del glifosato sobre la biomasa subterránea de <i>A. repens</i> en roseta bajo inundación.	106
Figura 42. Efecto de la inundación sobre la biomasa subterránea de <i>A. repens</i> en roseta tratada con herbicida.....	107
Figura 43. Efecto del herbicida sobre la biomasa aérea de <i>A. repens</i> en prefloración sometidas a inundación.....	108
Figura 44. Efecto de la inundación sobre la biomasa aérea de <i>A. repens</i> tratadas con herbicida en	

pre floración.	108
Figura 45. Efecto del herbicida sobre la biomasa subterránea de <i>A. repens</i> sometidas a inundación en pre floración.	109
Figura 46. Efecto de la inundación sobre la biomasa subterránea de <i>A. repens</i> tratadas con herbicida en pre floración.	110
Figura 47. Efecto del herbicida sobre la biomasa aérea de <i>A. repens</i> sometidas a inundación en plena floración.	111
Figura 48. Efecto de la inundación sobre la biomasa aérea de <i>A. repens</i> tratadas con herbicida en plena floración.	111
Figura 49. Efecto del herbicida sobre la biomasa subterránea de <i>A. repens</i> sometidas a inundación en plena floración.	113
Figura 50. Efecto de la inundación sobre la biomasa subterránea de <i>A. repens</i> tratadas con herbicida en plena floración.	113
Figura 51. Efecto de la aplicación de herbicida y luego inundación sobre la biomasa aérea de <i>A. repens</i> en plena floración.	114
Figura 52. Efecto de la aplicación de herbicida y luego inundación sobre la biomasa subterránea de <i>A. repens</i> en plena floración.	115
Figura 53. Efecto en la formación de yemas de <i>A. repens</i> tratado con glifosato e inundación en plena floración.	116
Figura 54. Ciclo del crecimiento anual de <i>A. repens</i>	124

CAPÍTULO 1

Introducción general

1.1. Las malezas

Los sistemas agrícolas, en especial los valles irrigados, son afectados por malezas perennes de muy difícil control. Éstas son perjudiciales para el hombre, principalmente porque interfieren con el crecimiento y desarrollo de los cultivos, compitiendo con ellos por nutrientes, agua, luz y espacio, reduciendo su rendimiento y calidad (Zimdahl, 1980). También García Torres y Fernández Quintanilla (1991), consideran que las malezas son mucho más eficientes que los cultivos en la captación de recursos, compitiendo fuertemente con ellos y en general se encuentran dotadas de unos mecanismos de supervivencia que les confieren mayor ventaja competitiva. Otros autores (Soukup *et al.*, 2004), consideran que las malezas invasoras afectan los ecosistemas naturales como los cultivados causando pérdidas en las cosechas y daños ecológicos por degradación del suelo como recurso productivo.

Rejmánek *et al.* (2005) identifican y caracterizan los principales atributos que le confieren carácter invasivo a una especie y que se encuentran en la capacidad de dispersión pasiva asociada a la actividad agrícola: a) una alta capacidad competitiva por recursos limitados, b) la capacidad de reproducción vegetativa, c) una alta tasa de crecimiento relativo, d) la dispersión de semillas por vertebrados, e) una gran plasticidad fenotípica, f) la potencialidad de mantener la producción de semillas aún en condiciones adversas y g) una elevada presión de propágulos. Este último punto cobra importancia en la producción hortícola en los valles irrigados, dado que muchas de las especies perennes se multiplican a partir de estructuras vegetativas subterráneas. Estos propágulos son generados por la planta madre como una estrategia de supervivencia, tal es el caso del *Cynodon dactylon* (L.) Pers que forma raíces a partir de tallos rastreros denominados estolones; otro ejemplo es el *Sorghum halepense* (L.) Pers que desarrolla estructuras con capacidad de generar nuevas plántulas a partir de rizomas; como también el *Cyperus rotundus* L. con un sistema de ramificación subterráneo, integrado por cormos basales ligeramente engrosados, rizomas y tubérculos que le permiten rebrotar en ambientes muy adversos.

Las malezas perennes, a partir de estas estructuras subterráneas producen nuevos individuos y a la vez, muchas de estas especies poseen raíces gemíferas y de desarrollo más o menos horizontal, mientras que otras raíces lo hacen en forma vertical confiriéndoles ventajas competitivas frente al laboreo de suelos. Los rizomas constituyen un sistema de tallos subterráneos, estructuras que pueden penetrar verticalmente a profundidades importantes; antecedentes reportan que *Convolvulus arvensis* L. (correhuela) desarrolla hasta los nueve metros en suelos profundos (Kennedy y Crafts, 1931), aunque generalmente permanecen muy cerca de la superficie del suelo y dan origen a tallos aéreos.

García Torres y Fernández Quintanilla (1991) justifican que una de las capacidades sobresalientes de las malezas es su persistencia, debido a que las semillas pueden sobrevivir por largos períodos, atributo que se debe a la elevada producción de las mismas con largos períodos de viabilidad. Se han encontrado semillas viables por 39 años en *Chenopodium album* L. y por 80 años en, *Rumex crispus* L. con un gran porcentaje de semillas viables en el suelo. Bramwell (2002) y Sharma y Graves (2005) estiman que existen unas 422.000 especies de plantas entre las cuales las malezas constituyen sólo el 1 % y solo 0,1 % de ellas (unas 4.000 especies) causan grandes perjuicios económicos a la agricultura y ganadería.

La presencia de malezas en campos con aptitud agrícola, afecta negativamente los rendimientos y al momento de la cosecha pueden dificultar el manejo de la maquinaria agrícola debido a que la gran producción de biomasa aérea no permite el buen funcionamiento de los sistemas mecánicos e hidráulicos de las herramientas (García Torres y Fernández Quintanilla, 1991). La gran producción de semillas puede, además de afectar el precio de venta del producto, devaluar la tierra en el mercado inmobiliario para la compra o arrendamiento.

Algunas malezas son tóxicas para el hombre y los animales, por lo que las pasturas para forraje pierden valor comercial en presencia de semillas y plantas de malezas en los fardos. Así, Rodríguez *et al.* (2003) informaron de la mortandad de animales bovinos atribuible a la ingestión de *Wedelia glauca* (Ort.) Hoffmann (yuyo sapo). Stevens *et al.* (1990) reportaron que cuando el ganado equino consume forraje con un alto contenido de biomasa de *Acroptilon repens* L. presenta problemas de intoxicación, derivando en la muerte de los animales debido probablemente a la presencia de una lactona sesquiterpénica. Estos autores informaron que la "enfermedad de masticación" presenta endurecimiento de los músculos utilizados para recoger y masticar los alimentos. La saliva puede causar espuma alrededor de la boca dando la apariencia de rabia, por lo que es necesario asegurarse que los equinos no consuman la planta. (Voth, 2013). Watson (1980) estudió en detalle los efectos

perjudiciales de dicha especie, encontrando que causa grandes daños económicos en el cultivo de trigo, con 64 ramets m⁻² el rendimiento disminuye un 80 %. En el caso particular de la cebolla se ha observado una disminución del 61% en el rendimiento comercial de la variedad Valcatorce iniciada por trasplante en sitios con más de 32 vástagos m⁻² de *A. repens* (Bezic *et al.*, 2005).

Los extractos de plantas de *A. repens* exhiben efectos alelopáticos, inhibiendo el crecimiento de otras especies (Fletcher y Renney, 1963). También Alford *et al.* (2009) reportaron la presencia de 7,8-benzoflavona produciendo un efecto negativo sobre el crecimiento de cuatro especies de legumbres y sus rizosferas asociadas. Aquellos autores hacen referencia a otras especies del género *Centaurea* con efectos alelopáticos. Jakupovic *et al.* (1986) aislaron y determinaron la presencia de un taraxasterol, cuatro guaianolidas y un hidroxiderivado de una de estas últimas en la parte aérea, en concentración total de 47 mg cada 100 g materia seca. De las raíces extrajeron una cantidad mucho menor de un derivado del tiofeno (10 mg cada 100 g materia seca) y trazas de los compuestos arriba mencionados. Como las partes aéreas de la planta poseen una concentración mayor de estos compuestos, se cree que la incorporación al suelo de las sustancias tóxicas sería principalmente a partir del lavado o descomposición de hojas, o ambos. Gajardo *et al.* (2004) dan cuenta de la ocurrencia de inhibición alelopática sobre el crecimiento en maíz dulce, encontrando mayores efectos a partir de la incorporación de biomasa de *A. repens* al suelo y muy próximos al sistema radicular del maíz.

1.2. Invasión de *Acroptilon repens* L. (yuyo moro) en el Valle Inferior de Río Negro

La introducción del yuyo moro en el Valle Inferior del Río Negro tuvo lugar entre 1920 y 1930, según relatos de antiguos pobladores que colonizaron el Valle, habría sido introducida con la semilla de alfalfa importada al país. Ibarra y La Porte (1944) citan su presencia en manchones confinados a la zona de San Javier a 30 km de la ciudad de Viedma. En ese entonces los cultivos de alfalfa se realizaban a orillas del río por la facilidad del regadío. En la década del '60 con el proyecto IDEVI (Instituto de Desarrollo del Valle Inferior del Río Negro), impulsado por la FAO, comenzaron los trabajos de sistematización, nivelación e incorporación de las tierras a la producción de cultivos, tareas que permitieron la dispersión de la maleza por el Valle.

Dall Armellina e Iglesias (1984) informaron que existían en el Valle Inferior del río Negro unas 2000 ha afectadas directa o indirectamente por la maleza, representando dicha cifra alrededor del 20 % de la superficie destinada a la producción de hortalizas y un 11 % del total regadío. Bezic *et al.* (2005) dan cuenta en un relevamiento realizado sobre 239 productores del IDEVI (47 % del total de las explotaciones del área de regadío), que el 54% declaró tener *A. repens* en su propiedad con distinto grado de afectación. La mayoría de dichas parcelas presentó manchones aislados (79 %) en tanto que las chacras severamente afectadas fueron el 5 % del total encuestado.

El valle del IDEVI ha sido colonizado por *A. repens*, que ha afectado incluso las últimas tierras que se han puesto en producción hace poco menos de diez años en el extremo oeste del valle. La especie ha sido detectada en sitios diversos como banquinas de caminos y canales de riego, campos de secano e incluso en lotes baldíos y veredas de la ciudad de Viedma. Sin embargo los perjuicios más evidentes ocurren con su proliferación en parcelas bajo riego. En las chacras, los manchones de *A. repens* afectan a la agricultura intensiva puesto que en los sitios enmalezados la producción decrece significativamente (Fig. 1).

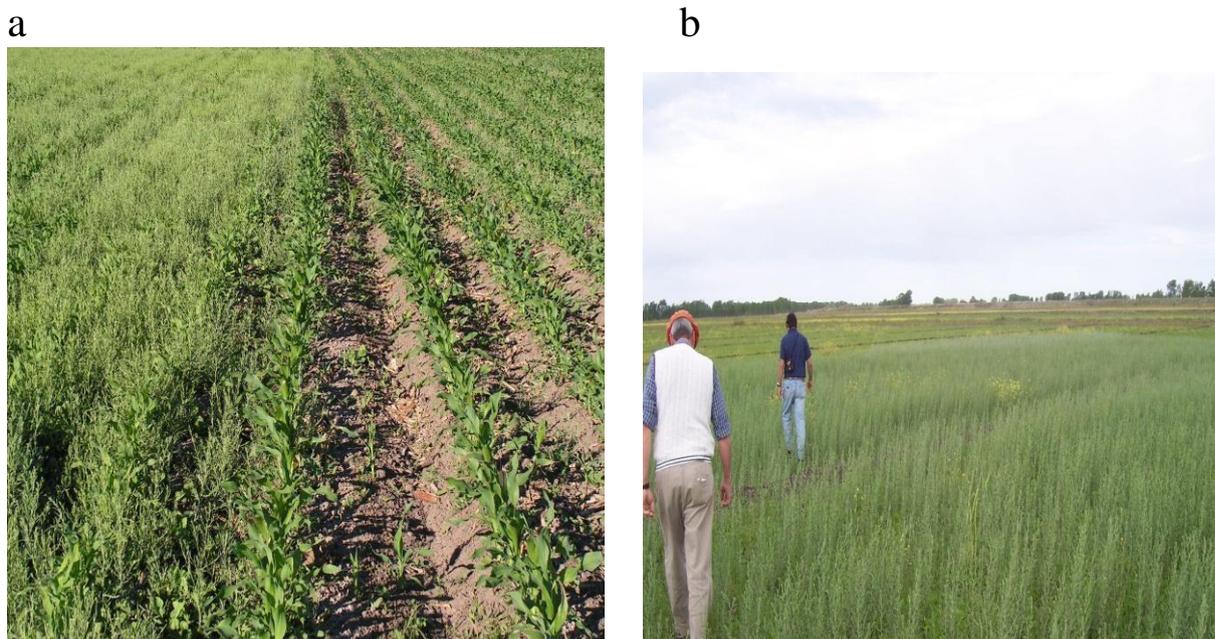


Figura 1: *A. repens* invadiendo distintos sitios a) lote hortícola, b) lote pasturas

1.3. Características de la especie

La especie es originaria de Mongolia, oeste de Turkestan, Irán, Armenia y Asia Menor, y fue introducida en diversos países del mundo fundamentalmente a través de la semilla de alfalfa (Moore y Frankton, 1974). Aunque no constituye un problema serio en su ambiente natural, se comporta

como una maleza agresiva en áreas agrícolas de diferentes partes del mundo (Dall Armellina e Iglesias, 1984; Dall Armellina y Zimdahl, 1988; Zengin 2001; Tepe *et al.*, 2004).

La especie fue descrita por primera vez por Linneo (1763) como *Centaurea repens*, mientras que de Candolle la separó del género *Centaurea* en 1838, ubicándola en el género *Acroptilon*. Su nombre deriva del griego y significa "pluma de punta" por las cerdas del vilano (Zuloaga *et al.*, 2008). Son sinónimos homotípicos *Centaurea repens* L. y *Rhaponticum repens* (L.) Hidalgo; sinónimos heterotípicos *Acroptilon angustifolium* Cass., *Acroptilon australe* Iljin, *Acroptilon obtusifolium* Cass., *Acroptilon serratum* Cass., *Acroptilon subdentatum* Cass. (Klein 2011; Qin 2015). Cabrera *et al.* (2000) y Ariza y Delucchi (1998) indican asimismo los sinónimos *Centaurea picris* (Willd.) Pall. y *Serratula picris* (Willd.) Pall. En la literatura internacional se la conoce como russian knapweed o creeping knapweed (Dall Armellina y Zimdahl, 1988), mientras que en Argentina suele tomar nombres diversos según la zona. En el Valle Inferior del Río Negro se la denomina yuyo moro (Dall Armellina e Iglesias, 1984).

En Ariza y Delucchi (1998) se presenta la descripción botánica de la especie tal cual se indica a continuación: “Hierbas perennes, con largos rizomas. Tallos estriados, lanuginosos (a veces con glandulitas esféricas), ramificados desde abajo (ramitas erectas o ascendentes). Hojas inferiores oblanceoladas u oblongas, sésiles, pinnatilobadas a enteras, las superiores oblongas o lineares, generalmente enteras, tomentosas o casi glabras, punteado-glandulosas, con márgenes escabrosos. Inflorescencia en capítulos, sésiles o subsésiles en el ápice de las ramitas, aparentando, en su conjunto, una panoja o cima. Involucro ovoideo; filarios externos y medianos anchamente aovados, a veces casi circulares, con ápice hialino, cortamente mucronado, los internos lanceolados, acuminados y generalmente vellosos en su dorso apical. Flores numerosas, todas perfectas, corola tubulosa, 5-partida, liláceas. Los frutos son aquenios ovoideos, algo comprimidos, blancuzcos, levemente estriados, con articulación sub-basal; papus casi dos veces el largo del aquenio, caduco, doble, serie interna formada por pajitas ensanchadas hacia abajo y subplumosas hacia el ápice, serie externa algo más corta”.

1.4. Biología de la especie

El desarrollo de la planta permite ahondar en la biología y en su desarrollo, el ciclo de vida y sus etapas fenológicas y de esta manera comprender el comportamiento de la especie y la distribución de los fotoasimilados en los distintos órganos que componen su estructura. Azofeifa y Moreira (2004)

fundamentan estos conceptos diciendo que el análisis del crecimiento es básico para comprender mejor los procesos fisiológicos que determinan la producción vegetal y así fundamentar racionalmente las prácticas de manejo.

El crecimiento de *A. repens* (Fig. 2) presenta una estrategia reproductiva por vía vegetativa generando estructuras denominadas vástagos, que constituyen una unidad de crecimiento clonal. Harper (1977) considera estas unidades de crecimiento como formas y estructuras independientes, generadas a partir de una planta madre. En sus primeros estadios de crecimiento a partir de la brotación las plantas desarrollan sus primeras hojas de forma arrosetada dado su escaso desarrollo caulinar, las que luego con la elongación de los tallos dan inicio a la formación de las estructuras florales constituyendo la etapa fenológica de prefloración y plena floración (Watson, 1980) (Fig. 3).

Es una planta que crece generalmente en zonas de escasas precipitaciones, a orilla de caminos y en lugares no cultivados. En Canadá se la encuentra asociada a zonas de secano (Watson, 1980) mientras que en otros lugares del mundo como en Colorado (EE.UU.), se la reportó en suelos cultivados siendo una planta indicadora de fertilidad, por lo que en condiciones bajo riego sería posiblemente una especie no tolerante al exceso hídrico. En el Valle Inferior del Río Negro esta especie se encuentra en lugares cultivados sobre parcelas hortícolas bajo riego.

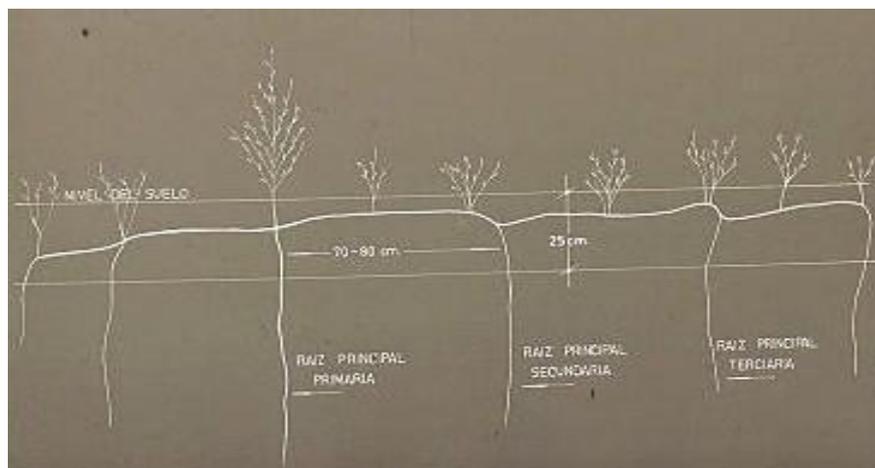


Figura 2: Modelo de crecimiento vegetativo y ocupación del espacio del yuyo moro (*A. repens*)



Floración



Cotiledonal



Roseta

Figura 3: Estados fenológicos de *A. repens*

1.5. El problema

Varias son las malezas perennes que afectan cultivos, caminos y campos naturales en el Valle Inferior de Río Negro, aunque ninguna con tanta intensidad como *A. repens*, debido a que está presente en ambientes diferentes (Fig. 4). Es posible encontrar chacras bajo riego completamente invadidas por la maleza, en bordes de caminos rurales, banquinas de canales de riego o de drenaje y campos de secano, sin embargo los perjuicios más evidentes ocurren por su proliferación en parcelas bajo riego. Bezic *et al.* (2005) señalaron que los manchones de *A. repens* L. afectan a la agricultura intensiva, puesto que en los sitios enmalezados la producción de hortalizas decrece significativamente.

En Estados Unidos se la encuentra distribuida en el centro y oeste del país. En Canadá es maleza de importancia en el oeste y cerca de Ontario. En estos países se encuentra afectando principalmente cultivos de secano, cereales y pasturas (Graham y Johnson, 2004). En Argentina fue registrada por primera vez en la provincia de Río Negro, en las zonas de Río Colorado (38° 59' 27" S, 64° 05' 45" O) y Choele Choel (39° 17' 9" S, 65° 39' 15" O) invadiendo cultivos de alfalfa y en viñedos (Ibarra y La Porte, 1944) y se ha indicado su presencia en las zonas de regadío del Alto Valle de Río Negro y Neuquén (Cerazo y Conticello, 2005) y del Valle Inferior del Río Negro (Dall Armellina e Iglesias, 1984; Bezic *et al.*, 2005). Fue declarada plaga de la agricultura nacional en el año 1986 por el departamento de Fiscalización Fitosanitaria del SENASA por disposición N° 2/86, considerándola una de las seis especies de malezas perennes colonizadoras junto con *Convolvulus arvensis* L., *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Cyperus rotundus* L., *Sorghum halepense* (L.) Pers. y *Wedelia glauca* (Ortega) O. Hoffm. Ex *Hickenium* (Alonso y Peretti, 2006). En 2004 la Organización Europea y Mediterránea de Protección Vegetal ha catalogado a *Acroptilon repens* (L.) DC. como plaga cuarentenaria en la Unión Europea (IPPC Secretariat, 2005).



Figura 4: Vista de los sitios de ensayos a campo:

- a) Sitio Ferrero: población de plantas en plena floración y
- b) sitio Mina: poblaciones de *A. repens* en senescencia otoñal

1.6. Manejo y control de la especie

1.6.1 Control químico

Las principales estrategias de control se basan en el empleo de altas dosis de herbicidas sistémicos que luego de repetidas aplicaciones (2-3 por año), logran controlar entre el 88 y el 96 % de la maleza (Sozeri y Madsen, 1994; Feuz *et al.*, 1999). Jacobs y Denny (2006) recomiendan el uso del picloram durante 2 a 5 años dependiendo de la intensidad del enmalezamiento o clopyralid 2,4-D sobre campos naturales y donde picloram no produce el control deseable. Beck (2008) en un extenso programa de control de *A. repens*, propone distintas alternativas de manejo y control químico en campos naturales, mediante el empleo de picloram, aminopyralid, clopyralid, clopyralid + 2,4-D con dosis recomendadas por los expertos en cada caso.

Sobre los antecedentes en el control químico de *A. repens* en el Valle Inferior del Río Negro, Bezic *et al.* (2005) reportaron ensayos realizados en parcelas hortícolas de campos de productores, en los cuales se aplicaron herbicidas en tres estados fenológicos de la maleza (roseta, elongación caulinar y plena floración). Los herbicidas usados fueron glifosato, picloram, y combinaciones de glifosato + 2,4-D sal amina, picloram + 2,4-D sal amina, en distintas dosis. Se analizó el efecto sobre la biomasa aérea, biomasa subterránea y la partición de recursos. Los resultados indicaron que al final del primer año la biomasa aérea y subterránea se redujo un 85 % en todos los tratamientos, siendo el picloram el de mayor efecto de control sobre la biomasa subterránea y órganos de propagación vegetativa con dosis elevada del producto (1 L PC ha⁻¹). Sobre el remanente de vegetación en la segunda temporada al rebrote, las aplicaciones en los estados de desarrollo de elongación y floración de la maleza, resultó un 67% menor con las dosis más altas de glifosato + 2,4-D sal amina (6 L +1 L PC ha⁻¹, respectivamente) con respecto a las parcelas sin aplicación de herbicidas, por lo cual y teniendo en cuenta las características de persistencia de los herbicidas, el autor recomienda el empleo de glifosato por sobre el picloram. El control de *A. repens* con herbicidas constituye un sistema de manejo poblacional que requiere la aplicación sistemática de medidas, que aunque sean más o menos efectivas, deben producir una disminución del banco de yemas a fin de mantener los niveles poblacionales de esta especie en valores bajos que puedan ser compatibles con la utilización rentable del espacio productivo.

1.6.2. Control mecánico

Dentro de las prácticas habituales de manejo, la repetición del laboreo extrae en distintos momentos el follaje durante el ciclo de los cultivos, por lo que la planta debe destinar recursos para producir nueva biomasa aérea a expensas de las reservas en las estructuras subterráneas debilitándola.

Antecedentes en el manejo mecánico, a nivel local, dan cuenta de un programa de control por medio de repetidos laboreos con implementos pesados y arada profunda, para luego extraer la mayor cantidad posible de las estructuras subterráneas reproductivas (rizomas) con maquinaria. El programa se desarrolló en el 2009 - 2010 (Informe técnico de control de *A. repens* en plantaciones de avellano, sin publicar) en un campo de 400 hectáreas perteneciente a la firma Ferrero Corilicola S.A. el que consistió en aplicar herbicidas glifosato y 2,4-D, combinando con labores mecánicas, empleando arado de reja y vertedera para revertir el pan de tierra y exponer las raíces y rizomas de la maleza; el cultivador pie de pato con aletas anchas solapadas para producir el corte de los brotes en posición

subterránea para luego realizar la extracción de propágulos subterráneos empleando una herramienta mecánica (chipilquera) para retirarlas del lote. Se logró así una reducción significativa en la biomasa subterránea, del orden del 70 %, con el consecuente impacto sobre la disminución del banco de yemas además del retraso de la brotación de la maleza, menor vigor en la respuesta del rebrote y menor densidad de plantas (Informe técnico Ferrero Corilicola 2010, Dall Armellina y col., comunicación personal). Sin embargo el remanente de rizomas en el suelo hace prever que es necesaria la articulación con otros métodos de control.

1.6.3. Control biológico

El control biológico de malezas (CBM) es un método basado en el uso de agentes naturales, que conviven con la especie en el país de origen del cual fue introducida. Rosenthal *et al.* (1984) manifiestan la particularidad de mantener los niveles de infestación sin producir daños económicos. El control biológico clásico de malezas consiste en la liberación de agentes patógenos, los primeros antecedentes datan del año 1971 en Australia con la introducción de roya (*Puccinia chondrillina*) para el control del yuyo esqueleto (Julien y Griffiths, 1998). Desde entonces se han liberado 28 especies de patógenos en 11 países del mundo y entre ellos uno en Argentina (Barton, 2012), pero con escasos resultados hasta el momento.

Argentina no cuenta con antecedentes en esta línea de investigación sobre *A. repens* y dado las diversas limitaciones para su estudio e implementación bajo situación de cultivos, esta tecnología adquiere poca relevancia. Existen antecedentes en el CBM para *A. repens* en los Estados Unidos, con esfuerzos intensos en el desarrollo de una estrategia de control biológico en base a los dos agentes más conocidos: la roya *Puccinia acroptili* y el nemátode *Subanguina picridis* (Graham y Johnson 2004), pero con pocos resultados concretos al presente.

1.6.4. Control Integrado

En el control de las malezas se busca cada vez con más fuerza la posibilidad de integrar técnicas (control integrado de malezas), es por ello que muchos autores consideran que la metodología más eficiente es la combinación del control químico, mecánico y el uso de cultivos competidores (Ferrell *et al.*, 1995; Benz *et al.*, 1999; Graham y Johnson, 2004). Para el control del *Cynodon dactylon*, García *et al.* (1997) integrando dos técnicas, demostraron que es posible detener el avance de esta especie mediante el agotamiento de las reservas a través del cambio de hábito que provoca el

sombreado, estableciéndose relaciones de biomasa aérea y radicular más favorables para la actividad de herbicidas sistémicos. De igual forma para *Eryngium horridum* Malme los resultados más alentadores se han logrado con la integración de técnicas de control químico, mecánico y pastoreo (Lallana *et al.*, 2005a y 2005b). No existen antecedentes en que se incluyan técnicas de inundación en combinación con otros métodos para el control integrado de malezas.

1.7. Antecedentes del control por inundación en malezas perennes

La inundación se puede producir de forma natural o artificial, a partir de los regímenes hídricos de ríos o lluvias, y puede provocar estrés afectando plantaciones forestales, sistemas de cultivos hortícolas, pasturas naturales e implantadas. Jackson y Drew (1984) definieron el anegamiento como un proceso de estrés, derivando esto en cambios en el metabolismo de las plantas, alteraciones en el crecimiento y desarrollo por lo cual, si esta condición persiste en el tiempo se produce la muerte del vegetal o anoxia por el agotamiento total del oxígeno en el suelo (Crane y Davies, 1988).

Los efectos de la inundación en los pastizales naturales de la pampa deprimida en la Argentina han sido estudiados por diversos autores (Insausti *et al.*, 2005; Taboada *et al.*, 2009 entre otros) como también los efectos negativos sobre los cultivos (Jiménez *et al.*, 2012; Baracaldo *et al.*, 2014; Jarma-Orozco *et al.*, 2015 entre otros) afectando de forma significativa la producción. Kramer (1983) reportó acerca de los efectos negativos de la inundación sobre las plantas, en la cual ocurren procesos bioquímicos acompañados por la presencia de sustancias tóxicas que alteran la membrana de las células, de manera que bajo condiciones de altas temperaturas, la tasa respiratoria de las plantas y microorganismos del suelo aumentan, en consecuencia los efectos negativos se intensifican. Tales efectos de la inundación sobre las plantas están siendo utilizados por algunos productores en las parcelas agrícolas del Valle Inferior como una práctica habitual de manejo de malezas, provocando la asfixia del sistema de raíces y rizomas de las plantas perennes.

En suelos inundados el potencial redox baja rápidamente, constituyendo esto un indicador de la disponibilidad de oxígeno en el mismo (Ryser *et al.*, 2011; Abbaspour, 2012), en consecuencia la saturación hídrica prolongada inicia un proceso de pérdida de estructura de los suelos debido a que los niveles de sodio aumentan, la porosidad del suelo disminuye y es reemplazada por el agua, observándose un menor contenido de oxígeno en las partículas del suelo; por lo que se esperaría que en campos cultivados y con ocurrencia sistemática de lluvias, sumado a sistemas de riego y drenaje

inadecuado, sería un factor limitante en la producción de cultivos agrícolas. Diversos autores estudiaron los efectos negativos de la inundación por lluvias en los cultivos agrícolas, Bin *et al.* (2010) y Yong-Zhong *et al.* (2010) afectando el crecimiento y desarrollo en el cultivo de maíz, siendo estos de intensidad variable dependiendo del grado de tolerancia al estrés de los cultivares.

Los cambios ocurridos en el desarrollo de los vegetales afectados por la inundación están acompañados de diferentes respuestas a nivel fisiológico de la planta tales como, el cierre estomático, la reducción de la transpiración y la tasa de fotosíntesis; debido a que la planta al encontrarse en estado de anaerobiosis, su sistema radical presenta una permeabilidad menor, por lo que disminuye la absorción de agua. Por esta razón la planta presenta síntomas de marchitez y disminución del potencial hídrico de las hojas evidenciándose rápidamente la clorosis de las mismas. Otros cambios son evidenciados en el crecimiento y en los distintos órganos, por ejemplo, las hojas cambian el ángulo de inserción al tallo, conociéndose esta respuesta como epinastia. Sánchez-Blanco *et al.* (1994) observaron que en árboles frutales se producían cambios en la inserción y en el ángulo del pecíolo y un rápido cierre estomático como así también la disminución del potencial hídrico. Existe evidencia acerca de los efectos sobre la biomasa de *A. repens*. Dall Armellina e Iglesias (1984); Dall Armellina y Zimdahl (1988), estudiaron el efecto de períodos prolongados de inundación (60 días) seguido de labores mecánicas con rastra pesada en un lote agrícola con alta densidad de *A. repens*, concluyeron que tanto la biomasa aérea como la biomasa subterránea disminuyen drásticamente, por lo que el número de propágulos vegetativos subterráneos se redujo.

Los efectos de la inundación sobre las plantas son muy dañinos afectando su crecimiento y desarrollo. En muchas de las especies terrestres el contenido de aire en la zona radical debe ser mayor al 10 % con respecto al volumen total de suelo (Sellés *et al.*, 2003), si bien las plantas tienen la capacidad de tomar una parte del oxígeno disuelto en el agua del suelo, esto no resulta suficiente para las necesidades del vegetal. Por esta razón la mayor proporción de oxígeno necesario está disponible desde la atmósfera al suelo por los espacios porosos, además de sortear la lámina de agua que rodea la raíz para finalmente, difundir dentro de la misma (Cook y Knight, 2003). El exceso de agua en el suelo disminuye la concentración de O₂ en los espacios porosos, afectando la respiración de las raíces limitando la actividad mitocondrial en las células tornándose un ambiente hipóxico, para luego pasar a un ambiente anóxico si este proceso se intensifica, por lo que puede provocar la muerte de la planta (Drew, 1997). Como respuesta a la inundación se produce un cierre de estomas generando cambios en el metabolismo de las raíces y cambio de respiración aeróbica a anaeróbica. (Lafitte *et al.*, 2007)

Durante la respiración anaeróbica, se generan algunos compuestos como etanol, ácido láctico, acetaldehído y compuestos cianogénicos. Puede ocurrir una acidosis citosólica en las células por la acumulación de ácido láctico en el citoplasma, esto conduciría finalmente a la muerte celular. También con el incremento de la proporción de etileno en el suelo y la baja disponibilidad de oxígeno se produce un balance hormonal anormal en las plantas (Kozłowski, 1997). Estos efectos negativos causados por la inundación, podrían ser aprovechados como una estrategia de control en especies perennes como el *A. repens* en donde los esfuerzos del control químico se ven limitados en las parcelas hortícolas del IDEVI.

En síntesis, conocer la biología y ecología de la especie, en particular su ciclo de crecimiento y su estrategia reproductiva, los efectos causados por los principales herbicidas y los estados fenológicos de mayor susceptibilidad, que combinados con técnicas de inundación para provocar la asfixia radicular, serían el punto de partida imprescindible para establecer una estrategia de control que contribuya a la disminución de la densidad poblacional de la maleza.

1.8. Descripción del área de estudio

El Valle Inferior de Río Negro se encuentra ubicado en el último tramo del río del mismo nombre, en el SE de la provincia de Río Negro (Argentina) y abarca desde el paraje conocido como Primera Angostura hasta la desembocadura en el Océano Atlántico, entre los 40° y 41° de latitud sur y los 63° y 64° de longitud oeste. Se extiende en la dirección NO-SE, con una longitud de 100 km y un ancho medio de 8 km. Esto hace una superficie total de 80 mil hectáreas de las cuales pueden acondicionarse para riego aproximadamente 65 mil (Fig. 5). En este contexto, la zona agrícola bajo riego del Valle Inferior de Río Negro se encuentra localizada en el denominado proyecto IDEVI que corresponde a un área de 18500 ha, sistematizada para el riego superficial y organizada en explotaciones de superficie variable entre 30 y 120 ha (IDEVI, 2010).

El Valle cuenta con 526 explotaciones, chacras bajo riego a partir de 1970 mediante su plan de colonización concretado en sucesivas adjudicaciones. La mayoría de las explotaciones está dedicada a la producción agrícola (horticultura, fruticultura, forrajes) y ganadera (engorde de vacunos y ovinos en pasturas irrigadas).

Los suelos del Valle Inferior de Río Negro se caracterizan por estar en una terraza alta y una planicie aluvial de aspecto bastante uniforme y llano, siendo su topografía plana en general (Masotta,

1970). En este Valle se encuentran dispersas quince series de suelos con variaciones texturales, desde fina a gruesa, siendo también los suelos en terraza de origen aluvional y ocupan una pequeña franja a lo largo del valle, presentando en la parte inferior rodados revestidos de calcáreo (FAO, 1969). También Masotta (1970); Linares *et al.* (1971) caracterizaron los suelos como de serie chacras, presentando un horizonte A de aproximadamente 10 cm de profundidad y una textura arcillosa a franco arcillosa. Además presenta un horizonte B2 más o menos de color gris a gris oscuro, alcanzando los 45 cm de profundidad y a su vez este horizonte se puede dividir en B2 1 y B2 2. Estos suelos también presentan un horizonte B3 alcanzando los 40 cm de profundidad; se caracteriza por una textura franco arcilloso limoso y de color gris pardo claro, muy poroso encontrándose en algunas oportunidades acumulaciones de calcáreo.

El clima es semiárido y mesotermal (Peri, 2004), las lluvias se distribuyen en forma irregular a lo largo del año, con 399 mm de precipitación media anual y de mayor frecuencia entre los meses de febrero a marzo. La temperatura media es de 14°C y los vientos predominantes soplan del noroeste. El período libre de heladas es de 164 días y las fechas medias de primera y última helada son el 1° de mayo y el 12 de octubre, respectivamente (Alonso y Rebay, 1995).

La disponibilidad hídrica para la atención de las explotaciones es adecuada, contándose con una capacidad de toma sobre el río Negro de 40 m³ s⁻¹, a pesar de lo cual, debido a ciertas limitantes edáficas, no es conveniente el uso desmedido del recurso para evitar perjuicios en los suelos, que en algunos casos podrían ser irreversibles (IDEVI, 2010). Las unidades productivas son explotaciones cuya superficie oscila entre 30–120 ha, divididas por lo general en lotes de 3 a 5 ha por acequias de riego. Los lotes cuentan con cortinas de álamos para la protección de los cultivos de los efectos del viento (Peri, 2004).

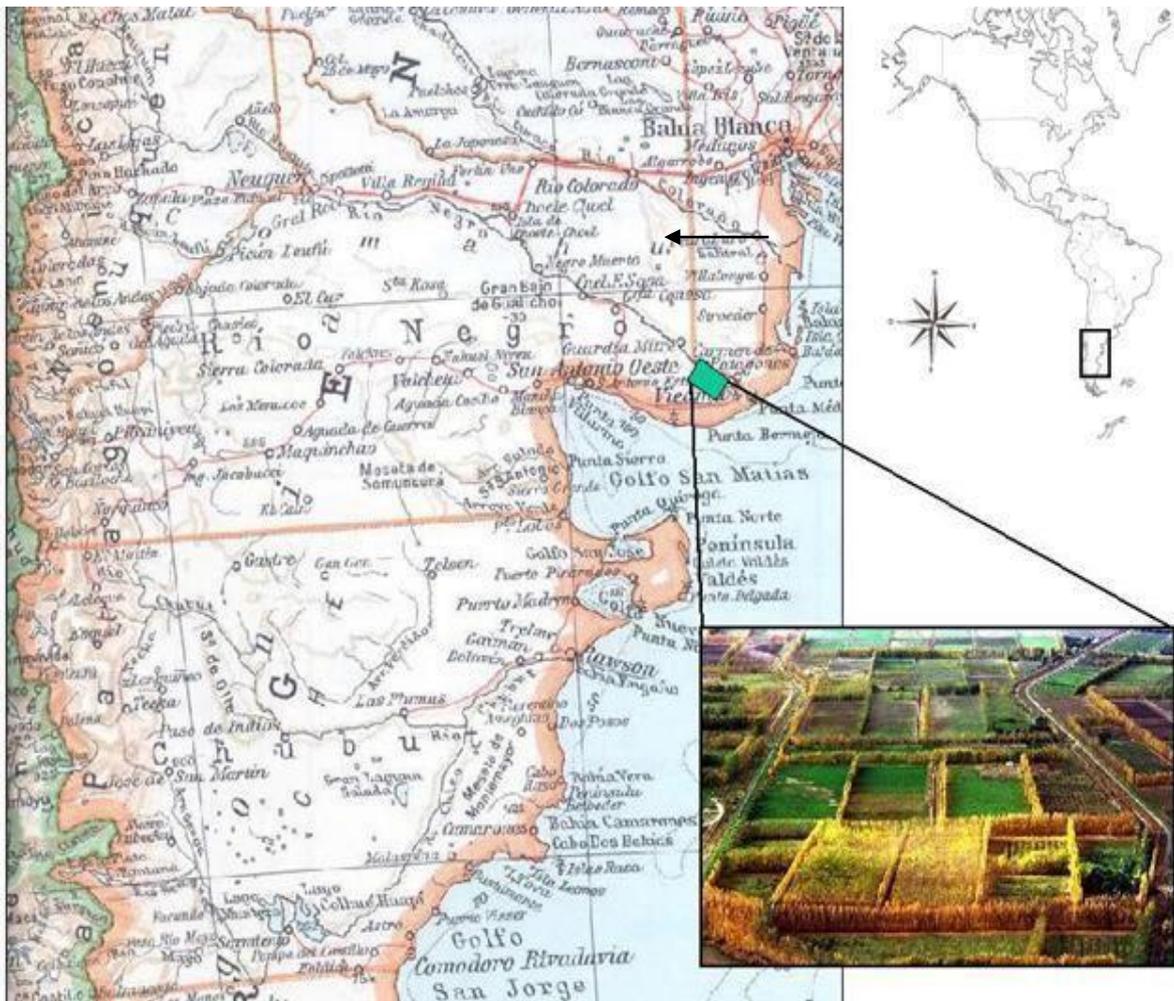


Figura 5: Área geográfica del estudio

1.9. Finalidad específica del estudio

En este trabajo de tesis se propone estudiar la respuesta de los distintos estados fenológicos de *A. repens* a diferentes dosis de glifosato y a tiempos cortos de inundación, con la finalidad de conocer el estado fenológico más sensible, la dosis del herbicida más adecuada y los períodos de inundación más indicados para el control de la maleza. Indagar la respuesta fisiológica de la planta bajo estas situaciones de estrés y sus implicancias en el crecimiento y formación de órganos de propagación subterránea.

Estos estudios permitirán comprender cuál es el grado de tolerancia al anegamiento y cuál sería el momento o estado fenológico de mayor susceptibilidad al glifosato a través de estudios de biología, crecimiento, partición de recursos y formación y priorización de estructuras reproductivas subterráneas de *A. repens*. Así como también permitirán describir los cambios florísticos en la

comunidad de especies asociados a la reducción de la población de *A. repens* y a los efectos de la inundación sobre el banco de semillas.

A partir de los resultados obtenidos se plantean alternativas de manejo que incluya el uso de bajas dosis de glifosato e inundación temporal para el control de la maleza en las parcelas agrícolas bajo riego del IDEVI. A continuación, se presentan las hipótesis y los objetivos particulares en cada línea de estudio.

1.10. Hipótesis y Objetivos

1.10.1. Hipótesis

La reducción de biomasa de *A. repens* es mayor cuando la aplicación de glifosato es seguida de un período corto de inundación, actuando ambos tratamientos en forma sinérgica.

1.10.2 Objetivo General

- Estudiar la respuesta de *Acroptilon repens* a la combinación del glifosato e inundación temporal en distintos estados fenológicos.

1.10.3. Objetivos Específicos

- Identificar los estados fenológicos de *A. repens* de mayor susceptibilidad a la inundación temporal.
- Valorar el efecto de la aplicación de glifosato, en diferentes momentos de aplicación, sobre las características de crecimiento y multiplicación de la maleza.
- Evaluar el comportamiento de la población de *A. repens* luego de tiempos cortos de inundación.
- Cuantificar el comportamiento de la comunidad de malezas luego de los tiempos cortos de inundación.
- Proponer estrategias de manejo integrado, que combinen la aplicación de glifosato con períodos cortos de inundación.

1.11. Metodología general del trabajo de tesis

La metodología empleada para el estudio y abordaje de los trabajos está centrada en dos líneas principales:

i) Análisis del comportamiento de *A. repens* bajo períodos cortos de inundación en diferentes estadios fenológicos; observando el crecimiento, la dinámica poblacional de la especie y las respuestas fisiológicas al estrés, tanto en condiciones a campo como en maceta.

ii) Manejo de *A. repens* combinando control químico con períodos cortos de inundación en distintos estadios fenológicos en parcelas experimentales y condiciones controladas (macetas).

CAPÍTULO 2

Crecimiento y desarrollo de *Acroptilon repens* bajo períodos cortos de inundación

2.1. Introducción

El ciclo de vida de una especie es la unidad fundamental para el crecimiento y desarrollo (Harper, 1977) por lo que la fenología se interpreta como el estudio de los cambios periódicos en el desarrollo de una planta en relación a su entorno (Werner y Caswell, 1977). El crecimiento y ciclo de una maleza también se puede definir como el ciclo ontogenético y comprende dos grandes estadios, el vegetativo y el reproductivo, a su vez en el estadio vegetativo ocurren una serie de cambios morfológicos en el que se pueden diferenciar otras subdivisiones de acuerdo a cada especie (Espinoza *et al.*, 1995).

El estudio, la comprensión e identificación de los estados de desarrollo fenológico de las plantas bajo determinadas condiciones de crecimiento constituyen la etapa fundamental y necesaria para cualquier estudio tendiente al control y manejo de las especies. En el manejo y control de malezas, las etapas de desarrollo cobran importancia al momento de decidir el método de control ya sea este mecánico, químico, inundación y/o integrado. Alebrahim *et al.* (2010) identifican ocho estados fenológicos para *A. repens* que comprende desde la germinación hasta la senescencia y secado del sistema radicular. Bezic (2010) reportó tres estadios fenológicos de *A. repens* (roseta, prefloración y plena floración) para el control químico de la maleza.

¿Las distintas etapas fenológicas de desarrollo de *A. repens* responden de igual manera frente a un determinado tipo de estrés? ¿Las respuestas y el desarrollo de la planta bajo inundación incluyen la priorización de recursos a la formación de órganos subterráneos que le permitan ofrecer una tolerancia a la inundación?

El estrés impuesto a las plantas por la inundación es uno de los mayores disturbios que puede ocasionarse en el crecimiento, distribución y productividad de las especies (Jackson y Colmer, 2005). Salisbury y Ross (1992), definieron este tipo de estrés como una consecuencia indirecta de la acción del agua, que ocasiona la disminución del contenido de oxígeno en el suelo y afecta la actividad radicular de la vegetación.

La inundación no afecta a todas las especies de la comunidad por igual. En los pastizales naturales de la pampa deprimida de Buenos Aires, Argentina, el anegamiento por períodos determinados elimina un gran número de especies exóticas y favorece a las especies nativas (Chaneton *et al.*, 1988). Estos efectos positivos posiblemente se expliquen porque las especies nativas resisten a la inundación desarrollando distintas estrategias y adaptaciones anatómicas, morfológicas y fisiológicas, que le permiten sobrevivir a la falta de oxígeno en el suelo (Colmer y Voesenek, 2009). Shimamura *et al.* (2007) observaron que el desarrollo de un sistema de raíces adventicias permitiría a ciertas especies vegetales prolongar la actividad de la absorción de nutrientes y agua por algún tiempo.. La priorización del desarrollo de la biomasa aérea es otro tipo de respuesta que permite a la planta tomar contacto rápidamente con la atmósfera, incrementando el intercambio gaseoso con las estructuras subterráneas (Striker *et al.*, 2008).

En *A. repens* el crecimiento clonal permite la formación de agregados de alta densidad y activa la captura de recursos, con la localización de módulos en el espacio que colonizan con una alta tasa de expansión. En esta especie y otras similares, la densidad poblacional y las tasas de expansión están en función del reclutamiento de módulos asexuales, así como de su crecimiento vegetativo posterior y la supervivencia de las plantas nuevas (Wright y Davis, 2006). Se sabe que el crecimiento clonal es la base de mantenimiento de las poblaciones establecidas y el factor clave en el proceso de colonización y supervivencia de la población después de una perturbación (Jacobs y Denny, 2006). Este vínculo necesario entre el crecimiento del sistema de raíces y el desarrollo de la población de ramets conduce a asumir que el proceso de crecimiento subterráneo es de importancia central para explicar y predecir la productividad de *A. repens* y hacer frente a situaciones de estrés.

Los antecedentes de investigación como la técnica de control por inundación sobre *A. repens* surgen de experimentos preliminares llevados a cabo por Dall Armellina e Iglesias (1984) en los que realizaron tratamientos mecánicos (rastra pesada) y períodos largos de inundación en los primeros estadios de desarrollo de la maleza, durante 60 días. Estos autores reportaron que el laboreo profundo con rastra pesada seguido de períodos largos de inundación reduce significativamente la biomasa subterránea y órganos de propagación vegetativa. Bezic (2010) reportó que el desarrollo de los órganos subterráneos de *A. repens* contribuye a la distribución espacial de nuevos ramets confiriéndole tolerancia al laboreo mecánico y a la deficiencia de luz ocasionada por los cultivos. De modo similar, la inundación del terreno contribuiría al avance espacial de la población con el consecuente agotamiento de las reservas y yemas de brotación de las estructuras subterráneas de la especie. Crawford (2003) establece que la respuesta de las plantas a la inundación está influenciada por los estadios ontogénicos y la edad, es así que estudiar los efectos y el grado de tolerancia a la

inundación en los distintos estadios de desarrollo de *A. repens* permitirán clarificar y fundamentar la respuesta de esta maleza al anegamiento.

2.2. Objetivos

- Caracterizar y delimitar la duración de los estados fenológicos de *A. repens*: roseta, prefloración y plena floración, bajo condiciones naturales de campo y en condiciones semicontroladas en macetas;
- Estudiar la respuesta de crecimiento de *A. repens* frente a períodos crecientes y decrecientes de inundación en los estados fenológicos de roseta, prefloración y plena floración;
- Determinar el momento y el período mínimo de inundación donde se observan cambios en la distribución y priorización de los recursos en cada estadio fenológico de la maleza.

2.3. Metodología

Durante la temporada 2011- 2012 se diseñaron dos ensayos ubicados en un campo de productor (sitio Mina) y en macetas bajo condiciones semi-controladas, ubicado en el predio de la Universidad Nacional del Comahue (Viedma).

De acuerdo a ensayos previos de experimentación, el material vegetal de propagación fue extraído de un lote hortícola de la zona hasta una profundidad de 20 cm, correspondiente al perfil arable del suelo en la que se encuentra la mayor proporción de propágulos vegetativos subterráneos. El material vegetal se acondicionó en laboratorio y se trozaron a 5 cm de longitud, conservados en heladera hasta el inicio de los experimentos.

En julio de 2011, antes que las plantas de *A. repens* a campo den inicio a la brotación, se plantaron los rizomas en macetas de polietileno negro con una capacidad de 5 L. Se utilizó suelo del mismo lugar de extracción del material vegetal siendo este de origen aluvional, caracterizado por presentar una textura franca, con pH de 7,38 y una CE de 1,87 mS cm⁻¹. Las plantas se agruparon de acuerdo a su estado de desarrollo buscando homogeneidad de crecimiento para dar inicio a los distintos experimentos.

2.3.1. Experimento I:

Para el estudio exploratorio y descriptivo del crecimiento de *A. repens*, se tomaron periódicamente muestras desde el 27/07/2011 hasta el 27/04/2012 correspondiente al inicio de brotación hasta la senescencia de plantas de dos poblaciones: i) a campo y ii) en macetas. Los muestreos fueron realizados en nueve fechas en ambas poblaciones de manera coincidente durante 279 días hasta la finalización del ciclo de la planta.

La metodología del muestreo a campo consistió en tomar al azar cinco plantas en cada fecha, distintas plantas entre fechas. La muestra consistió en un ramet con su respectivo componente subterráneo de propágulos hasta una profundidad de 20 cm del suelo, siguiendo la metodología utilizada por Bezic (2010) en la que determinó que *A. repens* desarrolla la mayor proporción de biomasa subterránea en los primeros centímetros de profundidad, coincidentemente con el laboreo de suelos en la producción hortícola.

2.3.2. Experimento II:

Las plantas cultivadas en macetas fueron regadas de forma sistemática según necesidades hídricas. Se seleccionaron lotes de 50 macetas con plantas homogéneas para cada estado fenológico: roseta, prefloración y plena floración. La mitad de las macetas de cada lote se colocó en piletones cubiertas con una lámina de 5 cm de agua (Fig. 6 y 7). Cada 15 días se retiraron 5 macetas de cada uno de los tratamientos y al mismo tiempo se colocaron otras 5 macetas en el piletón, quedando definidos los siguientes tratamientos: i) plantas con periodos crecientes de inundación en cada estado fenológico: 0, 15, 30, 45 y 60 días; ii) plantas con periodos decrecientes de inundación en cada estado fenológico: 60, 45, 30, 15 y 0 días.

Una vez finalizado el periodo de inundación las macetas se retiraron del piletón y se conservaron hasta el procesamiento en el laboratorio. Se separó la parte subterránea de la parte aérea y se determinó la biomasa seca correspondiente.

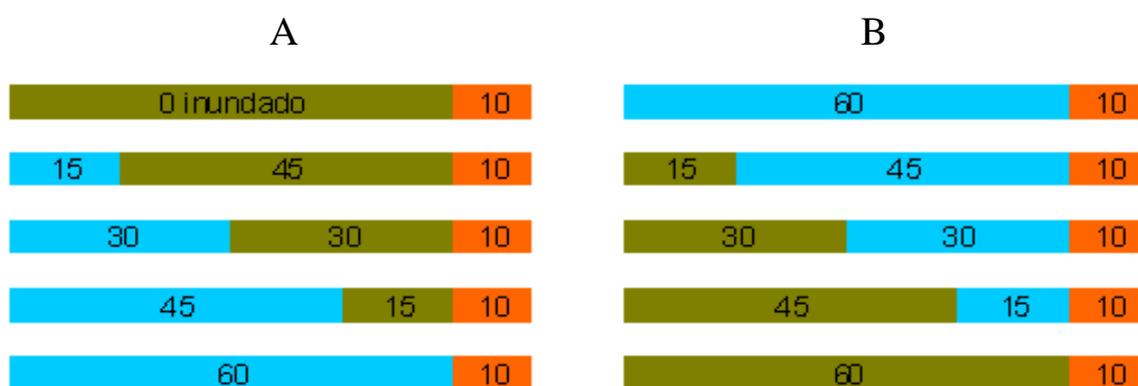


Figura 6. Esquema de tratamientos de inundación en piletas.

Las barras verdes indican los días que las plantas permanecieron con riego a demanda, las barras azules los días que las plantas permanecieron inundadas y las barras anaranjadas los días de recuperación luego de finalizado el ensayo. A) Inundación al comienzo del estado fenológico y B) inundación al final del estado fenológico.



Figura 7. Plantas de *A. repens* durante el tratamiento de inundación.

Para el experimento I las plantas fueron procesadas en el laboratorio separando la biomasa subterránea y aérea en sus componentes de tallos, hojas e inflorescencias. La biomasa verde fue llevada a estufa a 60 °C hasta peso constante para la determinación del peso seco (g MS planta⁻¹). Con la información obtenida se construyeron curvas del crecimiento de *A. repens* correspondientes a la biomasa aérea y subterránea en función del tiempo para establecer la duración de cada estadio fenológico.

En el experimento II se evaluó la biomasa aérea y subterránea de las plantas enteras al cabo de 60 días de iniciada la experiencia. Las plantas fueron secadas en estufa a 60 °C hasta peso constante, para determinar la materia seca (g MS planta⁻¹). Se realizaron gráficas de la biomasa en función del tiempo de inundación creciente y decreciente.

Análisis de datos: las pruebas de normalidad y homocedasticidad fueron testeadas por el programa estadístico InfoStat versión 2015 (Di Rienzo *et al*, 2015). Las variables de biomasa aérea en prefloración y plena floración y la biomasa subterránea de floración fueron transformadas por log (biomasa +1) mientras que las variables de biomasa subterránea en prefloración no debieron ser transformadas para su análisis. En cada uno de los estados fenológicos se confeccionó un ANOVA a dos vías de clasificación: momento (inicio o final del ciclo) y tiempo de anegamiento (0, 15, 30, 45 y 60 días).

2.4. Resultados

a) Experimento I

Curvas de biomasa de A. repens: en la Fig. 8 A y B se representa la acumulación de biomasa aérea y subterránea de dos poblaciones de *A. repens*, una a campo en condiciones naturales y otra en macetas bajo condiciones controladas. En la población de campo se observó que el inicio de la brotación se produjo a comienzos de agosto, cuando en la visita del 1/8 se observaron los primeros brotes de la maleza (Fig. 8A). El período de crecimiento se extendió hasta la senescencia ocurrida en el mes de mayo, a los 275 DDE, cuando las heladas afectaron a la parte aérea. En la población de plantas en macetas se observó que la brotación se produjo en el mismo momento que en el caso de la población a campo (Fig. 8B). En términos generales en ambas poblaciones se dio un aumento evidente de la biomasa aérea hasta cerca de los 150 DDE (días después de la emergencia) mediados de agosto, momento a partir del cual tiende a mantenerse constante o a decrecer en su tendencia. En cuanto a la biomasa subterránea, precisamente a partir de los 150 DDE se observa una tendencia creciente en las dos poblaciones.

La biomasa subterránea de *A. repens* a campo presentó una reducción en la primera mitad de temporada, equivalente a una pérdida del 35 % de biomasa, en tanto que la ganancia de la segunda parte, calculada en un 33 %, volvió a equiparar el valor inicial en un valor de $7,59 \pm 0,52$ g planta⁻¹ en la población a campo y de $5,39 \pm 0,42$ g planta⁻¹ en macetas. La biomasa subterránea a campo presentó una reducción significativa hasta la fecha 5 (132 DDE), para luego incrementar significativamente hasta fin de la temporada (269 DDE, Fig. 8B). Por otro lado en las plantas en macetas, se apreció una caída inicial del 27 % de biomasa subterránea, seguramente fruto de la movilización de reservas para dar lugar a la brotación, aunque la recuperación ocurrió inmediatamente pasada la segunda fecha y de manera constante hasta el fin del ciclo, con un incremento del 92 % (Fig. 8 B).

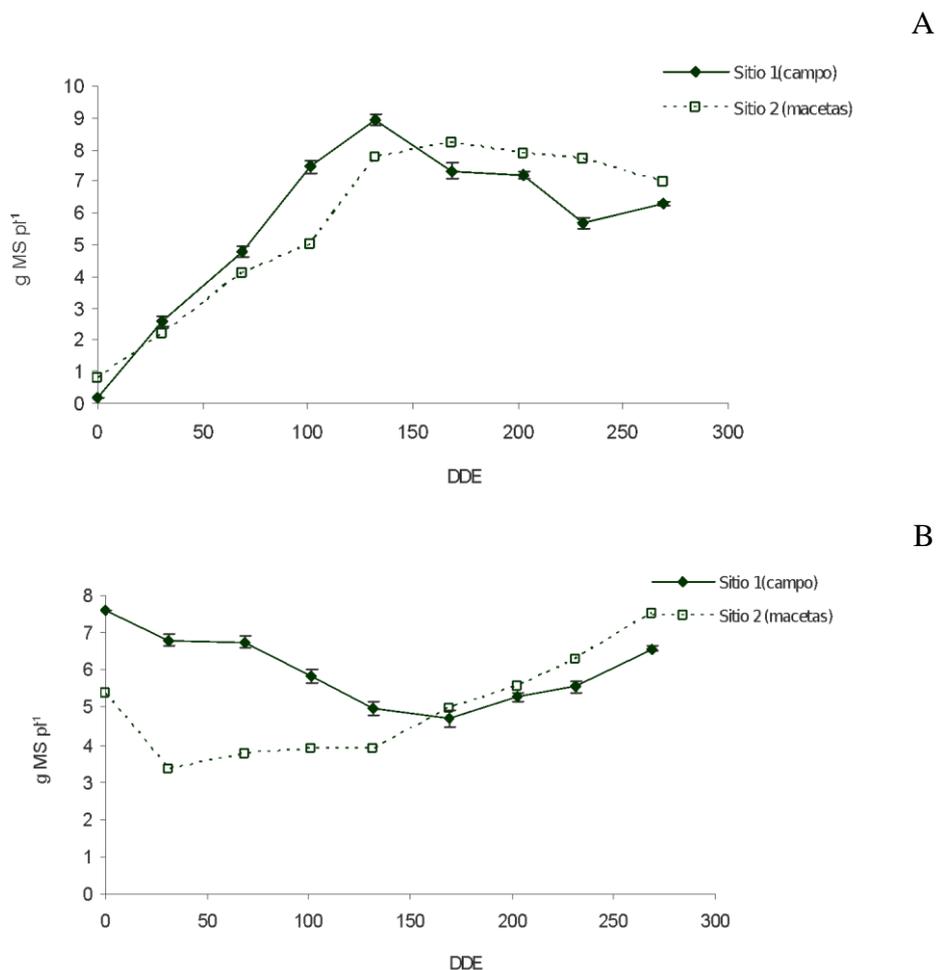


Figura 8. Curva de crecimiento de la biomasa aérea de *A. repens* de dos poblaciones

Los valores de biomasa se expresan en g MS.planta⁻¹ y el tiempo se indica en DDE (días después de la emergencia). A) Biomasa aérea y B) biomasa subterránea. En líneas continuas plantas a campo y líneas punteadas en macetas. Cada punto corresponde al promedio de 5 plantas y las barras indican el EE.

La biomasa aérea presente a lo largo del ciclo de *A. repens* viene dada por el cambio del patrón de asignación de los recursos a hojas, tallos e inflorescencias (flores), entre las primeras brotaciones que ocurren a la salida del invierno y las primeras heladas en el otoño.

La curva de acumulación de biomasa aérea de *A. repens* a campo como las que fueron conducida en macetas presentaron un patrón, con un máximo de biomasa observado en ambos casos en el muestreo realizado a los 132 DDE, con valores de $7,53 \pm 1,96$ y $8,93 \pm 0,94$ g MS planta⁻¹ para campo y macetas respectivamente (Fig. 9 campo y Fig. 10 en macetas). Estos valores se mantuvieron con una tendencia levemente decreciente hasta la última observación realizada a los 279 DDE. En ese momento se vio que la biomasa fue un 28,2 % menor que la máxima observada. La explicación de esta caída en la biomasa estaría eventualmente asociada a una importante pérdida de hojas que ocurrió en la segunda mitad del ciclo en ambas poblaciones. Este aspecto particular se visualiza en el apartado siguiente referente a hojas.

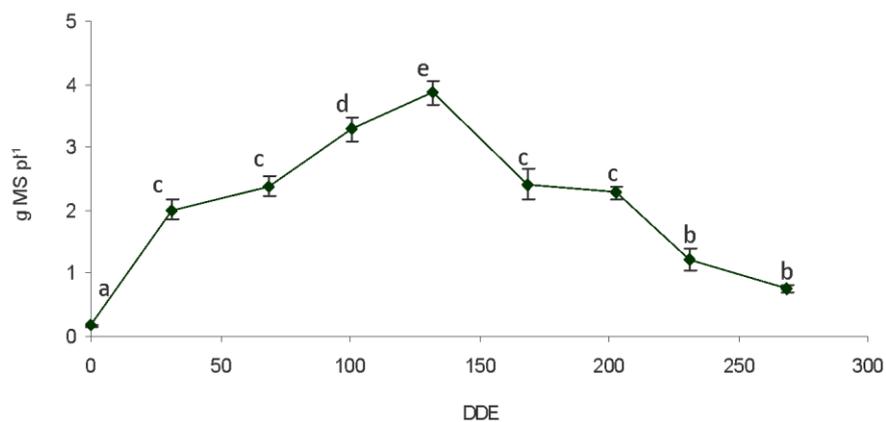


Figura 9. Acumulación de biomasa aérea de *A. repens* de una población a campo.

Los valores de biomasa se expresan en g MS.planta⁻¹ y el tiempo se indica en DDE (días después de la emergencia). Cada punto corresponde al promedio de 5 plantas y las barras indican el EE. Letras distintas indican diferencia estadística para el test de LSD ($p < 0,05$).

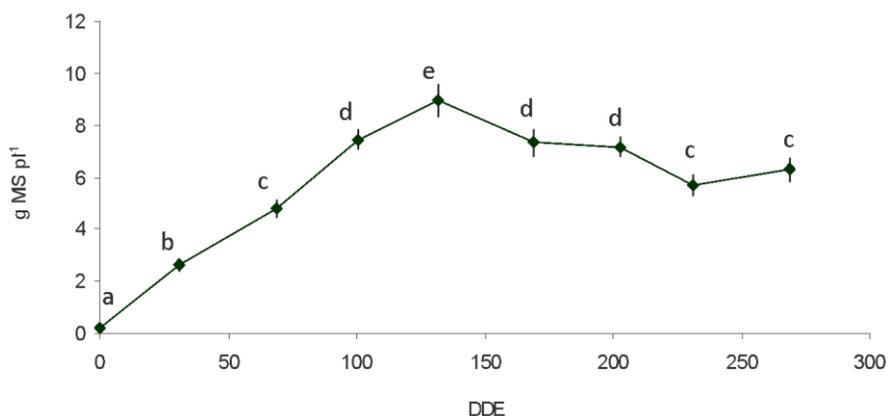


Figura 10. Acumulación de biomasa aérea de *A. repens* en plantas cultivadas en macetas.

Los valores de biomasa se expresan en g MS.planta⁻¹ y el tiempo se indica en DDE (días después de la emergencia). Cada punto corresponde al promedio de 5 plantas y las barras indican el EE. Letras distintas indican diferencia estadística para el test de LSD ($p < 0,05$).

La acumulación de biomasa subterránea al inicio de la fase fenológica de roseta es negativa para las dos poblaciones a campo y macetas (Fig. 11 y 12). En las plantas de campo, esta situación continúa hasta mediados de la prefloración, mientras que en las plantas de macetas, esta condición se mantuvo sólo hasta mediados de la etapa de roseta, a los 50 días de la brotación. Esto se explicaría dado que en las macetas las raíces disponen de espacio para su desarrollo anual, mientras que en las condiciones de campo el suelo estaría ocupado por la biomasa de raíces de años anteriores (competencia intraespecífica).

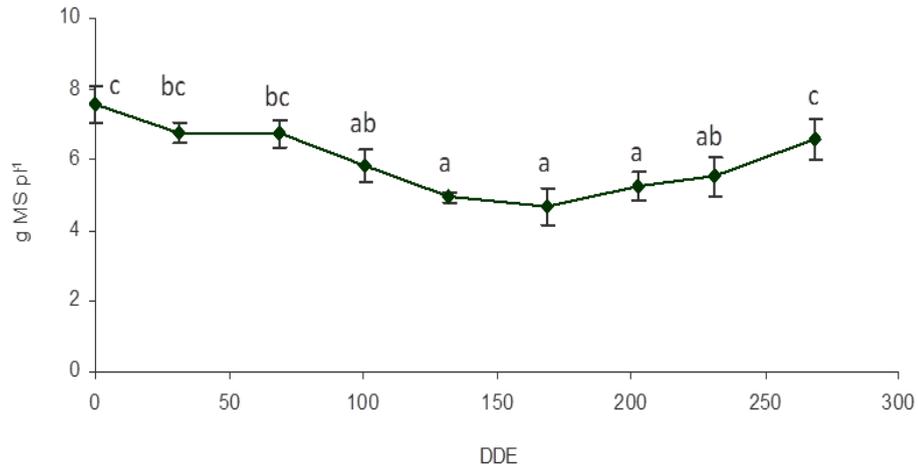


Figura 11. Acumulación de biomasa subterránea de *A. repens* de una población a campo. Los valores de biomasa se expresan en g MS.pl⁻¹ y el tiempo se indica en DDE (días después de la emergencia). Cada punto corresponde al promedio de 5 plantas y las barras indican el EE. Letras distintas indican diferencia estadística para el test de LSD ($p < 0,05$).

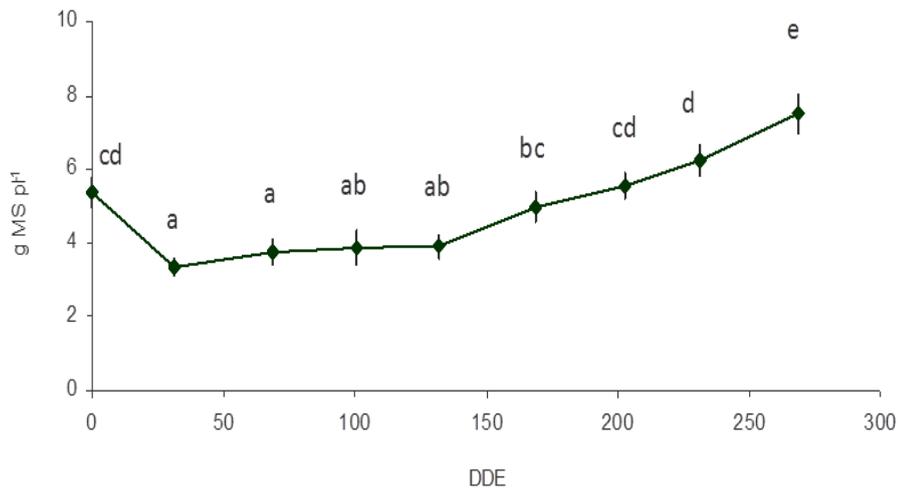


Figura 12. Acumulación de biomasa subterránea de *A. repens* en plantas cultivadas en macetas. Los valores de biomasa se expresan en g MS.planta⁻¹ y el tiempo se indica en DDE (días después de la emergencia). Cada punto corresponde al promedio de 5 plantas y las barras indican el EE. Letras distintas indican diferencia estadística para el test de LSD ($p < 0,05$).

Hojas: de la comparación de los gráficos (Fig. 13 a y b) de biomasa foliar para ambos sitios de estudio se observa el mismo patrón, es decir, un aumento a tasa más o menos constante en la biomasa hasta poco antes de los 150 DDE con una evidente caída en el valor de materia seca a partir de ese punto hasta fin de ciclo. El análisis estadístico de la comparación entre fechas dentro de cada sitio da cuenta de este cambio, observándose que en ambos casos no existieron diferencias en la biomasa entre los 111 DDE y 142 DDE con una biomasa promedio de $2,19 \pm 0,36$ y $1,79 \pm 0,28$ g MS planta⁻¹ a campo y en macetas respectivamente, a partir de lo cual en cada fecha la

biomasa foliar fue menor que la posterior, con un máximo en el muestreo 5 (132 DDE). La caída posterior se confirma con las diferencias estadísticas calculadas.

Tallos: se aprecia un patrón de crecimiento con dos etapas bien definidas. La primera parte del ciclo registra un aumento de biomasa, con diferencias estadísticas entre fechas sucesivas hasta el máximo observado en fecha 4 (101 DDE) para campo (Fig. 13 c) y fecha 6 (169 DDE) para macetas (Fig. 13 d), luego de los cual sigue una etapa de no crecimiento (meseta) hasta el fin del ciclo a los 269 DDE.

Flores: las inflorescencias comenzaron a hacerse identificables a partir del muestreo 3 (69 DDE) a campo (Fig. 13e) y del muestreo 5 (132 DDE) en macetas (Fig. 13 f). En cuanto al patrón de crecimiento, se observó que en la población de campo el aumento significativo de la biomasa floral sucedió hasta el muestreo 7 (203 DDE), para luego mantenerse constante, en tanto que a campo ocurrió hasta el muestreo 8 (231 DDE), según se aprecia en las Fig. 13 e y f. Los valores máximos de biomasa asignados a las estructuras florales fueron de $1,29 \pm 0,11$ g MS planta⁻¹ a campo y $2,24 \pm 0,20$ g MS planta⁻¹ en macetas.

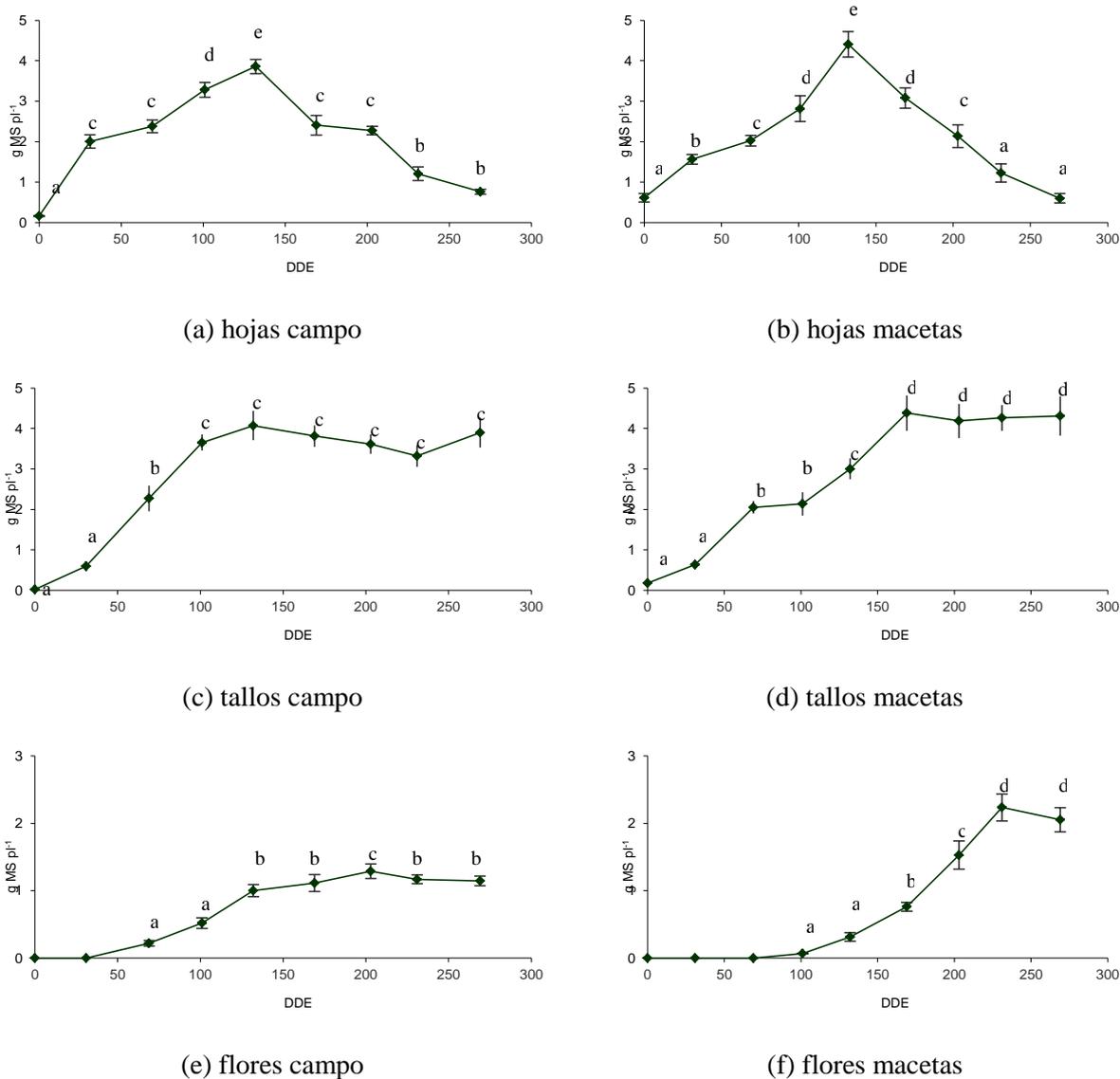


Figura 13. Acumulación de biomasa para hojas, tallos y flores de *A. repens*.

Población campo (izq.) y en plantas cultivadas en macetas (der.) en el Valle Inferior del río Negro. Los valores de biomasa se expresan en g MS.planta⁻¹ y el tiempo se indica en DDE (días después de la emergencia). Los puntos corresponden a la media de 5 plantas y las barras indican el EE. Letras distintas indican diferencia estadística para el test de LSD ($p < 0,05$).

b) Experimento II

El efecto de la inundación temporal en el estado fenológico de roseta no se evaluó debido a que fracasó esta parte del experimento dado que la reducida biomasa subterránea no permitió el desarrollo de las plantas bajo la condición de anegamiento.

Pre-floración: el análisis combinado del momento y del período de anegamiento sobre la

biomasa aérea de plantas inundadas, no mostró interacción significativa ($p = 0,668$). La biomasa aérea presentó el mismo patrón cuando la inundación se realizó al inicio o al final de prefloración (días creciente de inundación y decreciente de inundación respectivamente) ($p= 0,991$). Se observó una tendencia negativa de acumulación de biomasa hasta los 60 días de inundación con una media de $2,3 \text{ g MS planta}^{-1}$. A los 30 días de inundación la biomasa aérea se redujo un 53 % para la condición creciente y decreciente de inundación respecto del testigo ($p<0,0001$; Fig. 14 A). Con inundación creciente (al inicio del estado fenológico) 30 días serían el tiempo mínimo de inundación, pero hasta los 45 días de inundación la reducción de biomasa es mayor, por lo que se evidenció que el periodo crítico para la biomasa aérea de la planta estaría dado a los 30 días de inundación para este estado fenológico.

Al analizar el momento (días crecientes y decrecientes de inundación) y tiempo de inundación en forma conjunta la biomasa subterránea presentó interacción ($p=0,034$), por lo tanto se analizó por separado el comportamiento del tiempo de inundación al inicio y al final del estado fenológico (días crecientes y decrecientes de inundación).

Cuando la inundación se aplicó al inicio de prefloración (Fig. 14 B. línea punteada, días crecientes de inundación) la biomasa subterránea decreció con el aumento de los días de inundación ($p<0,0001$) la reducción de biomasa respecto al testigo fue de 41,5; 83,0; 90,2 y 97,1 % a los 15, 30, 45 y 60 días respectivamente. Evidenciando que el período crítico sería a partir de los 15 días de inundación y con un punto de inflexión a los 30 días, a partir del cual no se observaron diferencias significativas. Pero cuando la inundación ocurre al final del estado fenológico (días decrecientes de inundación) la biomasa subterránea fue un 96% menor con respecto del testigo hasta el final de la experiencia, mientras que 30 días de inundación la reducción de biomasa fue del 75% (Fig 14 B), evidenciando que la plantas presentan un periodo crítico a partir de los 30 días de inundación decreciente para este estado fenológico.

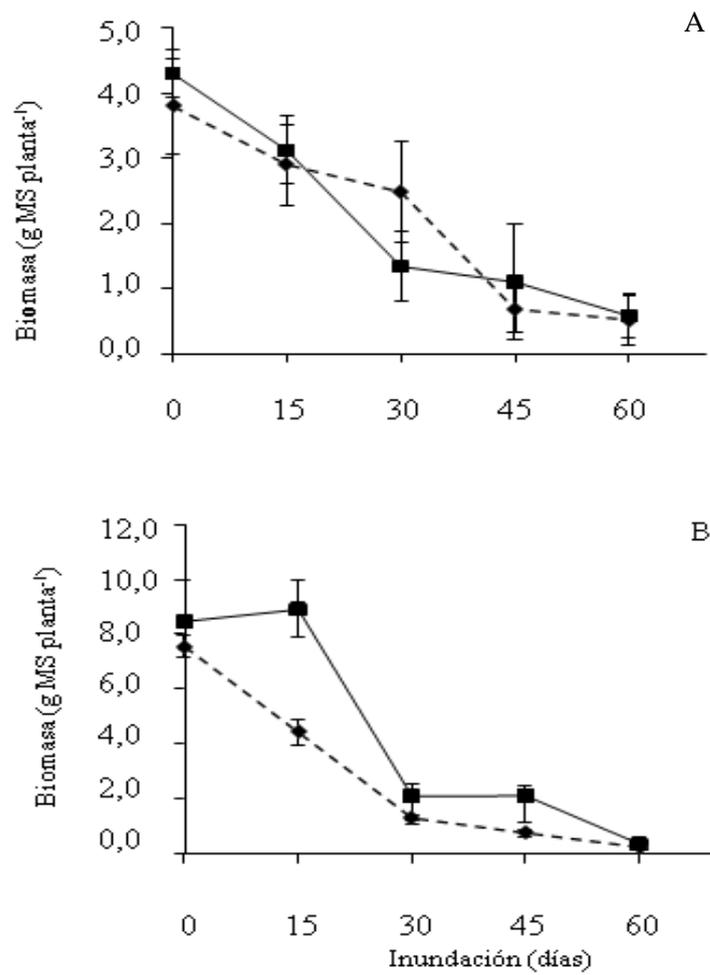


Figura 14. Respuesta a períodos de inundación de plantas de *A. repens* en prefloración. (---): inundación al inicio de prefloración y (—): inundación al final de prefloración. A) Biomasa aérea y B) Biomasa subterránea. Cada punto corresponde al promedio de 5 plantas y las barras representan el EE.

Para las plantas inundadas en plena floración, el análisis doble del momento y tiempo de inundación de la biomasa aérea no presentó interacción ($p = 0,256$) por lo que esta variable se comporta de la misma manera en ambos experimentos.

La biomasa aérea cuando se inundó al inicio de floración (días crecientes de inundación) fue un 17,1 % menor respecto al tratamiento al final del ciclo de floración (días decrecientes de inundación) ($p = 0,009$). La biomasa aérea luego de 60 días de inundación fue un 92,6 % menor respecto de las plantas no inundadas ($p < 0,0001$). A los 15, 30 y 45 días de inundación la biomasa aérea fue un 71 % menor, mientras que dentro de estos días de inundación no se observaron diferencias (Fig.15 A), evidenciando que a los 15 días de inundación sería el tiempo crítico para la biomasa aérea de la planta en este estado fenológico.

Biomasa subterránea en plena floración: El análisis doble del momento y tiempo de inundación de la biomasa subterránea tampoco presentó interacción ($p = 0,396$) por lo que esta variable se comportaría de la misma manera en ambos experimentos. La biomasa subterránea luego de la inundación (días crecientes de inundación) resultó 19,3% menor que al tratamiento con días decreciente de inundación ($p = 0,032$). Mientras que entre días de inundación la reducción de biomasa subterránea fue significativa de 15 a 30 días de inundación para el tratamiento al inicio del ciclo de la planta (días crecientes de inundación). Cuando se inundó al final de ciclo de la planta (días decrecientes de inundación) la reducción de biomasa fue significativa de 15 a 45 días. ($p < 0,0001$; Fig. 15 B). Estos resultados dejan en evidencia que el momento crítico de la planta es distinto para cuando se aplican días crecientes o decrecientes de inundación, siendo 15 días el tiempo mínimo para observar efectos negativos en la biomasa subterránea. Cuando la inundación ocurre al inicio del ciclo de la planta se observa un punto de inflexión a los 45 días de inundación, mientras que cuando se inunda al final del ciclo de la planta se observó un punto de inflexión a los 30 días, por lo que inundar por más tiempo no presenta efectos significativos en la reducción de biomasa subterránea.

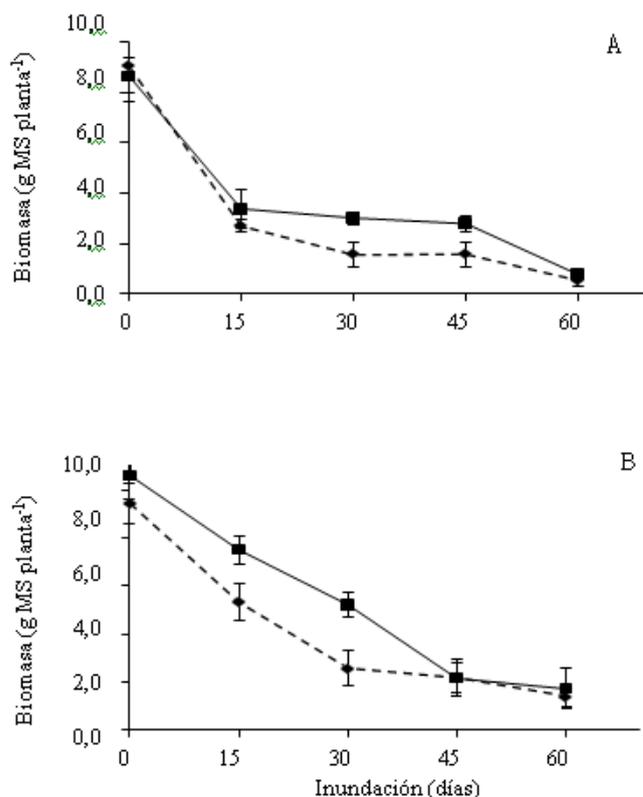


Figura 15. Respuesta a períodos de inundación de plantas de *A. repens* en plena floración.
 Línea punteada (---): inundación al inicio del ciclo fenológico y línea continua (—): inundación al final del ciclo fenológico. Fig. A) Biomasa aérea y Fig. B) Biomasa subterránea de plantas. Cada punto corresponde al promedio de 5 plantas y las barras representan el EE.

2.5. Discusión

El período de crecimiento aéreo de plantas de *A. repens* ocurrió entre mediados de julio (brotación de ramets) y principios de mayo (muerte por heladas), tanto en poblaciones de campo como en macetas. Watson (1980) para Nuevo México (EEUU) y Bezic (2010) para el Valle Inferior del Río Negro (Argentina) coinciden en que la brotación para esta especie ocurre a principios de la primavera en tanto que la muerte de la parte aérea se produce con los primeros fríos del otoño.

Durante el período anual de crecimiento se identificaron tres estados fenológicos característicos: roseta, prefloración y plena floración. La brotación de las plantas a campo fue observada en el primer muestreo (11 de junio), tanto en condiciones naturales a campo como en macetas, dando inicio de esta manera a la etapa fenológica de roseta. Este estadio se caracterizó por presentar hojas basales en roseta dispuestas horizontalmente muy próximas a la superficie del suelo, pecíolos muy cortos y con tallos poco desarrollados. Esta etapa finalizó con el inicio de la elongación caulinar que coincidió con el inicio del aumento de biomasa de los tallos que podría ser que ocurra entre los muestreos 2 y 3 (07/10 al 10/11), tanto a campo como en macetas, es decir entre los 42 y 78 DDE.

Junto con la elongación caulinar entre los 78 y 142 DDE (11/12) se inicia la formación de los primeros botones florales, con acumulación de biomasa que es creciente hasta alcanzar el valor máximo a fin de la estación cuando la planta alcanza la plena floración y en la que se observa el máximo de biomasa floral a los 213 DDE (20/02) con una biomasa de $1,17 \pm 0,38$ g MS planta⁻¹ a campo y a los 241 DDE (20/03) en macetas, alcanzando una biomasa de $2,24 \pm 0,45$ g MS planta⁻¹. Esta diferencia de 28 días entre las poblaciones no podría explicarse en principio con los datos disponibles, aunque podría estar relacionada con la disponibilidad de recursos en la biomasa subterránea y dado que las plantas que se iniciaron a partir de trozos de rizomas en las macetas podrían tener recursos limitados para la brotación inicial de las plantas.

A fin de determinar con cierta precisión el momento en que cambia el patrón de partición de biomasa, consecuencia de un cambio en flujo de carbohidratos que determina el cese del crecimiento aéreo para dar lugar a la acumulación de biomasa subterránea, se estudió la relación alométrica BA/BS para ambas poblaciones (Fig. 16). Este momento del ciclo de la planta es importante dado que representa el punto a partir del cual se comienzan a recuperar el banco de yemas y las reservas que dan lugar a la brotación cada año, de manera tal que cualquier acción de

manejo que altere este patrón, por ejemplo retrasándolo, podría ser un instrumento útil de control.

Entonces, para el cociente BA/BS y dada la naturaleza de los datos, se ha decidido ajustar una función cuadrática del tipo $y = a x^2 + b x + c$ (Fig. 16). Como puede apreciarse existe una semejanza muy alta en los modelos correspondientes a las dos poblaciones estudiadas, cuyas fórmulas se presentan en las ecuaciones (Ec.1) y (Ec.2)

$$BA/BS = -6,6 \cdot 10^{-5} DDE^2 + 0,021 DDE \quad (Ec.1)$$

Máximo en $y' = 0$ para $DDE = 159,1$

$$BA/BS = -6,4 \cdot 10^{-5} DDE^2 + 0,020 DDE \quad (Ec.2)$$

Máximo en $y' = 0$ para $DDE = 156,3$

Pareciera que ambos sitios presentan un similar patrón de partición de biomasa. Por lo tanto, si las diferencias entre sitios no fueran significativas, un modelo único construido con la totalidad de los datos sería adecuado para describir los cambios en la asignación de biomasa para el área de estudio.

Siguiendo a Vermaat y Hootsmans (1994) y Bezic (2010), a fin de detectar si hay diferencias estadísticas entre las dos poblaciones, se empleó una regla de decisión basada en el algoritmo F (Ec. 3), que considera la comparación de la suma de cuadrados residual de cada modelo respecto de la suma de cuadrados residual de un modelo global construido con el conjunto de datos de los dos sitios (Fig. 16).

Ecuación:

$$F = \frac{[SC \text{ error } 1+2 - (SC \text{ error } 1 + SC \text{ error } 2)] / [gl \text{ } 1+2 - (gl1 + gl2)]}{(SC \text{ error } 1 + SC \text{ error } 2) / (gl1 + gl2)} \quad (Ec. 3)$$

El estadístico calculado ($F_{1,88} = 2,61$) fue significativo ($p < 0,05$), con lo cual puede afirmarse que el conjunto de datos no puede ser empleado para describir un comportamiento único, siendo por lo tanto adecuado el tratamiento de cada población por separado.

El máximo de las Ec.1 y 2, obtenido mediante $y' = 0$, fue calculado en 159,1 DDE para campo y 151,3 DDE para macetas. Este punto en la escala de tiempo indicaría el momento a partir del cual se

comenzaría a acumular proporcionalmente más biomasa subterránea, tratándose de la etapa de acumulación de reservas en el sistema subterráneo. Este cambio que se evidencia en el modelo de partición de biomasa tiene su correlato en la acumulación absoluta que se observa en la Fig. 8 A (biomasa aérea) y Fig. 8 B (biomasa subterránea). Este momento del ciclo de las poblaciones de *A. repens* corresponde a la segunda semana de enero y estaría marcando el momento oportuno para implementar alguna forma de control, que aunque afecte solamente a la parte aérea, sería de alta efectividad.

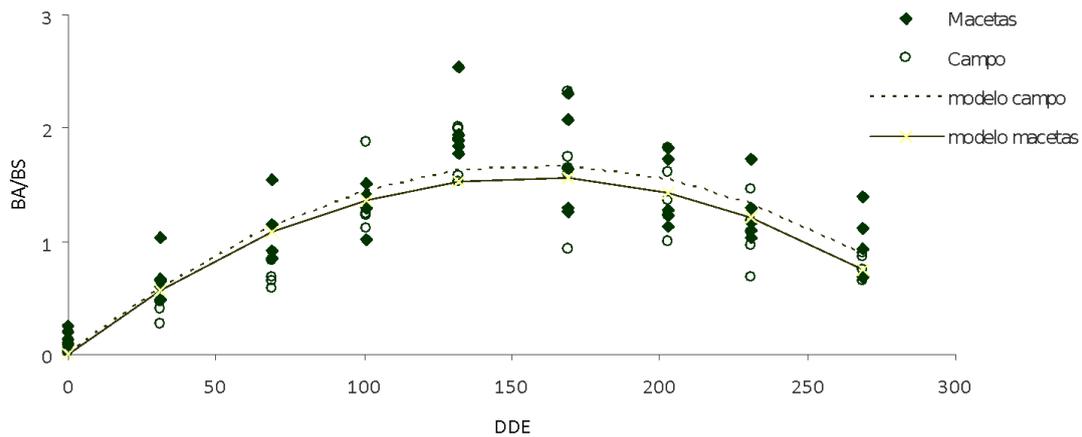


Figura 16. Cambio estacional en la relación BA/BS en plantas de *A. repens*.

Población a campo (□) y plantas cultivadas en macetas (φ). Ajuste no lineal del modelo $y = ax^2+bx+c$.

En otras malezas perennes se observa el mismo patrón de comportamiento, tal como ocurre en *Convolvulus arvensis* en la cual el mejor momento de realizar un control químico sería cuando la maleza está en pleno desarrollo, coincidente con el momento en que la planta prioriza sus recursos a la formación de estructuras subterráneas (Enloe *et al.*, 1999; Zollinger y Lym, 2000). También, en *Conyza* spp, Metzler *et al.* (2011) determinaron que la eficiencia de los herbicidas disminuye con los estados más avanzados de la maleza, coincidentemente con el estado fenológico de elongación caulinar. Esto llevaría a hipotetizar que, para el caso de la posible implementación de algún método de control de *A. repens*, este sería el momento más oportuno para hacerlo. En términos prácticos, el mejor momento de control coincide con el periodo de inicio de floración. Se observó similitud en el comportamiento de las poblaciones a campo y en macetas.

A partir de los resultados del este experimento N°2 no se puede afirmar que *A. repens* bajo condiciones adversas de crecimiento prioriza sus recursos para la formación de estructuras aéreas (tallos y hojas) a partir de reservas acumuladas en las estructuras subterráneas de rizomas,

contrariamente y bajo condiciones normales de crecimiento la biomasa subterránea evidencia una acumulación positiva desde la etapa de crecimiento de prefloración hasta finales del ciclo de la planta tanto a campo como en macetas. Contrariamente a lo observado por Chen *et al.* (2002), quienes indican que la relación BS/BA en plantas inundadas es menor que en plantas no inundadas.

En prefloración con inundación al inicio o al final del crecimiento (inundación creciente y decreciente) se observó reducción superior al 75 % de la biomasa, tanto en aérea como subterránea (Fig. 15 A y B). La reducción de biomasa subterránea fue significativa a partir de 20 días de inundación hasta el final del experimento. A los 45 y 60 días de inundación la reducción de biomasa no es importante, por lo que el período mínimo de inundación entre 20 y 30 días es el tiempo crítico para producir una reducción significativa de propágulos subterráneos en esta etapa de crecimiento de la maleza (Tabla 1). Mientras que en plena floración cuando las plantas fueron inundadas por 15 días la biomasa aérea se redujo 70 %, mientras que los efectos negativos sobre la biomasa subterránea fue recién con 30 días de inundación. Estos resultados evidencian el tiempo crítico en la cual la biomasa subterránea se vería afectada negativamente (Tabla 1).

Tabla 1. Periodo crítico para optimizar el control de *A. repens* bajo inundación

Estado fenológico	Inundación creciente (días)	Inundación decreciente (días)
Prefloración (de 42 a 78 DDE)	20 a 30	30
Plena floración (de 78 a 279 DDE)	30 a 45	30 a 45

No se evidenció el cambio en el patrón de asignación de recursos bajo condiciones de estrés por inundación planteado en los objetivos de este capítulo, ya que la biomasa aérea y subterránea fue afectada negativamente de forma similar. En el experimento 1 de este capítulo se estudió el crecimiento de *A. repens* bajo condiciones de campo en la que analizó la relación BA/BS encontrando que a los 161 DDE (mediados de enero) el patrón de asignación de recursos prioriza el crecimiento de propágulos subterráneos.

El periodo crítico de *A. repens* (donde la maleza es más sensible al disturbio) fue diferente en los dos estados fenológicos (prefloración y plena floración), como también el momento en que se inundó (inicio o final del ciclo fenológico). En muchas especies perennes el período crítico está determinado en el momento de la brotación a la salida del invierno, dado que la principal forma de reproducción

de estas especies es por la vía asexual. Generalmente las malezas perennes en el primer estadio de crecimiento la planta destinan los carbohidratos desde las estructuras vegetativas subterráneas al crecimiento aéreo (Van Esso y Ghersa, 1993). Así tal como ocurre en *A. repens*, también en *Cynodon dactylon* (L.) PER, Guglielmini *et al.* (2018) observaron el momento en que la maleza es más sensible con control y determinaron dos periodos críticos, a) período crítico de primavera ligado a la actividad de sus yemas en las estructuras reproductivas y b) período crítico de fin de primavera ligados a la actividad de nuevos rizomas. En *A. repens* las evidencias indican que el periodo crítico más sensible de la maleza sería en prefloración, momento en el cual la planta destina sus recursos a la formación de biomasa subterránea (Observado en la Fig.16).

2.6. Conclusiones

- La población de *A. repens* a campo y en macetas describe el mismo patrón de crecimiento, por lo que es válido extrapolar ambos resultados.
- Las etapas fenológicas de *A. repens* fueron: roseta desde inicio de la brotación hasta inicio de la elongación caulinar a los 42 - 72 DDE, dando origen al inicio de prefloración y la formación de los capítulos florales hasta los 142 DDE. La plena floración coincide con el máximo de biomasa aérea e inicio de la acumulación de recursos en los rizomas hasta la finalización de ciclo de la planta a los 280 DDE.
- La inundación al inicio o al final de cada uno de los dos estados fenológicos estudiados afecta el crecimiento aéreo y subterráneo de *A. repens* de manera similar evidenciándose un mayor efecto de control en prefloración
- La inundación reduce la biomasa aérea y subterránea. El período crítico de la maleza estaría dado a los 20 de inundación en prefloración, por lo que inundar hasta los 60 días no representa una mayor reducción de la biomasa.

CAPÍTULO 3

Comportamiento de *Acroptilon repens* bajo condiciones de saturación hídrica

3.1. Introducción

Conocer los aspectos principales de la biología de las especies vegetales, su crecimiento y desarrollo, permite entender los procesos fisiológicos y los mecanismos de la distribución de fotoasimilados a la formación de órganos y sus componentes tanto aéreos como subterráneos en las diferentes etapas del desarrollo de las plantas; permitiendo intervenir de manera racional sobre las prácticas de manejo específicas (Azofeifa y Moreira, 2004).

Según la Ley de Shelford (ley de tolerancia) la prosperidad de un organismo depende de la deficiencia o exceso de alguno de los factores que se acerquen a los límites de la tolerancia, tales como la temperatura, el agua, la salinidad, entre otros (Tovar Vanegas, 2002). Por otro lado, el estrés desde el punto de vista biológico, se define como los cambios ambientales que alteran el estado fisiológico de las plantas (Larcher, 1995). Esta respuesta está dada por la presión del ambiente, forzando a cambios fisiológicos de adaptabilidad de las plantas a las nuevas condiciones. Entre las respuestas fisiológicas de las plantas al estrés, se pueden cuantificar la reducción de la actividad fotosintética, la disminución del crecimiento como consecuencia de la menor incorporación de nutrientes, la clorosis y el cierre estomático, entre otras (Dias-Filho, 2006).

Las plantas bajo anegamiento muestran una sintomatología idéntica a la de un déficit hídrico, es así que Restrepo *et al.* (2010) hacen referencia a que la disminución de la actividad fotosintética y la reducción del contenido de clorofila ocurren a consecuencia del cambio del potencial osmótico, por lo tanto afectaría la absorción de nutrientes en la planta y expresando un menor desarrollo de biomasa (hojas, tallos y raíces).

La inundación de los suelos es un tipo de estrés que se caracteriza por un deficiente contenido de oxígeno, altera el equilibrio de otros componentes y la microflora del suelo, resultando en muchas ocasiones nociva para las plantas (Voesenek *et al.*, 2006). Aunque son diversos los daños ocasionados a las plantas por la inundación, también existen múltiples mecanismos que estas presentan para hacer frente a las condiciones anaeróbicas del suelo (Jiménez *et al.*, 2012).

Las plantas a estas condiciones de estrés por inundación pueden responder con dos tipos de estrategias dependiendo de la intensidad, altura de la lámina de agua y frecuencia de la inundación, observando por un lado una elongación de la planta de manera de exponer los tallos y hojas fuera del agua y por otro lado cuando la inundación es frecuente y prolongada puede ocurrir una respuesta por la cual la planta desarrolla mecanismos que le permiten sobrevivir por algún tiempo a expensas de las reservas de los órganos subterráneos (Anderson, 1972 y 1974). Estas respuestas fueron observadas por Voesenek *et al.* (2006), en plantas de *Rumex palustris* (Marsh Dock) que al ser sometidas a inundación, desarrollan su estructura aérea en altura como una estrategia de escape a la condición de inundación.

La respiración de las plantas bajo condiciones de anegamiento también puede verse alterada debido a cambios producidos a nivel de los tejidos radiculares que afectan la formación de pelos absorbentes, derivando en múltiples cambios a nivel metabólico. Medina *et al.* (2009) y Oliveira *et al.* (2013), manifestaron que estos cambios metabólicos producen la activación de la respiración anaerobia y el aporte de carbohidratos para la misma, permitiendo que las plantas puedan seguir viviendo bajo estas condiciones de estrés por algún tiempo. Dell'Amico *et al.* (2002) observaron en plantas de tomate bajo inundación por 36 hs el cierre estomático y deshidratación foliar debido a una menor absorción de agua. Pardo (2004) enumera una serie de respuestas fisiológicas de las plantas anegadas tales como cambios en el potencial hídrico, cierre estomático, acumulación de CO₂ y sobreproducción de etileno y como consecuencia de ello se acumula en los estratos del suelo saturado, estimulando una serie de cambios a nivel fisiológico de la planta.

El objetivo de este capítulo es comprender la respuesta ecofisiológica de *A. repens* frente a la inundación para intervenir con metodologías de manejo y de control sobre la especie en la producción agropecuaria.

3.2. Objetivos

- Determinar la respuesta del crecimiento y producción de biomasa de *A. repens* a períodos cortos de inundación en condiciones semicontroladas.
- Cuantificar las respuestas fisiológicas al estrés por períodos cortos de inundación en tres estados fenológicos: roseta, prefloración y plena floración, en condiciones semicontroladas.

3.3. Metodología

3.3.1. Respuestas fisiológicas de la especie. Inundación en macetas

Los trabajos fueron realizados durante la temporada 2012 - 2013. Cuando las plantas de *A. repens* brotadas como se indica en el apartado de Material Vegetal del Capítulo 2, alcanzaron los estados de roseta, prefloración y plena floración fueron inundadas por 10, 15 y 20 días en cada uno de los estados fenológicos. Las macetas fueron trasladadas al laboratorio con la finalidad de controlar las variables de luz y temperatura. Se las acondicionó por una semana a temperatura constante de 27 °C y una intensidad lumínica de 100 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$, proporcionada por tubos fluorescentes blancos de 40 W y conectados a un temporizador para el control del fotoperíodo que fue de 16/8 horas (luz/oscuridad).

3.3.2. Descripción de los tratamientos

Períodos crecientes de inundación: Las plantas fueron seleccionadas al azar en cada una de las etapas fenológicas (un total de 24 macetas) y sometidas a inundación manteniéndose una lámina de agua entre 5-7 cm por sobre la superficie del suelo, por períodos crecientes de tiempo. Se empleó un diseño en bloques completos al azar, donde cada bloque correspondió a una pileta ($n = 8$) con 3 macetas (una por tratamiento).

Tratamientos:

- (I) 10 días inundado
- (II) 15 días inundado y
- (III) 20 días inundado

Cada tratamiento contó con testigos apareados que fueron plantas seleccionadas al azar en cada una de las etapas fenológicas (un total de 24 macetas) y regadas a capacidad de campo.

Cumplido el período de inundación, se extrajo todo el suelo de la maceta, se lavaron las plantas y se separó la parte aérea de la subterránea. En cada oportunidad se tomaron 8 macetas de las plantas testigo y 8 macetas de las plantas inundadas ($n = 8$).

3.3.3. Variables evaluadas

3.3.3.1. Biomasa aérea y subterránea

Se separaron en cada planta hojas, tallos, flores y sistema subterráneo de raíces y rizomas. La biomasa se secó en estufa a 65 °C hasta peso constante y se determinó mediante una balanza digital con una precisión de 1 mg.

3.3.3.2. Área foliar

El área foliar se determinó con un medidor de área foliar marca Licor, modelo LI- 3100. Las plantas frescas fueron separadas en sus componentes, hojas y tallos para luego ser medida su área ($\text{cm}^2 \text{ planta}^{-1}$).

3.3.3.3. Contenido de nitrógeno en hojas

Para obtener la concentración de nutrientes (%), el material vegetal fue secado en estufa (65 °C) hasta peso constante y molido hasta un tamaño de partícula menor a 1 mm. El nitrógeno total (Nt) de los tejidos se determinó mediante el método Kjeldahl (Büchi K350, Flawil, Suiza) se digirió 1g de hojas secas con 10 mL de H_2SO_4 y 1g de catalizador (90% K_2SO_4 y 10% CuSO_4). Luego se desprendió el amonio formado agregando NaOH 10N hasta neutralidad y se destiló por 2 minutos recogiendo los vapores en ácido bórico (H_3BO_3). El nitrógeno total se tituló por diferencia con H_2SO_4 0,1N.

Ecuación:

$$\text{Nt (mg (100g hojas)}^{-1}) = \frac{V_{\text{H}_2\text{SO}_4} * N_{\text{H}_2\text{SO}_4} * \text{Eq.N} * 100}{\text{Peso seco de hojas}}$$

Dónde:

$V_{\text{H}_2\text{SO}_4}$ = volumen de H_2SO_4 empleado para titular las muestras (mL).

$N_{\text{H}_2\text{SO}_4}$ = concentración del H_2SO_4 (0,1 N)

Eq N = peso del equivalente de nitrógeno (14 mg meq^{-1})

3.3.3.4. Contenido de clorofila en hojas

Se extrajeron de las hojas, con un sacabocados 6 discos de 1 cm de diámetro y se homogeneizaron en 3 mL de acetona al 90% con un sonicador en baño de agua e hielo durante 30 segundos, repitiendo el procedimiento luego de 10 segundos. Finalizado el procedimiento de sonicación se completó el volumen a 5 mL con acetona al 90%, se cerró herméticamente para evitar la pérdida de acetona y se colocaron en heladera a 4 °C durante 20 h. Luego se sacaron los tubos de ensayos de la heladera y se extrajeron los discos remanentes, se determinó la absorbancia del sobrenadante en espectrofotómetro Spectronic 20D+ en las longitudes de onda indicadas en la fórmula (Jeffrey y Humphrey, 1975):

Ecuación:

$$\text{Chl a (mg (g hoja)}^{-1}) = \frac{((12,7 \times A_{663}) - (2,6 \times A_{645})) \times V \text{ acetona}}{\text{peso de discos}}$$

$$\text{Chl b(mg (g hoja)}^{-1}) = \frac{((22,9 \times A_{645}) - (4,68 \times A_{663})) \times V \text{ acetona}}{\text{peso de discos}}$$

Dónde:

A663 = es la absorbancia a 663 nm

A 645 = es la absorbancia a 645 nm

V acetone = volumen de acetona usado para la dilución

Peso de discos = es el peso de los 6 discos cortados de las hojas

3.3.3.5. Contenido relativo de agua (CRA)

El contenido relativo de agua corresponde al contenido hídrico como porcentaje del contenido de agua a turgencia, basándose fundamentalmente en la rehidratación de tejidos de hojas. Se tomaron tres sub-muestras de cada situación de tratamientos con un sacabocado (1 cm de diámetro). Se determinó el peso fresco y se colocaron los discos extraídos de las hojas dentro de tubos de ensayo con agua para su hidratación, se los selló con un film y se los conservó en heladera a 4 °C durante 24 h. Luego se determinó el peso turgente escurriendo previamente el exceso de agua de cada muestra con papel secante. Por último los discos se colocaron en estufa a 60 °C por 24 h para determinar el peso seco.

Ecuación:

$$\text{CRA \%} = \frac{(\text{Peso fresco} - \text{Peso seco}) \times 100}{(\text{Peso turgente} - \text{Peso seco})}$$

3.3.3.6. Transpiración

La transpiración de *A. repens* se determinó de acuerdo a lo propuesto por Salisbury y Ross (1992). Las determinaciones se realizaron en laboratorio y consistieron en someter las plantas a un sistema de aislamiento en una cámara hermética. Se tomó la humedad inicial y final luego de un intervalo de tiempo. Los datos se registraron en $\text{g H}_2\text{O h}^{-1}$.

3.3.3.7. Respiración

Se midió la respiración de las plantas utilizando el método de la campana por titulación, que distintos autores (Parkin *et al.*, 1996; Rice *et al.*, 1986; Frioni, 1999) proponen para medir la actividad biológica de los suelos, luego fue modificado por Tognetti (2009) para cuantificar la actividad respiratoria de otros organismos. El método consiste en colocar material vegetal en un recipiente sellado al que se le ha incorporado un vaso conteniendo 25 mL de NaOH 0,25M por 24 h. Luego se titulan 10 mL del NaOH con HCl 0,5M para determinar por diferencia con un blanco la concentración de CO_2 producido durante un día. Las muestras fueron mantenidas en la campana durante 24 h y a oscuridad para evitar el proceso de fotosíntesis, los datos fueron registrados en $\text{mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ (Fig. 17).

Ecuación:

$$\text{Respiración (mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ día}^{-1}) = \frac{(\text{V blanco} - \text{V muestra}) * \text{N} * \text{Eq CO}_2}{\text{peso de muestra}}$$

Dónde:

V blanco = volumen de HCl empleado para titular el blanco (mL).

V muestra = volumen de HCl empleado para titular las muestras (mL).

N = concentración del HCl (0,5 N)

Eq CO_2 = peso del equivalente de CO_2 (22 mg meq^{-1}) Peso de la muestra en g.

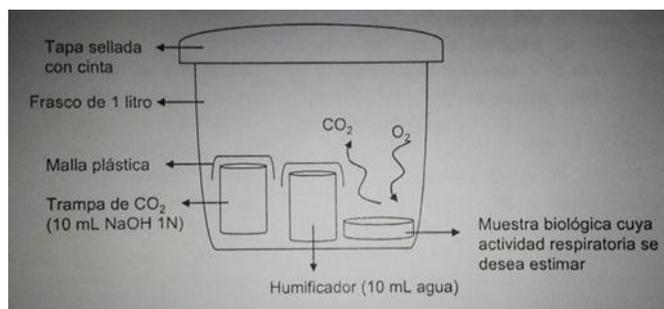


Figura 17. Sistema cerrado para cuantificar CO_2

3.3.3.8. Análisis de datos

Se realizaron las pruebas de normalidad y homocedasticidad para cada una de las variables analizadas en cada estado fenológico con el programa estadístico InfoStat versión 2015 (Di Rienzo *et al.*, 2015). Cuando alguna de estas no cumplió con estos supuestos la misma fue transformada por $\ln(x+1)$.

En cada uno de los estados fenológicos (roseta, pre y plena floración) se realizó el análisis de las variables mediante ANOVA a dos vías de clasificación:

Factor 1: tratamiento = 2 niveles (plantas Testigo vs plantas Inundadas)

Factor 2: tiempo de inundación = 3 niveles (10, 15, y 20 días).

Cuando se observó interacción entre los factores, se realizó el estudio de ANOVA simple por separado para cada uno de los tratamientos (Testigo e Inundado).

Para las variables de biomasa tanto de hojas, tallos, flores, aérea total, subterránea y total se decidió evaluar los cambios en la distribución de recursos como la diferencia entre la biomasa de cada órgano de las plantas testigo (T) con las plantas inundadas (I) para cada tiempo de inundación ($\Delta T-I$).

Las medias de las variables: ($\Delta T-I$), área foliar, nitrógeno, clorofila a y b, CRA, respiración y transpiración se separaron usando tests de LSD ($p < 0,05$).

3.4. Resultados

3.4.1. En roseta

3.4.1.1. Biomasa

Para este estado fenológico sólo se informa la variable biomasa pues el reducido tamaño y la baja tasa de supervivencia de las plantas inundadas no aportó suficiente material para analizar las otras variables.

Para cada uno de los componentes de la biomasa que se evaluó (hojas, tallos, aérea, subterránea y total) se evidenció una acumulación de biomasa en las plantas Testigo, mientras que en las Inundadas la acumulación de biomasa disminuyó con el período de inundación.

La diferencia de biomasa de hojas entre las plantas Testigo y las Inundadas se duplicó con el tiempo de inundación alcanzando a los 20 días una diferencia de 0,46 g planta⁻¹, en cambio la diferencia en biomasa de tallos fue superior al 90 % bajo los tres tratamientos de inundación (Tabla 2).

Tabla 2. Respuesta de los órganos aéreos a la inundación en el estado fenológico en roseta.

Diferencia y porcentaje de reducción de la biomasa de hojas y tallos entre plantas Testigo e Inundadas

Días de anegamiento	Biomasa de hojas		Biomasa de tallos	
	(Δ T-I) g pl ⁻¹	Reducción (%)	(Δ T-I) g pl ⁻¹	Reducción (%)
10	0,15 a*	50,9	0,91 a	91,7
15	0,31 b	81,7	0,89 a	97,1
20	0,46 c	97,4	1,08 a	98,4

* En cada columna, letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

La biomasa aérea total mostró un comportamiento similar al de la biomasa de hojas, observándose un aumento de la Δ (T-I) con los períodos de inundación. Los tratamientos de 10 y 20 días presentaron una reducción de la biomasa del 82,1 y 98,1 % respectivamente (Tabla 3). La diferencia de biomasa subterránea y total entre las plantas Testigo y las Inundadas se incrementó en menor porcentaje con el tiempo de inundación (Tabla 3).

Tabla 3. Biomasa de *A. repens* bajo inundación en roseta.

Diferencia y porcentaje de reducción de la biomasa aérea, subterránea y total entre plantas Testigo e Inundadas

Días de anegamiento	Biomasa aérea total		Biomasa subterránea		Biomasa total (aérea y sub)	
	(Δ T-I) g pl ⁻¹	Reducción (%)	(Δ T-I) g pl ⁻¹	Reducción (%)	(Δ T-I) g pl ⁻¹	Reducción (%)
10	1,06 a*	82,1	0,71 a	42,1	1,80 a	59,0
15	1,19 ab	92,7	1,97 b	68,7	3,19 b	76,4
20	1,54 b	98,1	3,00 c	83,4	4,60 c	88,0

* En cada columna, letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

3.4.2. En prefloración

3.4.2.1. Biomasa

La disminución de la biomasa de hojas en las plantas inundadas en estado de prefloración resultó notoria a partir de los 15 días de anegamiento (Tabla 4), aunque en menor proporción que la reducción de biomasa observada en las hojas de las plantas inundadas en roseta.

En este estado fenológico la diferencia de biomasa de tallos entre las plantas Testigo e Inundadas se debió principalmente al crecimiento de las plantas Testigo. Como en este estado fenológico los tallos no están totalmente sumergidos como en roseta, la máxima diferencia con las plantas Testigo se alcanzó a los 20 días con un 68,4% de diferencia (Tabla 4).

Tabla 4. Respuesta de los órganos aéreos de *A. repens* a la inundación en prefloración.Diferencia de la biomasa de hojas y tallos entre plantas testigo e inundadas (Δ T-I) y porcentaje de reducción de la biomasa.

Días de anegamiento	Biomasa de hojas		Biomasa de tallos	
	(Δ T-I) g pl ⁻¹	Reducción (%)	(Δ T-I) g pl ⁻¹	Reducción (%)
10	0,71 a*	13,0	0,61 a	48,8
15	2,95 b	49,1	0,60 a	42,8
20	2,62 b	50,6	1,41 b	68,4

* En cada columna, letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Como se observó en estado de roseta, la biomasa aérea total se comporta del mismo modo que la biomasa de hojas, debido al mayor peso relativo de esta variable sobre la de los tallos. La máxima diferencia en la biomasa aérea de las plantas Testigo con las Inundadas se observa a partir de los 15 días de anegamiento (Tabla 5).

La biomasa subterránea de las plantas Inundadas disminuyó respecto de las plantas Testigo, alcanzando la máxima diferencia al cabo de 20 días de anegamiento. La biomasa total (aérea y subterránea) presentó una reducción progresiva con los períodos de anegamiento, alcanzando al cabo de 20 días una reducción del 67,8% (Tabla 5).

Tabla 5. Biomasa de *A. repens* bajo inundación en prefloración.

Diferencia de la biomasa aérea, subterránea y total entre plantas testigo e inundadas (Δ T-I) y porcentaje de reducción de la biomasa.

Días de anegamiento	Biomasa aérea total (hojas + tallos)		Biomasa subterránea		Biomasa total (aérea + subterránea)	
	(Δ T-I) g pl ⁻¹	Reducción (%)	(Δ T-I) g pl ⁻¹	Reducción (%)	(Δ T-I) g pl ⁻¹	Reducción (%)
10	1,35 a*	20,1	1,82 a	43,9	3,15 a	28,9
15	3,63 b	48,5	2,67 a	59,9	6,45 b	53,3
20	4,02 b	55,6	4,36 b	84,3	8,51 c	67,8

* En cada columna, letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

3.4.2.2. Área foliar

La disminución en la biomasa de hojas con el aumento de los días de inundación se corresponde con la diferencia en el área foliar total observada entre las plantas testigo (380 cm² pl⁻¹ en promedio de las tres fechas) y las inundadas (173 cm² planta⁻¹ en promedio), las plantas estresadas presentan un 54,5% menos de área foliar que las plantas testigo. Las plantas testigo en el período de ensayo presentaron una disminución de su área foliar de un 22,3%, mientras que las plantas anegadas redujeron en un 53,4% su área foliar en el mismo período de manera progresiva (250; 153 y 116 cm² planta⁻¹) (Fig. 18).

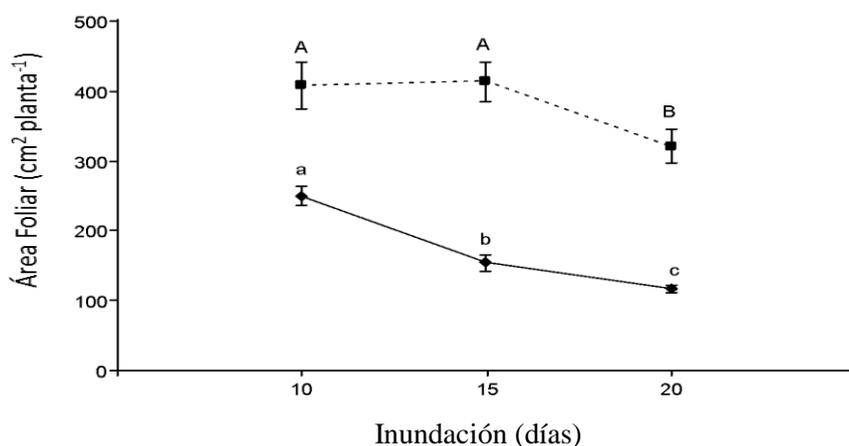


Figura 18. Área foliar total de *A. repens* en prefloración

Evaluado en: i) Plantas testigo: línea punteada (---), ii) plantas inundadas, línea continua (—). Los puntos corresponden al promedio de 8 plantas y las barras EE. Letras mayúsculas diferencias entre las plantas testigo y letras minúsculas diferencias entre las plantas inundadas ($p < 0,05$).

3.4.2.3. Contenido de nitrógeno y clorofila a y b en hojas

3.4.2.3.1. Nitrógeno

El contenido de nitrógeno en las hojas de las plantas inundadas fue un 14,8% inferior al de las plantas testigo durante todo el ensayo. Como no se observó interacción entre los tratamientos y el tiempo, el análisis del período de anegamiento se realizó promediando el contenido de nitrógeno de las 8 plantas Testigo con el de las plantas Inundadas, a partir de los 15 días el contenido de nitrógeno se redujo en un 13,3 % indicando una redistribución de los recursos a otros órganos de la planta independiente del anegamiento (Fig. 19).

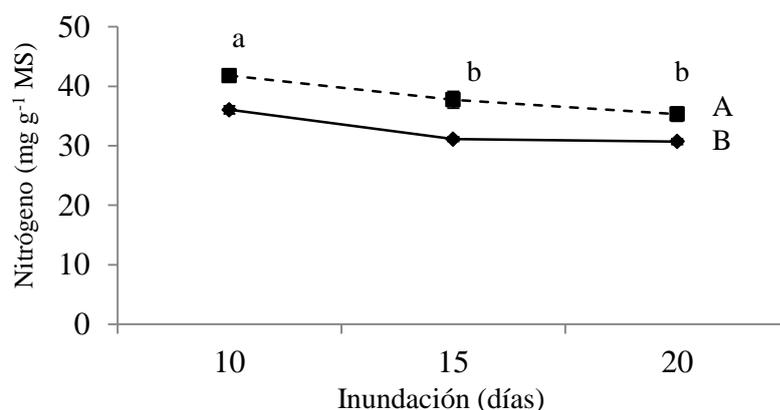


Figura 19. Nitrógeno en hojas de *A. repens* en prefloración.

Evaluado en las condiciones de: i) inundación, línea continua (—) y ii) plantas testigo, línea punteada (---). Los puntos corresponden al promedio de 8 plantas y las barras verticales al EE. Letras distintas mayúsculas indican diferencias significativas entre los tratamientos y minúsculas entre tiempo de inundación ($p < 0,05$).

3.4.2.3.2. Contenido de clorofila

Se analizó el efecto de la inundación como el promedio de los 3 períodos de inundación respecto del comportamiento en las plantas testigo y se observó que el contenido de clorofila a y b disminuyó por efecto de la inundación (38,6 y 43,9% menos de clorofila a y b respectivamente).

Luego se analizó por separado el comportamiento del contenido de clorofila en el tiempo para las plantas testigo y las inundadas. No hubo diferencias entre el contenido de clorofila a ($0,544 \text{ mg (g MS)}^{-1}$) y b ($0,449 \text{ mg (g MS)}^{-1}$) en las plantas Testigo. En las plantas inundadas se observó una disminución de 31,7 y 34,3 % entre 10 y 20 días de tratamiento para la clorofila a y b respectivamente (Fig. 20 A y 20 B). Se destaca una disminución de la actividad metabólica por efecto de la inundación en las plantas de *A. repens* inundadas en prefloración.

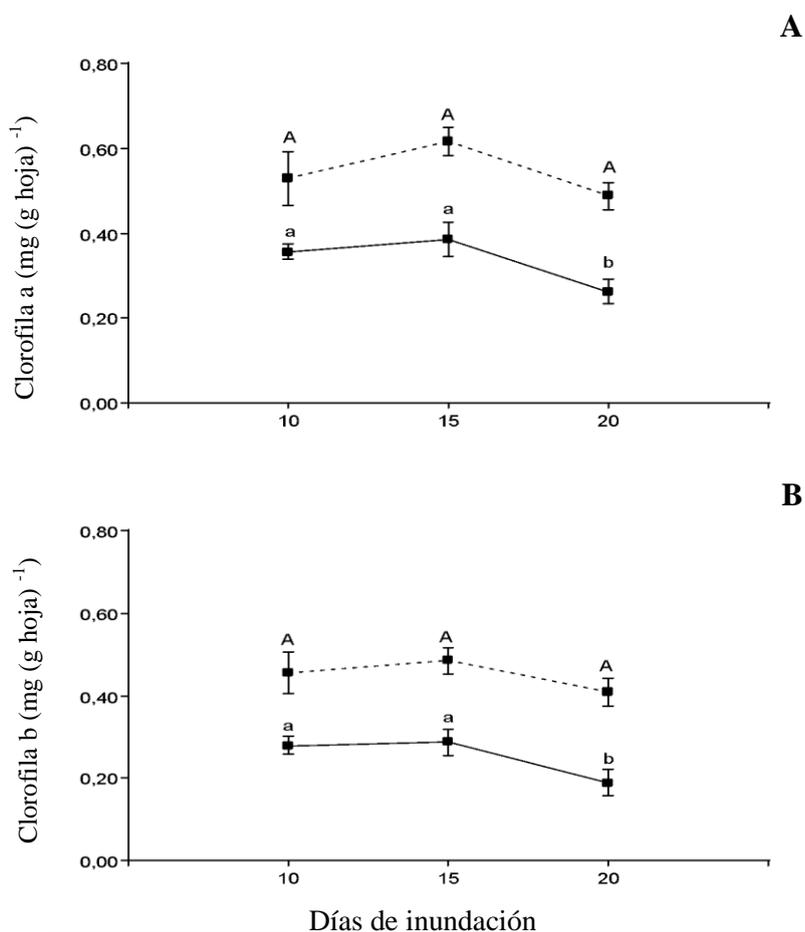


Figura 20. Clorofila en hojas de *A. repens* en prefloración.

Contenido de A) clorofila a y B) clorofila b ambas en las condiciones de: i) inundación por 10, 15 y 20 días, línea continua (—) y ii) plantas testigo, línea punteada (---). Los puntos corresponden al promedio de 8 plantas y las barras verticales representan el EE. Letras mayúsculas distintas indican diferencias entre las plantas testigo y letras minúsculas distintas diferencias entre las plantas con diferente periodo de inundación ($p < 0,05$).

3.4.2.4. Contenido relativo de agua (CRA), transpiración y respiración

El contenido relativo de agua en las hojas de las plantas testigo se mantuvo constante durante el periodo del ensayo ($89,49 \text{ g H}_2\text{O (100g)}^{-1}$), las plantas inundadas en cambio, presentaron una pérdida de turgencia con el aumento del anegamiento, observando una disminución en el CRA del 15,4 % a los 20 días respecto de las plantas inundadas por 10 días (Fig. 21 A).

La respiración de las hojas de las plantas testigo se mantuvo estable en todo el período del ensayo ($1,60 \pm 0,07 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ día}^{-1}$). De modo similar la respiración de las plantas inundadas se mantuvo en $1,16 \pm 0,05 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ día}^{-1}$. El tratamiento de inundación redujo la respiración en un 27,7 % en promedio (Fig. 21 B). Esto posiblemente se debería a que la planta bajo estas condiciones presente cierta tolerancia al déficit de oxígeno en el suelo, desarrollando otros mecanismos que le permiten reactivar los procesos metabólicos esenciales de la planta.

La transpiración en las plantas testigo aumentó un 17,8 % en el periodo del ensayo ($p = 0,025$) directamente relacionado con el aumento de la biomasa aérea, mientras que las plantas inundadas disminuyeron la transpiración en el mismo período ($p < 0,001$), observándose una diferencia con las plantas testigo del 91,1% menos a los 20 días (Fig. 21 C)

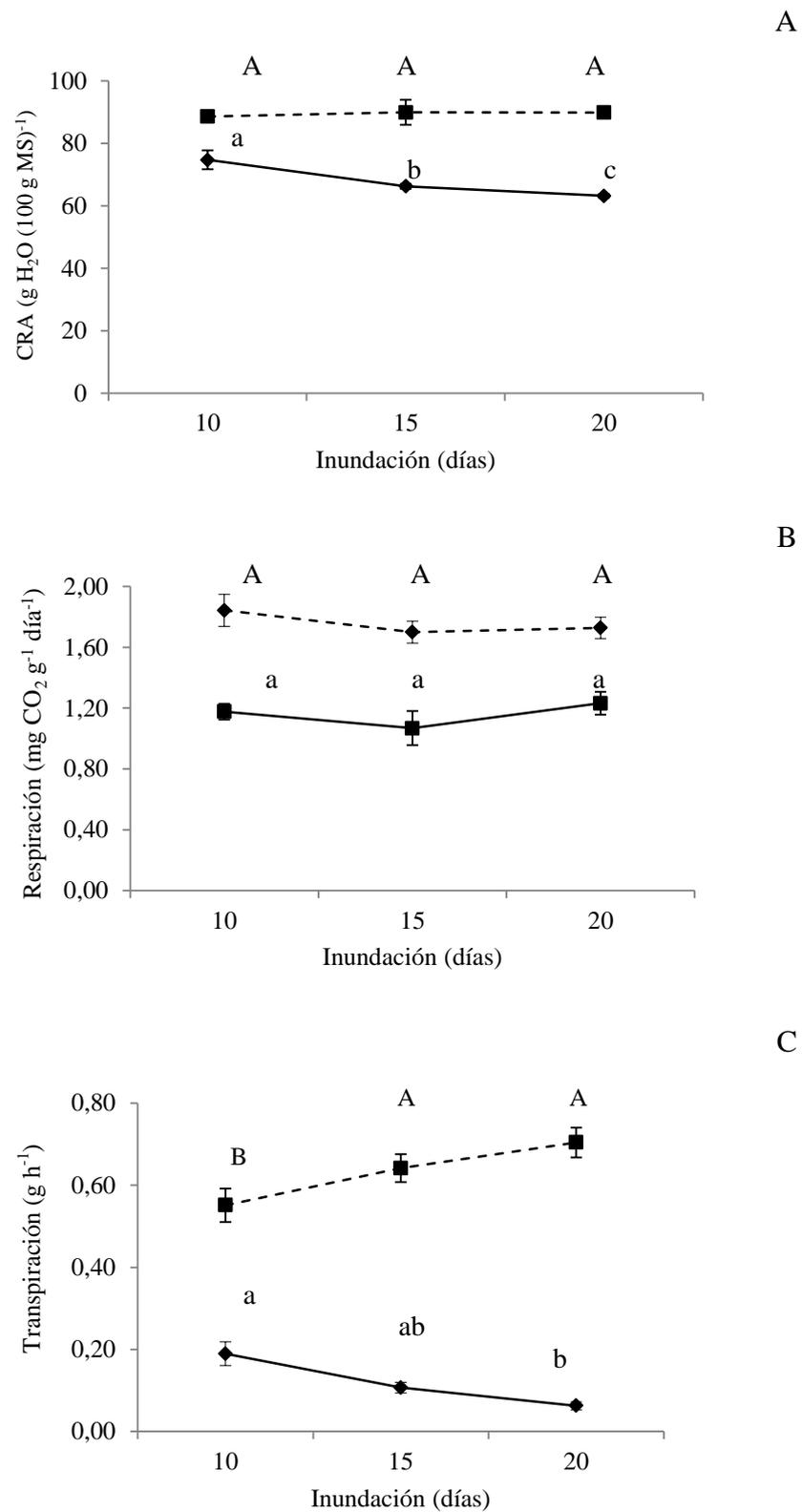


Figura 21. Fisiología de hojas de *A. repens* en prefloración.

A) Contenido relativo de agua, B) Respiración y C) Transpiración: i) inundación, línea continua (—) y ii) plantas testigo, línea punteada (---). Los puntos corresponden al promedio de 8 plantas y las barras representan el EE. Letras mayúsculas distintas indican diferencias entre las plantas testigo y letras minúsculas distintas indican diferencias entre las plantas inundadas ($p < 0,05$).

3.4.3. En plena floración

3.4.3.1. Biomasa

A mayor tiempo de se observó mayor diferencia en relación al testigo en la biomasa de las hojas alcanzando una reducción del 77,8 % al cabo de 20 días ($7,745 \pm 0,412$ y $1,732 \pm 0,153$ g MS planta⁻¹ testigo e inundada respectivamente). Esta diferencia se debió principalmente a la abscisión de hojas, debido a que el sistema radicular se encontraba en condiciones de hipoxia dejando de absorber y transportar agua y nutrientes a los órganos aéreos (Tabla 6).

La biomasa de tallos y flores sigue el mismo patrón de comportamiento que la biomasa de hojas. El desarrollo de los tallos se redujo 63,6 % al cabo de 20 días de anegamiento con respecto al testigo ($3,596 \pm 0,382$ y $9,733 \pm 0,732$ g MS planta⁻¹ respectivamente) (Tabla 6). Sin embargo la biomasa de flores de las plantas inundadas fue superior al testigo al cabo de 10 y 15 días de inundación, con una acumulación de biomasa de $0,116 \pm 0,006$ y $0,070 \pm 0,007$ g MS planta⁻¹ inundadas y testigo respectivamente con una clara asignación de recursos a la formación de órganos florales. Sin embargo, a los 20 días de inundación éstos órganos necrosaron y no fueron considerados en el análisis, observándose una reducción de $0,052 \pm 0,008$ g MS planta⁻¹ inundada a $0,089 \pm 0,007$ g MS planta⁻¹ testigo (Tabla 6).

Tabla 6. Respuesta de los órganos aéreos de *A. repens* a la inundación en plena floración.

Días de anegamiento	Biomasa de hojas		Biomasa de tallos		Biomasa de flores	
	(Δ T-I) g pl ⁻¹	Reducción (%)	(Δ T-I) g pl ⁻¹	Reducción (%)	(Δ T-I) g pl ⁻¹	Reducción (%)
10	2,43 a*	32,0	1,41 a	18,7	-0,08 a	-44,0
15	5,42 b	64,2	2,78 a	30,1	-0,06 a	-84,7
20	5,97 c	77,8	6,07 b	63,6	0,04 b	41,9

* En cada columna, letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

La biomasa aérea total (hojas, tallos y flores), subterránea y total (aérea + subterránea) de las plantas anegadas se redujo respecto al testigo progresivamente con el período de inundación (Tabla 7). Al cabo de 20 días la biomasa aérea total se redujo un 69,5%, de $17,567 \pm 1,000$ g MS planta⁻¹ testigo a $5,379 \pm 0,364$ g MS planta⁻¹ inundada. La biomasa subterránea se redujo un 72,0%, de $11,782 \pm 0,952$ g MS planta⁻¹ testigo a $3,334 \pm 0,946$ g MS planta⁻¹ inundada. La biomasa total se redujo un 70,1%, de $29,348 \pm 1,787$ g MS planta⁻¹ testigo a $8,753 \pm 0,385$ g MS planta⁻¹ inundadas.

Para este estado de crecimiento de la planta y con 20 días de anegamiento no se observa una redistribución de recursos, sino una reducción general del 70 % de su biomasa, esto posiblemente debido al efecto de la disminución del contenido de oxígeno en el suelo (hipoxia radicular) con la consecuente senescencia de todos los órganos analizados.

Tabla 7. Biomasa de *A. repens* bajo inundación en plena floración.

Días de anegamiento	Biomasa aérea total (hojas + tallos + flores)		Biomasa subterránea		Biomasa total (aérea y subter.)	
	(Δ T-I) g pl ⁻¹	Reducción (%)	(Δ T-I) g pl ⁻¹	Reducción (%)	(Δ T-I) g pl ⁻¹	Reducción (%)
10	3,82 a *	25,1	1,85 a	20,5	5,73 a	23,5
15	8,24 b	46,1	6,95 b	58,7	15,35 b	51,2
20	12,07 c	69,5	8,29 c	72,0	20,32 c	70,1

* En cada columna, letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

3.4.3.2. Área foliar

El área foliar total de las plantas testigo se mantuvo sin diferencias significativas ($p=0,444$) durante todo el período del ensayo ($502,43 \pm 11,42$ cm² planta⁻¹). Mientras que en las plantas bajo inundación se redujo con el período de anegamiento, esto se explicaría posiblemente por la caída de las hojas a consecuencia del tratamiento (378,45; 301,52 y 259,37 cm² planta⁻¹ para los 10, 15 y 20 días de inundación respectivamente) (Fig. 22).

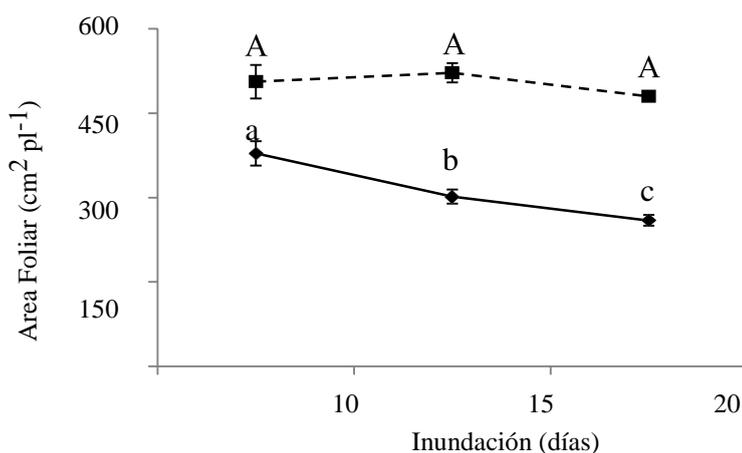


Figura 22. Área foliar total de *A. repens* en plena floración bajo anegamiento.

Plantas testigo: línea punteada (---), plantas inundadas: línea continua (—). Los puntos corresponden al promedio de 8 plantas y las barras verticales indican el EE. Letras mayúsculas distintas indican diferencias entre las plantas testigo y letras minúsculas distintas diferencias entre las plantas inundadas ($p < 0,05$).

3.4.3.3. Contenido de nitrógeno y clorofila a y b en plena floración

3.4.3.3.1. Nitrógeno

El contenido de nitrógeno en las hojas de las plantas testigo se mantuvo sin diferencias en todo el período del ensayo ($25,92 \pm 0,68 \text{ mg N g}^{-1} \text{ MS}$; $p = 0,166$). Mientras que en las inundadas el contenido de nitrógeno se redujo proporcionalmente al período de inundación de $23,92 \pm 0,68$ (10 días), $20,79 \pm 0,87$ (15 días) y $19,07 \pm 0,45 \text{ mg N g}^{-1} \text{ MS}$ (20 días de inundadas) ($p = 0,017$). Estas diferencias indicarían una disminución de la actividad biológica de las hojas que aún permanecen en la planta, ya que el valor informado corresponde al contenido de nitrógeno por gramo de materia seca descartando en este caso el efecto de la caída de hojas (Fig. 23).

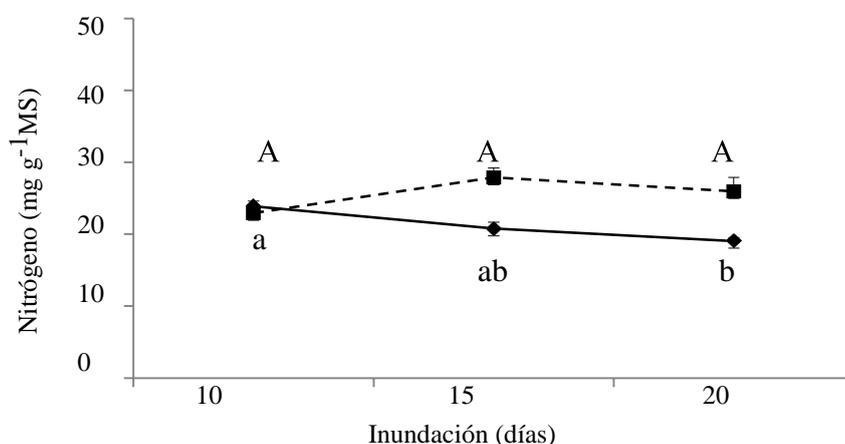


Figura 23. Nitrógeno en hojas de *A. repens* en plena floración.

Tratamiento: i) inundación, línea continua (—) y ii) plantas testigo, línea punteada (---). Los puntos corresponden al promedio de 8 plantas y las barras verticales representan el EE. Letras mayúsculas distintas indican diferencias entre las plantas testigo y letras minúsculas distintas diferencias entre las plantas inundadas ($p < 0,05$).

3.4.3.3.2. Clorofila

En las plantas con los tratamientos de inundación, el contenido de clorofila a resultó inferior al de las plantas testigo en todas las fechas evaluadas ($p < 0,0001$), un comportamiento similar se observó en el contenido de clorofila b ($p < 0,0001$). La clorofila a y la clorofila b no presentaron diferencias en el período de ensayo en las plantas testigo ($0,42$ y $0,35 \text{ mg (g MS)}^{-1}$ para clorofila a y b respectivamente). En cambio, en las plantas bajo inundación se observó una disminución progresiva de ambas clorofilas hasta los 15 días de anegamiento; llegando a $0,07$ y $0,05 \text{ mg (g MS)}^{-1}$ para clorofila a y b respectivamente, menos del 80% del contenido de clorofila presente en las plantas testigo. El contenido de clorofila se recuperó en los últimos 5 días, alcanzando unos $0,19$ y

0,16 mg (g MS)⁻¹ para clorofila a y b respectivamente (Fig. 24 A y B), esto equivalió a menos del 57 % del contenido de clorofila en las hojas de las plantas testigo.

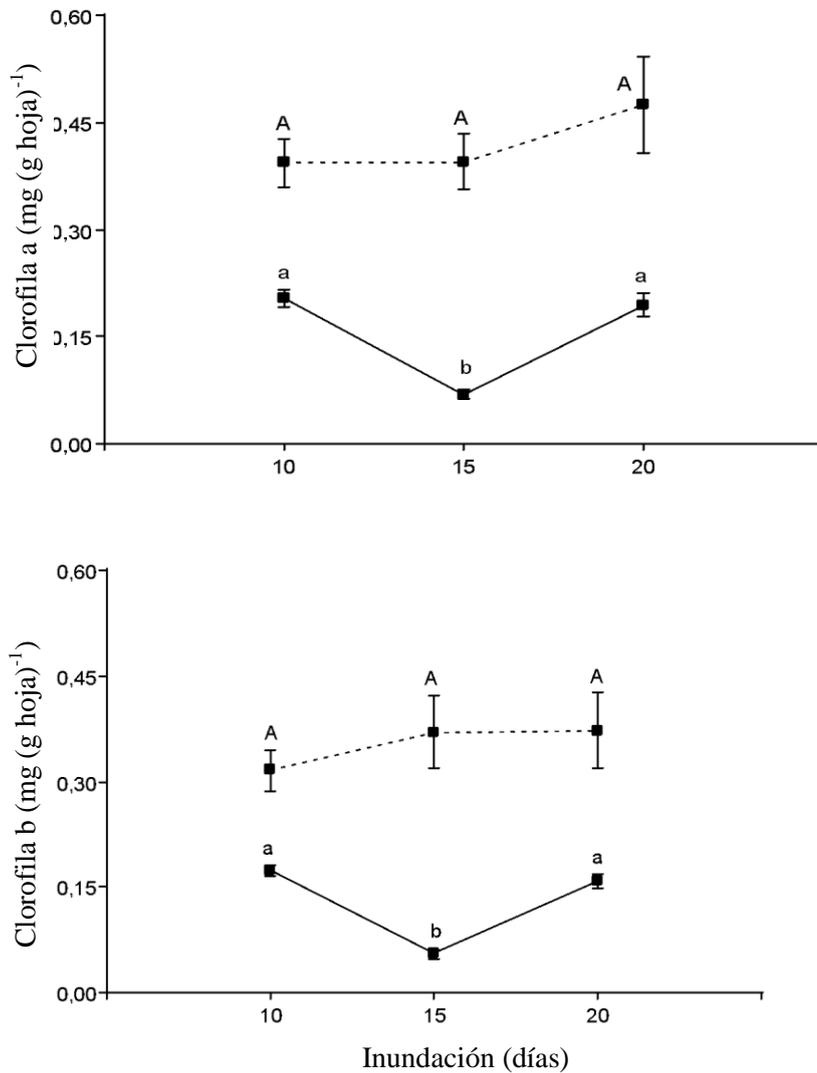


Figura 24. Clorofila en hojas de *A. repens* en plena floración.

Evaluación de A) clorofila a y B) clorofila b ambas en las condiciones de: i) inundación, línea continua (—) y ii) plantas testigo, línea punteada (---). Los puntos corresponden al promedio de 8 plantas y las barras verticales representan el EE. Letras mayúsculas distintas indican diferencias entre las plantas testigo y letras minúsculas distintas diferencias entre las plantas inundadas ($p < 0,05$).

3.4.3.4. Contenido relativo de agua (CRA), respiración y transpiración

El CRA en hojas de plantas inundadas disminuyó un 15,5 % con respecto a las plantas testigo ($81,773 \pm 0,672$ g H₂O (100g)⁻¹ ($p < 0,0001$)). Tanto en las plantas testigo como en las plantas inundadas el CRA disminuye durante el tiempo de experimentación y bajo las condiciones de

anegamiento la disminución del CRA alcanza un 6,4 % entre las plantas de 10 vs las de 20 días de inundadas ($p=0,009$) (Fig. 25A). El mayor efecto observado sobre las plantas inundadas podría deberse a un cierre estomático a consecuencia de la situación de hipoxia.

Del mismo modo que la variable anterior, la respiración promedio de las hojas de las plantas inundadas disminuyó un 9,2% respecto del promedio de las hojas de las plantas testigo ($p = 0,041$). Tanto en las plantas testigo como en las inundadas se observó una disminución de la respiración de sus hojas al cabo de 20 días (19,3 % ($p = 0,0002$)) (Fig. 25B).

La transpiración se analizó como la diferencia entre el resultado de las plantas testigo y las plantas anegadas para cada uno de los períodos de ensayo. La transpiración de las plantas testigo no presentó diferencias significativas durante el período del ensayo, mientras que la diferencia entre el testigo e inundadas aumentó con los días de anegamiento de un 37,0% a los 10 días hasta el 87,0% a los 20 días de inundación (Fig. 25C).

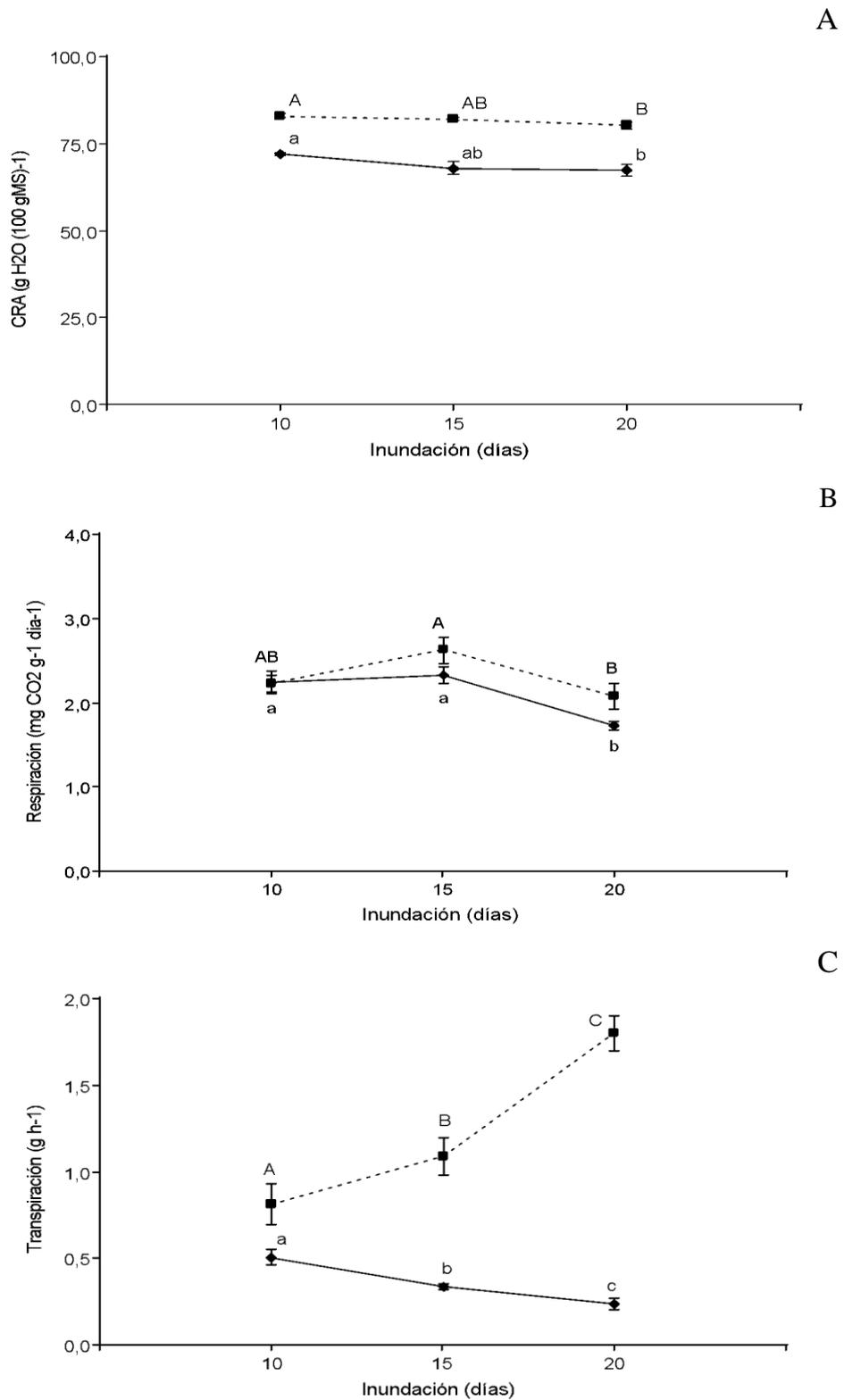


Figura 25. Fisiología de hojas de *A. repens* en plena floración.

A) Contenido relativo de agua, B) Respiración y C) Transpiración: i) inundación, línea continua (—) y ii) plantas testigo, línea punteada (---). Los puntos corresponden al promedio de 8 plantas y las barras representan el EE. Letras mayúsculas distintas indican diferencias entre las plantas testigo y letras minúsculas distintas diferencias entre las plantas inundadas ($p < 0,05$).

3.5. Discusión

A. repens es considerada una especie de climas secos y áridos en pasturas naturales. En Canadá es maleza de importancia en el oeste y cerca de Ontario, adaptada a zonas naturales de secano (Graham y Johnson, 2004). En el Valle Inferior del río Negro, además de desarrollarse en zonas de secano y bordes de caminos, invade producciones agrícolas bajo riego.

En este capítulo se analizó el comportamiento de plantas de *A. repens* en los estados fenológicos de roseta, prefloración y plena floración bajo condiciones de inundación. En cada condición se evaluó la distribución de recursos y las respuestas fisiológicas de la planta.

La reducción de biomasa aérea observada se explica debido a la caída de hojas de la planta bajo esta situación de inundación. Estudios de Vignolio *et al.* (1994) sobre los efectos del anegamiento en el crecimiento y sobrevivencia de *Lotus tenuis* y *Lotus corniculatus* en campos inundados observaron una reducción del crecimiento aéreo de ambas especies, senescencia de hojas y descomposición del sistema radicular. Sairam *et al.* (2008) manifestaron que la baja disponibilidad de oxígeno o su ausencia total, interrumpe la síntesis de ATP observándose que las hojas toman una característica similar a plantas bajo déficit hídrico, de esta manera presentan un marchitamiento generalizado. Pryor *et al.* (2006) encontraron que la supervivencia y la acumulación de biomasa de *Nothofagus cunninghamii* y *Eucaliptus obliqua*, dependían de la duración del anegamiento, de modo similar a lo observado para *A. repens*.

La reducción en la biomasa subterránea en *A. repens* posiblemente se deba a que en las condiciones de anoxia impuestas por la inundación a estos órganos disminuyen su crecimiento. Para confirmar si este efecto resultó letal para la planta debería evaluarse el rebrote en la temporada siguiente. Pardos (2004) manifestó que la reducción de biomasa subterránea puede deberse al déficit de concentración de oxígeno en el suelo, por lo que se vería interrumpido el proceso de absorción de nutrientes minerales y agua, provocando de esta manera la hipoxia radicular y cierre estomático. En cuanto a la reasignación de recursos, Hough-Snee *et al.* (2015) informan que las plantas bajo condiciones de saturación hídrica acumulan menos biomasa aérea, reasignando recursos al sistema radicular, condición que no fue observada en *A. repens*.

La inundación por períodos cortos pareciera no comprometer de forma definitiva la supervivencia de la especie, ya que a pesar que la reducción de biomasa aérea y subterránea fue significativa, ésta no fue total. Debería probarse si la población puede desarrollar algún tipo de estrategia ante la falta de oxígeno en el suelo, tal como ocurre en *Luffa cylindrica* (L.) Roem que bajo situación de anegamiento desarrolla aerénquimas en el hipocótilo de la planta lo que le permite

mantener el nivel de aireación hacia el sistema radicular (Satoshi *et al.*, 2007). También Jarama-Orozco *et al.* (2015) señalan que muchas especies, bajo condiciones de anoxia, pueden cambiar los patrones de asignación de biomasa en la planta y pueden ocurrir aumentos proporcionales en la biomasa de la raíz, para formar aerénquima, a expensas del crecimiento total, otra característica que no fue observada en *A. repens*. Sin embargo, Oosterheld y McNaughton (1991) estudiaron la partición de recursos de plantas bajo estrés y establecieron que las plantas tolerantes a la inundación particionan sus reservas de carbono, priorizando el crecimiento aéreo a expensas del desarrollo radical.

Ante la falta de oxígeno en el suelo debido a la inundación, las plantas pueden desarrollar distintas estrategias que les permiten tolerar la condición de estrés, Nishiuchi *et al.* (2012) reportaron varios mecanismos y adaptaciones de las plantas a la condición de anaerobiosis, entre ellos, cambios anatómicos y cambios metabólicos. Para evaluar la respuesta fisiológica de la planta de *A. repens* bajo inundación en este trabajo se determinó el contenido de nitrógeno, clorofila a y b, contenido relativo de agua respiración y transpiración.

En *A. repens* la disminución del nitrógeno en hojas de plantas bajo inundación refleja una merma en la tasa metabólica con la consecuente disminución del contenido de proteínas por peso de hoja verde. En este sentido, Vignolio *et al.* (1994) determinaron en plantas de *Lotus glaber* Mill bajo condiciones de anegamiento la presencia de clorosis y un menor porcentaje de nitrógeno en hojas así como una marcada disminución del potencial agua. González *et al.* (2006) determinaron una disminución del contenido de nitrógeno total en hojas y ramas de *Prunus persica* (L.) Batsch, bajo condiciones de exceso hídrico, siendo esta reducción más evidente en floración, estado en que el requerimiento de nitrógeno es mayor. Lo mismo se observó en *A. repens* donde la disminución de nitrógeno en estado de prefloración fue de un 14,8 %, mientras que en plena floración fue del 24 %.

Meléndez *et al.* (2006) observaron en el cultivo de maíz un menor crecimiento, determinando que este cultivo presenta muy baja tolerancia al exceso hídrico. Ezin *et al.* (2010) por su parte, concluyeron que la disminución en el crecimiento de las plantas de tomate en condiciones de anegamiento se debió a una deficiencia en la absorción de nitrógeno y a la imposibilidad de la traslocación de éste dentro de la planta.

En condiciones de anegamiento, la respiración mitocondrial es inhibida debido al déficit de oxígeno ya que éste es el aceptor de los electrones necesarios para el proceso de la producción de ATP y cuando este proceso es interrumpido se bloquea la glucólisis y la producción de energía necesaria para los procesos metabólicos (Taiz y Zeiger, 2010). El contenido hídrico de la planta es fundamental y determinante en los procesos metabólicos. Azcón Bieto y Talon (2001) informaron

que el déficit de agua en la planta afecta los procesos fisiológicos y metabólicos como la fotosíntesis a través de la disminución de procesos enzimáticos, transporte electrónico y contenido en clorofila. En *A. repens*, la baja en la tasa metabólica estimada por la disminución en el contenido de oxígeno también se ve reflejada en una disminución en el contenido de clorofila, principal proteína enzimática del metabolismo de la fotosíntesis.

La fotosíntesis es uno de los procesos fisiológicos más sensibles a cualquier cambio, como fue observado en *A. repens*, otros autores encontraron esta misma respuesta, es así que Sitte *et al.*, (2004), citado por La Rosa *et al.*, (2011) concluyeron que *Hibiscus rosa-sinensis L.*, ante una situación de estrés debido a las variaciones climáticas del lugar, mantiene los niveles de clorofila b por debajo del contenido de clorofila a y de esta manera aporta de forma constante un porcentaje de pigmentos a la reposición de clorofila a, protegiéndola del daño oxidativo. Asimismo, en plantas inundadas por 30 días de *Lotus tenuis* Waldst et Kit, se observó una menor relación hoja/tallo y reducción del contenido de clorofila debido a que la planta es incapaz de generar la energía necesaria a partir de la fotosíntesis (Mommer y Visser, 2005). La actividad fotosintética está íntimamente relacionada con el contenido de clorofila, por lo cual las plantas bajo estrés por inundación muestran una disminución del potencial hídrico y de la conductancia estomática, lo que reduce el abastecimiento y asimilación del CO₂ (López y Kursar, 2003) y como consecuencia disminuye la biomasa de las plantas.

La leve disminución del contenido relativo de agua observada en *A. repens* sugiere que la planta presenta la capacidad de mantener el equilibrio de su estado hídrico. Como las raíces en anaerobiosis son dañadas por la producción de especies reactivas de oxígeno, la relación entre la biomasa subterránea y la aérea se ve alterada debido principalmente a la inhibición en la asimilación de CO₂ por el cierre estomático (Li *et al.*, 2010). Por otra parte, a nivel de hoja, hay una disminución en la conductancia estomática, para evitar pérdidas de agua, unida a un decremento en la actividad fotosintética, lo que constituye la primera barrera de defensa contra el estrés (Núñez-Vázquez, *et al.*, 2017).

También se puede observar que la respiración y transpiración de las hojas de *A. repens* en los dos estados fenológicos evaluados disminuyeron con respecto al testigo. Muchas especies responden de manera distinta a los cambios ambientales, es así que Pryor *et al.* (2003 y 2006) demostraron que las especies sensibles al anegamiento experimentan un rápido cierre estomático en respuesta a la nueva condición durante todo el anegamiento, disminuyendo el intercambio gaseoso y la transpiración de las plantas.

El comportamiento observado en *A. repens* indicaría que esta especie tolera la inundación en los estados fenológicos de pre y plena floración a expensas de la disminución de su tasa de crecimiento. Bezic (2010) y Esquercia *et al.* (2011) concluyeron que las plantas de *A. repens* frente a otras situaciones de estrés, tal como déficit de luz desarrollan estrategias que le permiten adaptarse a las nuevas condiciones ambientales, como el aumento del área foliar, desarrollo de rizomas estoloníferos permitiendo una respuesta de escape del sitio a otros espacios que le permitan salir de la situación de estrés.

Los resultados de este capítulo indican que con la inundación se observan cambios a nivel fisiológico en *A. repens*, ya que se determinaron reducciones en todos los parámetros evaluados y por consiguiente una disminución en la actividad metabólica. La biomasa fue menor tanto a nivel radicular como aérea de la planta de *A. repens* siendo más evidente a nivel de la biomasa subterránea y que en coincidencia con lo planteado por Townsend y Hanover (1972), las plantas tienden a responder de determinadas maneras a las condiciones ambientales con cambios morfológicos y fisiológicos, afectando el crecimiento y la producción de estructuras secundarias y la cantidad de pigmentos entre otras características.

Jiménez *et al.* (2012) determinaron que las plantas bajo estrés por inundación, experimentan cambios bioquímicos y metabólicos permitiendo un ajuste de los procesos fisiológicos de la planta a corto plazo para ofrecer tolerancia o resistencia a este tipo de estrés, mientras que a largo plazo estos cambios están dados a nivel morfológico (desarrollo de raíces adventicias, lenticelas, alargamiento de tallos, etc.), que le permiten realizar las funciones fisiológicas necesarias para el crecimiento de plantas inundadas. Cronk y Fennessy (2001) estudiaron las respuestas de ajustes morfológicos, determinando que las plantas con severa inundación experimentan cambios como la rápida elongación de los tallos hacia la superficie del agua, permitiendo el acceso a la luz, oxígeno y dióxido de carbono.

3.6. Conclusiones

- Las plantas de *A. repens* fueron afectadas negativamente en su biomasa aérea y subterránea por la inundación en los estados fenológicos de prefloración y plena floración, siendo más evidente en los estados fenológicos más temprano del ciclo de la planta evaluados.
- El periodo corto de inundación influye sobre mecanismos de tolerancia en la planta, evidenciado en la respuesta fisiológica en la que el contenido de nitrógeno, respiración, transpiración y contenido relativo de agua experimentan cambios que le permiten ajustar la actividad biológica a la condición de estrés.
- La inundación no compromete de forma definitiva la supervivencia de *A. repens*, quedando un remanente de plantas, así la población podría ser reconstituida a los niveles de biomasa original a corto plazo.

CAPÍTULO 4

Composición y dinámica poblacional de *Acroptilon repens* y comunidad de especies asociadas bajo condiciones de estrés por períodos cortos de inundación

4.1. Introducción

En la zona del Valle Inferior del río Negro se reconoce a *A. repens* como una maleza invasora tanto en los cultivos bajo riego como en los campos de secano, afectando los rendimientos de pasturas y hortalizas con la misma intensidad (Bezic *et al.*, 2005).

Esta especie posee poblaciones de plantas de origen clonal con un desarrollo de ramets o sea módulos de crecimiento producidos vegetativamente. Poseen un sistema radical con un componente a nivel de la corona de la planta de donde desarrolla un sistema de yemas y brotes, contribuyendo de esta manera a formar densos stands de plantas. (Elpel, 2017) (Harper, 1977; Agha y Marshall, 2001; Czarneka, 2008). En efecto, se sabe que el crecimiento clonal de *A. repens* es la base de mantenimiento de las poblaciones establecidas y el factor clave en el proceso de colonización y supervivencia de la población después de una perturbación (Jacobs y Denny 2006). Las poblaciones pueden contribuir sexualmente a la reproducción, pero esta vía es menos eficiente ya que sus semillas son poco viables (White, 1979; Harper, 1981).

Las plantas originadas de semillas al inicio del crecimiento forman un sistema radicular de origen embrional, por lo que presentan características anuales. Cuando las plantas alcanzan el estado fenológico de roseta desarrollan yemas de crecimiento en el sistema radical, por lo que al momento del desarrollo caulinar originan un extenso sistema de rizomas, momento en el cual las plántulas presentan características perennes (Watson, 1980; Dall Armellina y Zimdahl, 1988).

Efecto de la inundación en las plantas perennes: Las malezas perennes pueden verse perjudicadas por el anegamiento según este se prolongue en el tiempo. En este sentido, Peña-Fronteras, *et al.* (2009), indica que *Cyperus rotundus*, prolifera principalmente en tierras altas (por

ende no sujetas al anegamiento), mientras que crece lentamente cuando los suelos resultan inundados o anegados. Las reservas de carbohidratos son mayores en ecotipos adaptados a la inundación, siendo esta estrategia la que permite a las plantas tolerar períodos de hipoxia más prolongados.

Teniendo en cuenta que *A. repens* posee un sistema de reservas subterráneas muy importante y dado que dependiendo del estado fenológico de la maleza la redistribución de los recursos es distinta en cada estado del desarrollo de la planta. Koloren *et al.* (2008) afirman que esta especie en plena floración reasigna sus recursos a la formación de estructuras reproductivas subterráneas y dado que la multiplicación vegetativa es la principal estrategia de ocupación del espacio y rebrote del siguiente ciclo de la maleza. En este trabajo se plantea la hipótesis de que la especie podría eventualmente tolerar ciertos períodos cortos de inundación aunque con deterioro del pool de reservas, lo cual podría verse reflejado en una menor biomasa subterránea. Esta afirmación vendría avalada por el estatus que se adjudica en catálogos internacionales precisamente a esta maleza como moderadamente tolerante a la inundación. Así mismo Jacobs y Denny (2006) indican que *A. repens* presenta un cierto grado de tolerancia al exceso de humedad en el suelo por lo que es frecuente su desarrollo en áreas irrigadas.

Por otro lado, la inundación también podría afectar el comportamiento de otras especies presente en lotes infectados con *A. repens*. Soriano (1971) manifiesta que las comunidades de malezas son afectadas por las prácticas agrícolas en los lotes de cultivo, por lo que las malezas responden a los cambios ambientales, como las variaciones estacionales e interanuales del clima, los ciclos agrícolas sucesivos, las adopciones de nuevas tecnologías y los cambios de más largo plazo, como la erosión del suelo y el cambio climático (Martínez-Ghersa *et al.*, 2000). También la inundación puede modificar la calidad del suelo. Existen diversos parámetros fundamentales para determinar la calidad del suelo, parámetros físicos, físico-química, nutricionales (estabilidad de agregados, pH, conductividad eléctrica, contenido de nitrógeno, fracciones de carbono, entre otros) y parámetros microbiológico y bioquímico, como el carbono de biomasa microbiana, respiración microbiana o diversas actividades enzimáticas (Vázquez *et al.*, 2008). Dependiendo de la condición inicial de cada uno de estos parámetros en la matriz del suelo, del sistema de drenaje e infiltración, la inundación puede incidir positiva o negativamente.

4.2. Objetivos

- Caracterizar la composición de la población de *A. repens* luego de un disturbio por inundación.
- Cuantificar el banco de propágulos, la recuperación y el crecimiento de *A. repens* luego de períodos cortos de inundación.
- Describir el comportamiento de la comunidad de malezas asociada a condiciones de saturación hídrica a campo.
- Evaluar la condición de los suelos luego de ser sometidos a inundación en parcelas del Valle Inferior de Río Negro.

4.3. Metodología

A fin de estudiar el efecto de períodos cortos de inundación sobre plantas de *A. repens*, así como sobre la comunidad de malezas asociada, se realizaron dos experimentos en chacras bajo riego del VIRN durante la temporada 2013/14.

4.3.1. Experimento 1:

Se trabajó en el campo de un productor de la zona de San Javier (sitio Mina), a 35 km de la ciudad de Viedma (40°45'00.5"S; 63°12'43.2"O). El suelo del sitio experimental posee textura franco-arcillosa (pH: 7,80; CE: 2,75 dS m⁻¹; N total: 0,25 %). El lugar se encontraba severa y homogéneamente afectado por una densa población de *A. repens* (63 pl m⁻²). En la temporada anterior se había cultivado maíz para forraje con laboreo tradicional de suelo usando cincel, rastra liviana y labores de conformación de surcos para la implantación del cultivo. A fin de evaluar el efecto del tiempo de inundación sobre las plantas de *A. repens*, se aplicó el mismo protocolo experimental en tres sectores diferentes del lote para los estados fenológicos de: i) roseta, ii) prefloración y iii) plena floración.

a) *Protocolo experimental*: en cada estado fenológico se trabajó con dos tratamientos para el factor “condición” (inundado y testigo) y tres tratamientos para el factor “tiempo de inundación” (10, 15 y 20 días de inundación), utilizándose un diseño en bloques completos al azar con testigo apareado. Cada bloque tenía un tamaño de 30 m² (2 x 15 m) y cada parcela experimental 10 m² (2 x 5 m). Entre las parcelas de cada bloque se colocó una lámina de polietileno negro de 200 micrones de espesor hasta una profundidad de 50 cm. Cuando las plantas de la población experimental llegaron al estado fenológico correspondiente, se aplicó una lámina de agua de 3-5 cm que se mantuvo el tiempo de inundación de cada tratamiento,. Cumplido el tiempo establecido, en cada unidad experimental se extrajeron cuatro muestras al azar, conteniendo una planta de *A. repens* con el suelo de 20 cm de diámetro alrededor del tallo principal y 20 cm de profundidad. Para la determinación de la biomasa subterránea, se separó el suelo pasándolo por un tamiz de 5 mm y luego se lavó. El contenido de materia seca tanto en la biomasa aérea como subterránea se determinó en estufa a 60 °C hasta peso constante.

En cada parcela se relevó asimismo la comunidad de malezas, aplicando el método estimación de abundancia-cobertura por especie de Braun Blanquet a los cinco días de finalizada la inundación. La metodología se fundamenta en inventarios florísticos donde cada especie es

acompañada de un valor de abundancia-dominancia. Posteriormente se hace una tabla sintética donde se reúne la información de varios inventarios y, para cada especie, se establece “la clase de presencia” (Rivas Martínez, 1987). La cobertura se estima usando la escala de Braun-Blanquet (1979), en la que se combina la abundancia y la dominancia; los dos índices inferiores (+, r) registran la abundancia, mientras que los restantes (1, 2, 3, 4, 5) tienen en cuenta la cobertura o dominancia (Tabla 8).

Tabla 8. Escala de abundancia-dominancia de Braun-Blanquet.

Índice	Significado
r	Un solo individuo, cobertura despreciable
+	Mas individuos, cobertura muy baja
1	Cobertura menor del 5 %
2	Cobertura del 5 al 25 %
3	Cobertura del 25 al 50 %
4	Cobertura del 50 al 80 %
5	Cobertura igual o superior al 80 %

Se calculó asimismo la riqueza como el número de especies presentes y la diversidad mediante el índice de Shannon y Wiener (1949). que mide el contenido de información por individuo en muestras obtenidas al azar proveniente de una comunidad “extensa” de la que se conoce el número total de especies. Indica qué tan uniformes están representadas esas especies (en abundancia) teniendo en cuenta todas las especies presentes.

Ecuación:

$$H' = - \sum p_i \ln(p_i)$$

Donde:

p_i = porcentaje de cobertura medio de la especie i según método de Braun Blanquet.

Para la identificación de las especies presentes se siguió el Manual de malezas hortícolas de la Norpatagonia (Bezic *et al.*, 2011). Se efectuó asimismo una caracterización del suelo al finalizar el experimento. Para esto se tomaron muestras de los sectores inundados en cada uno de los tratamientos y se midió el pH, la conductividad eléctrica y la RAS. Se caracterizó asimismo la actividad biológica de la microflora del suelo usando el método de incubación en medio cerrado

con 5 mL de NaOH 1N descrito por Anderson (1982).

b) *Análisis de datos*: los datos fueron analizados para cada uno de los estados fenológicos de manera independiente. Se realizaron las pruebas de normalidad y homocedasticidad para cada una de las variables analizadas en cada estado fenológico con el programa estadístico InfoStat versión 2015 (Di Rienzo et al, 2015). En cada uno de los estados fenológicos (roseta, prefloración y plena floración) se realizó el análisis de las variables mediante ANOVA a dos vías de clasificación. La biomasa aérea de cada estado fenológico presentó homocedasticidad y distribución normal por lo que no fue transformada para su análisis.

La biomasa subterránea de las plantas en estado de roseta y prefloración debió ser transformada por $\ln(MS+1)$ para cumplir con los supuestos de homocedasticidad y distribución normal, no así la biomasa subterránea en estado de plena floración.

Con el relevamiento de la abundancia-cobertura según Braun Blanquet de la comunidad de especies en cada sitio, se realizó un análisis de componentes principales (ACP), para estudiar las correlaciones entre las variables: densidad y estado de desarrollo fenológico de la especie con el programa estadístico InfoStat versión 2015 (Di Rienzo et al, 2015). La técnica, se centra en la combinación de asociaciones lineales que en el caso de estudio, se puede interpretar como la asociación del estado de desarrollo de la especie por los efectos de la inundación.

4.3.2. Experimento 2:

Se realizó en un campo bajo riego perteneciente a la empresa Ferrero Corilícola, ubicado en la zona agrícola del IDEVI en el VIRN (40° 49' S; 63° 03' O). El sitio experimental posee suelo franco-arcilloso (pH: 7,18; CE: 1,89 dS m⁻¹; N total: 0,14 %). El lote estaba severamente afectado por *A. repens* distribuido de manera homogénea, probablemente como consecuencia de la dispersión de raíces gemíferas merced al movimiento de suelo debido a la nivelación inicial del predio y al laboreo superficial sistemático. El alto grado de infestación motivó al productor a retirar la plantación de avellanos que no prosperaba. La experiencia a campo en este sitio se realizó sólo en el estadio fenológico de plena floración dado que la población de *A. repens* es más homogénea y permite identificar mejor los cambios en la estructura de la población por efecto de la inundación.

En un lote de 10000 m² se establecieron cuatro bloques de 1200 m² (12 m x 100 m), en los que se definieron tres parcelas de 12 m x 25 m, en cada una de las cuales se aplicó un tratamiento

de inundación, a saber: 0; 10 y 20 días. Durante todo el período se mantuvo una lámina de agua de entre 3 y 5 cm, mediante aporte continuo desde una acequia de suministro y sifón de 10 litros por segundo por melga (bloque). Al finalizar el tiempo de inundación, se cortó el suministro de agua y se iniciaron los muestreos al cabo de 10 días, en enero de 2014. Los muestreos se reiteraron regularmente hasta el final del ciclo de la población, durante 75 días, totalizando siete fechas de observación.

En cada momento, se tomaron cuatro muestras por parcela ($n = 4$) arrojando al azar un marco metálico de $0,09 \text{ m}^2$ (30 cm x 30 cm). En cada oportunidad se recogió la biomasa aérea y la subterránea hasta 20 cm de profundidad. La población caracterizó por el número de plantas por estado fenológico (cotiledones, roseta de semilla, roseta perennizada, prefloración y plena floración), se contabilizó el número de yemas en las estructuras subterráneas de rizomas y raíces. Luego se determinó la biomasa aérea y subterránea secando en estufa a $60 \text{ }^\circ\text{C}$ hasta peso constante. El diseño estadístico empleado fue en bloques completos al azar ($n = 4$) mediante ANOVA y test de LSD ($p < 0,05$), utilizando el programa estadístico InfoStat 2015 (Di Rienzo et al., 2015).

La abundancia-cobertura por especie acompañante se relevó por el método de Braun Blanquet en una superficie de 1 m^2 alrededor de cada uno de los puntos de muestreo indicados. Se calculó la diversidad de la comunidad de malezas con el índice de Shannon y Wiener (1949) y la similitud o semejanza de las comunidades entre tratamientos fueron comparadas mediante el índice de Jaccard (Kent y Coker, 1992). Este índice se basa en la relación de presencia - ausencia entre el número de especies comunes en dos áreas (o comunidades) y en el número total de especies.

Ecuación:

$$J = \frac{c}{a + b - c}$$

Donde:

- a = número de especies exclusivas de la comunidad A,
- b = número de especies exclusivas de la comunidad B, y
- c = número de especies comunes para ambas comunidades.

Para analizar los datos, se consideró la comunidad de malezas de la última fecha de muestreo. Se sometieron a análisis de componentes principales utilizando los datos de abundancia-cobertura.

4.4. Resultados

4.4.1. Experimento 1

4.4.1.1. Inundación en estado de roseta

La inundación por 10 días en el estado de roseta no redujo la producción de biomasa aérea en comparación con el testigo no inundado ($p = 0,32$, Fig. 26 A). En este sentido, mientras las plantas del testigo no inundado presentaron una biomasa aérea de $1,98 \pm 0,43$ g MS pl^{-1} , las plantas inundadas presentaron una biomasa aérea de $1,46 \pm 0,20$ g MS pl^{-1} . En cuanto a la biomasa subterránea, se observó el mismo comportamiento, sin diferencias entre tratamientos ($p = 0,31$, Fig. 27 A), dado que la media de biomasa subterránea para plantas testigo fue de $0,50 \pm 0,05$ g MS pl^{-1} y en plantas inundadas de $0,57 \pm 0,05$ g MS pl^{-1} .

La inundación por 15 días redujo la producción de biomasa aérea ($p = 0,032$) ni la subterránea ($p = 0,049$, Fig. 26 A). La biomasa aérea de las plantas testigo fue de $2,49 \pm 0,53$ g MS $planta^{-1}$, mientras que en las plantas inundadas fue de $0,84 \pm 0,25$ g MS $planta^{-1}$. En cuanto a la biomasa subterránea, se observó el mismo comportamiento, con una media para plantas testigo de $0,56 \pm 0,07$ g MS $planta^{-1}$ y para plantas inundadas de $0,35 \pm 0,04$ g MS $planta^{-1}$ (Fig. 27 A).

Por su parte, la inundación por 20 días redujo la producción de biomasa aérea ($p = 0,004$, Fig. 26 A) y la subterránea ($p = 0,042$, Fig. 27 A). La biomasa aérea de las plantas testigo fue de $2,74 \pm 0,38$ g MS $planta^{-1}$, mientras que en las plantas inundadas fue de $0,58 \pm 0,28$ g MS $planta^{-1}$. En cuanto a la biomasa subterránea, se observó el mismo comportamiento, con una media para plantas testigo de $0,79 \pm 0,19$ g MS $planta^{-1}$ y para plantas inundadas de $0,31 \pm 0,07$ g MS $planta^{-1}$.

Al comparar la biomasa entre tiempos de inundación, se observó que las plantas testigo no presentaron diferencias durante el período de ensayo, sin embargo, la biomasa de las plantas inundadas disminuyó proporcionalmente a la duración del período de inundación (Fig. 26 A). La biomasa subterránea en las plantas testigo permaneció constante durante todo el período del ensayo, con un valor promedio de $0,617 \pm 0,075$ g MS $planta^{-1}$ ($p = 0,271$) (Fig. 27 A). Por su parte, la biomasa subterránea de las otras plantas disminuyó con el tiempo de inundación.

4.4.1.2. Inundación en prefloración

La inundación por 10 días en prefloración mostró las mismas diferencias que en el estado de roseta. No se observaron diferencias en la producción de biomasa aérea en comparación con el testigo ($p = 0,79$, Fig. 26 B). Mientras las plantas testigo presentaron una biomasa aérea de $2,74 \pm 0,53$ g MS planta⁻¹, en las plantas inundadas fue de $1,84 \pm 0,38$ g MS planta⁻¹. En cuanto a la biomasa subterránea, se observó el mismo comportamiento, sin diferencias entre tratamientos ($p = 0,72$, Fig. 27 B), dado que la media de biomasa subterránea para plantas testigo fue de $1,49 \pm 0,25$ g MS planta⁻¹ y en plantas inundadas de $1,69 \pm 0,18$ g MS planta⁻¹.

La inundación por 15 días redujo la producción de biomasa aérea ($p = 0,009$, Fig. 26 B) y subterránea ($p = 0,0049$, Fig. 27 B). La biomasa aérea de las plantas testigo fue de $3,14 \pm 0,622$ g MS planta⁻¹, mientras que en las plantas inundadas fue de $0,33 \pm 0,10$ g MS planta⁻¹. En cuanto a la biomasa subterránea en las plantas testigo fue de $1,08 \pm 0,19$ g MS planta⁻¹ y para las inundadas fue de $0,33 \pm 0,03$ g MS planta⁻¹.

Por su parte, la inundación por 20 días redujo la producción de biomasa aérea ($p < 0,0001$, Fig. 26 B) como subterránea ($p = 0,004$, Fig. 27 B). La biomasa aérea de las plantas testigo fue de $4,76 \pm 0,47$ g MS planta⁻¹, mientras que en las plantas inundadas fue de $0,26 \pm 0,13$ g MS planta⁻¹. En cuanto a la biomasa subterránea, en las plantas testigo fue de $1,07 \pm 0,20$ g MS planta⁻¹ y para plantas inundadas de $0,17 \pm 0,09$ g MS planta⁻¹.

La biomasa aérea del testigo aumentó 75,9% durante todo el tiempo del experimento, mientras que las plantas inundadas presentaron una reducción significativa desde los 15 días de inundación (Fig. 26 B). La biomasa subterránea en los tratamientos de inundación resultó inferior a la de los testigos, con una reducción proporcional al tiempo del anegamiento, alcanzando el 84 % de diferencia con el testigo al cabo de 20 días (Fig. 27 B).

4.4.1.3. Inundación en plena floración

La inundación por 10 días en este estado fenológico mostró diferencias significativas entre plantas testigo e inundadas solo para biomasa aérea ($p = 0,029$, Fig. 26 C), aunque no lo fue para la biomasa subterránea ($p = 0,128$, Fig. 27 C). Mientras las plantas testigo presentaron una biomasa aérea de $4,49 \pm 0,37$ g MS planta⁻¹, en las plantas inundadas fue de $2,84 \pm 0,55$ g MS planta⁻¹. En cuanto a la biomasa subterránea, la biomasa media para plantas inundadas fue de $0,54 \pm 0,05$ g MS planta⁻¹.

La inundación por 15 días produjo un efecto negativo, tanto en la producción de biomasa aérea ($p=0,010$, Fig. 26 C) como subterránea ($p=0,003$, Fig. 27 C). La biomasa aérea de las plantas testigo fue de $4,85 \pm 0,70$ g MS planta⁻¹, mientras que en las plantas inundadas fue de $2,28 \pm 0,26$ g MS planta⁻¹. En cuanto a la biomasa subterránea, en las plantas testigo fue de $1,16 \pm 0,04$ g MS planta⁻¹ y para plantas inundadas fue de $0,64 \pm 0,10$ g MS planta⁻¹.

La inundación por 20 días produjo asimismo un efecto negativo, tanto en la producción de biomasa aérea ($p=0,052$, Fig. 26 C) como subterránea ($p=0,040$, Fig. 27 C). La biomasa aérea de las plantas testigo fue de $4,92 \pm 0,75$ g MS planta⁻¹, mientras que en las plantas inundadas fue de $2,33 \pm 0,42$ g MS planta⁻¹. En cuanto a la biomasa subterránea, para plantas testigo fue de $1,27 \pm 0,22$ g MS planta⁻¹ y para las plantas inundadas fue de $0,64 \pm 0,16$ g MS planta⁻¹.

Las plantas inundadas disminuyeron un 48,8 % con respecto al promedio de las plantas testigo ($p=0,0001$). No se observaron diferencias en la biomasa aérea entre las plantas inundadas durante el período de anegamiento ($p=0,919$) (Fig. 26 C).

De modo similar, la biomasa subterránea en los tratamientos de inundación resultó en promedio un 35,8 % inferior a las plantas testigo ($p=0,029$). Se observó un incremento en la biomasa subterránea de las plantas testigo a partir de los 15 días por la asignación de recursos a rizomas ($p=0,011$) (Fig. 27 C), mientras que las plantas inundadas no presentaron este incremento en su biomasa subterránea, permaneciendo en los mismos valores hasta el final de la experiencia ($p=0,780$). Durante el tiempo del ensayo la biomasa subterránea de las plantas testigo aumentó un 46,1%, lo que evidencia un fuerte incremento en el banco de propágulos subterráneos.

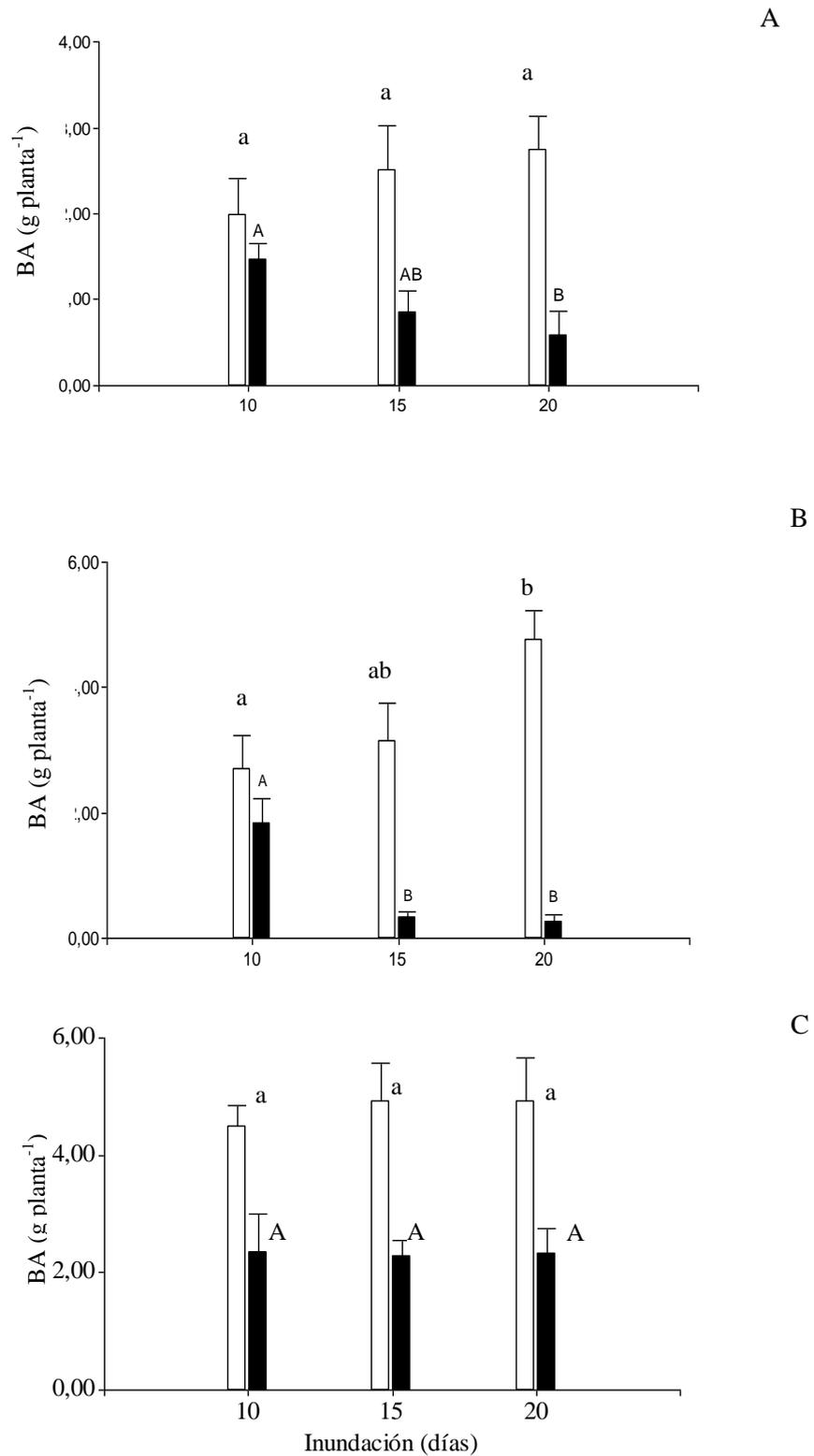
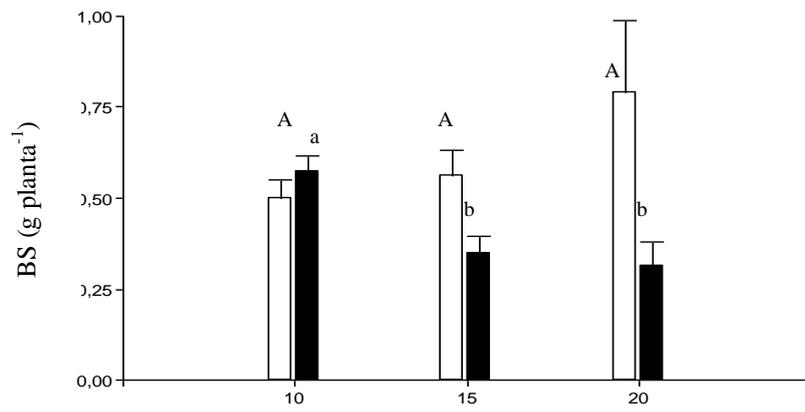
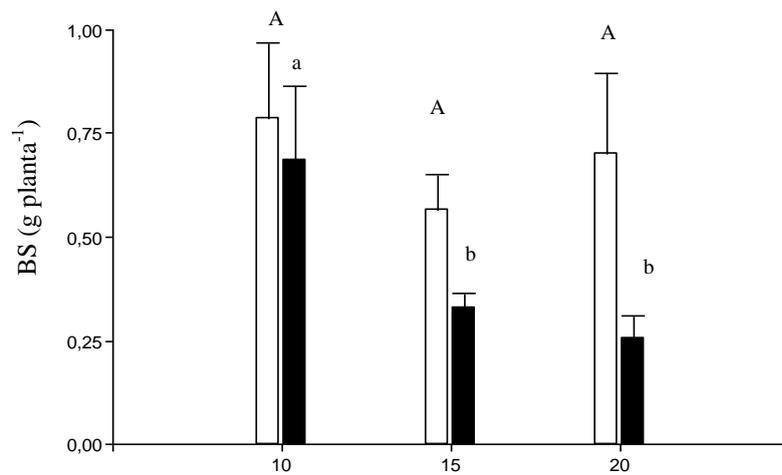


Figura 26. Biomasa aérea de *A. repens* a campo en distintos estados fenológicos

A) roseta, B) prefloración y C) plena floración, bajo los tratamientos de: testigos en barras blancas e inundados en barras negras. Las barras corresponden al promedio de 4 observaciones y las líneas verticales representan el EE. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre los Testigos y letras mayúsculas distintas indican diferencias entre tratamientos inundados ($p < 0,05$).



B



C

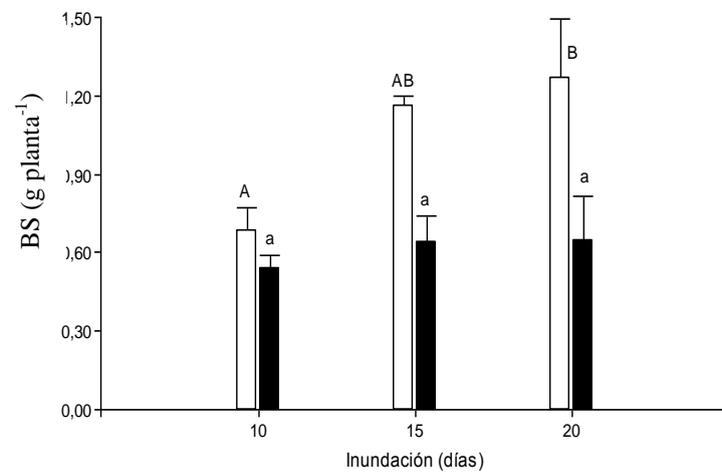


Figura 27 . Biomasa subterránea de *A. repens* a campo en distintos estados fenológicos

A) roseta, B) prefloración y C) plena floración, bajo los tratamientos de: testigos en barras blancas e inundados en barras negras. Las barras corresponden al promedio de 4 observaciones y las líneas verticales representan el EE. Letras mayúsculas indican diferencias entre las plantas testigo y letras minúsculas diferencias entre las plantas inundadas ($p < 0,05$)

4.4.1.4. Comunidad de malezas

La comunidad de malezas asociada a *Acroptilon repens* en estado de roseta con y sin inundación presentó una riqueza de especies e índice de diversidad similar (Tabla 9). La abundancia-cobertura estimada por el método de Braun Blanquet para *A. repens*, *Echinochloa crus-galli*, *Diplotaxis tenuifolia*, maíz guacho y *Amaranthus hybridus* fue similar bajo los dos tratamientos, aunque existieron diferencias, con mayor abundancia-cobertura en el testigo, para *Malvella leprosa*, *Carduus acanthoides*, *Ammi visnaga*, *Datura ferox*, *Sonchus asper*, *Rapistrum rugosum*, *Xanthium spinosum* y *Convolvulus arvensis*, mientras que en el tratamiento inundado predominan *Setaria verticillata*, *Picris echioides* y *Chenopodium album*.

Tabla 9. Comunidad de malezas asociadas a *A. repens* en los distintos estados fenológicos 5 días después del tratamiento de 15 días de inundación.

Estado fenológico	Condición hídrica	Riqueza	Índice de diversidad
Roseta	Testigo	8	1,97
	Inundadas	9	1,68
Prefloración	Testigo	11	1,35
	Inundadas	5	0,84
Plena floración	Testigo	6	1,21
	Inundadas	3	0,56

La inundación no explicó el agrupamiento de especies en el análisis de componentes principales, habida cuenta que el eje CP2 explicaría menos del 10 % de la variabilidad. De la Fig. 28 se desprende que el mayor poder explicativo de las asociaciones de especies, superior al 90 % de la variabilidad, vendría dado por el eje CP1 que se podría entender a partir de la presencia de malezas perennes competidoras. Por esta razón se encuentra en la mitad derecha de dicho eje a *A. repens* y *C. arvensis*.

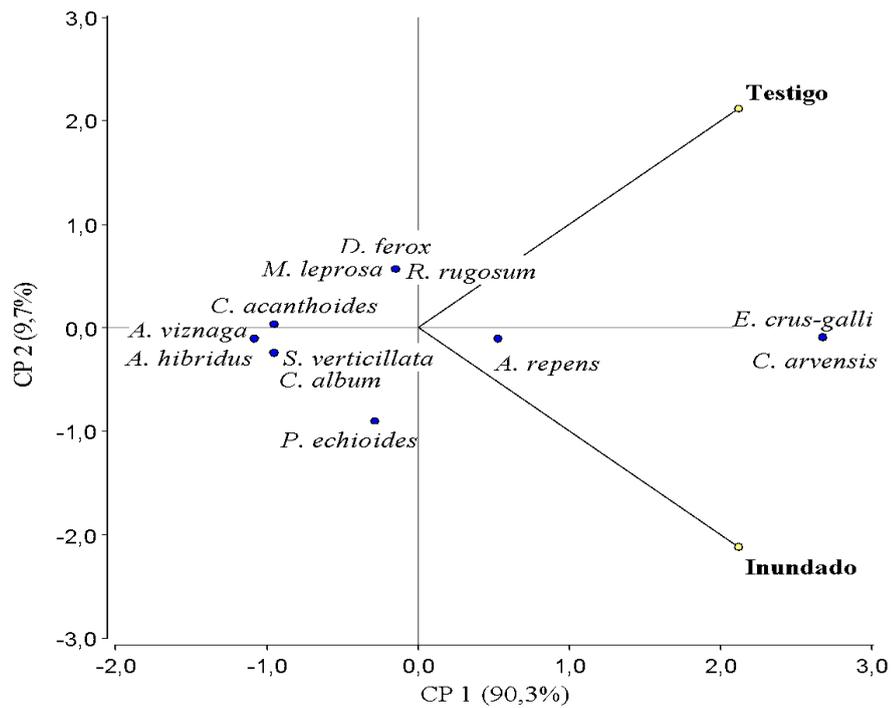


Figura 28. Agrupamiento de especies de la flora espontánea dominado por *A. repens* en roseta.

ACP de la diversidad de malezas. Testigo e inundado (líneas). Cada dato corresponde al promedio de 4 relevamientos. Las malezas están expresadas según el porcentaje de cobertura del suelo por el índice de Braun Blanquet.

A partir del análisis de componentes principales se observó que el CP1 explicó el 54 % de la variabilidad en el agrupamiento de especies y esto se debería al efecto de la inundación. Observar que el pasto de agua (*E. crus-galli*) está asociada al sitio inundado. El eje CP2 explicó el 46 % de la variabilidad, correspondiendo este agrupamiento a la presencia/ausencia de las especies perennes competidoras (Fig. 29).

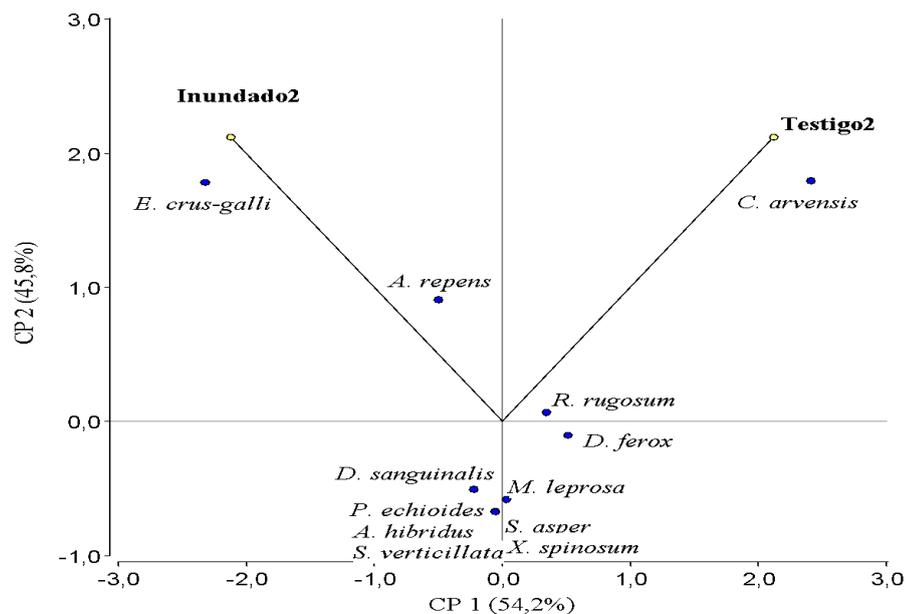


Figura 29. Agrupamiento de especies de la flora espontánea dominados por *A. repens* en prefloración.

ACP de la diversidad de malezas. Testigo e inundado (líneas). Cada dato corresponde al promedio de 4 relevamientos. Las malezas están expresadas según el porcentaje de cobertura por el índice de Braun Blanquet.

Cuando la inundación se realizó en estado de prefloración de *A. repens*, la comunidad de malezas acompañante presentó una riqueza y diversidad de especies inferior al testigo (Tabla 9). En el tratamiento testigo la comunidad de malezas estuvo representada principalmente por *C. arvensis*, *D. ferox*, y *R. rugosum*, mientras que el tratamiento inundado la especie dominante resultó *E. crus-galli* con presencia de *A. repens* (Fig. 29).

La inundación explicó parcialmente el agrupamiento de especies en el análisis de componentes principales, habida cuenta que el eje CP2 explicaría alrededor del 30 % de la variabilidad. De la Fig. 30 se desprende que el mayor poder explicativo de las asociaciones de especies, del orden del 68 % de la variabilidad, vendría dado por el eje CP1 que se podría entender a partir de la presencia de malezas perennes competidoras. Por esta razón se encuentra en la mitad derecha de dicho eje a *A. repens* y *C. arvensis*, no asociado al tratamiento de inundación.

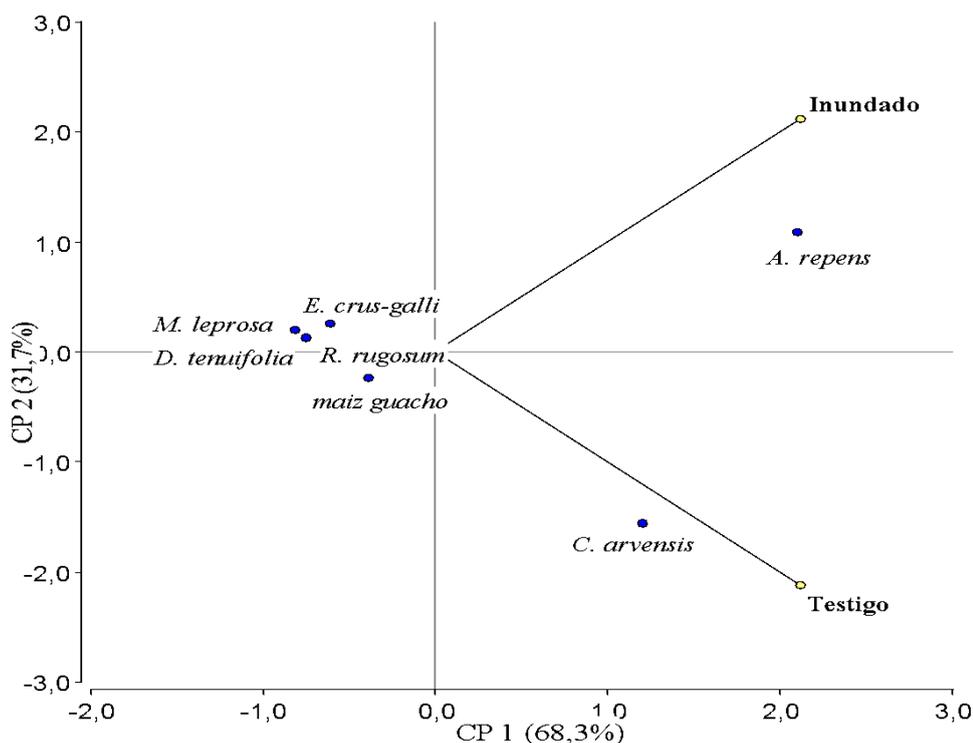


Figura 30. Agrupamiento de especies de la flora dominados por *A. repens* en plena floración. ACP de la diversidad de malezas. Testigo e inundado (líneas). Cada dato corresponde al promedio de 3 relevamientos. Las malezas están expresadas según el porcentaje de cobertura del suelo por el índice de Braun Blanquet.

4.4.1.5. Condición del suelo inundado

El anegamiento ejerce cambios sobre los parámetros evaluados en el suelo (Tabla 10). El pH tuvo un leve incremento del 9 % y 10 % para 10 y 20 días de inundación con respecto al testigo siendo $7,91 \pm 0,10$ y de $8,70 \pm 0,15$ pH para el promedio de 10 y 20 días de inundación. La conductividad eléctrica registró una disminución del 65,6 % en los tratamientos inundados con respecto al testigo y no se observaron diferencias entre los tratamientos de inundación. El RAS disminuyó con 20 días de inundación siendo para el testigo sin inundar de $8,25 \pm 0,30$ y de $3,89 \pm 1,22$ para suelos inundados por 20 días. La respiración del suelo no presentó modificaciones significativas para todo el período de ensayo.

Tabla 10. Caracterización del suelo bajo distintos períodos de inundación.

Tiempo de inundación (días)	pH	CE (mS cm ⁻¹)	RAS	Respiración (mg CO ₂ 100 g ⁻¹ en 10 días)
0	$7,91 \pm 0,10$ a	$2,97 \pm 0,62$ a	$8,25 \pm 0,30$ a	$322,5 \pm 18,9$ a
10	$8,47 \pm 0,08$ b	$0,95 \pm 0,08$ b	$5,17 \pm 0,74$ bc	$319,2 \pm 15,6$ a
15	$8,80 \pm 0,09$ b	$1,05 \pm 0,07$ ab	$7,30 \pm 0,48$ ab	$351,3 \pm 19,2$ a
20	$8,85 \pm 0,29$ b	$1,06 \pm 0,07$ b	$3,89 \pm 1,22$ c	$340,5 \pm 63,9$ a
	p = 0,053	p = 0,029	p = 0,014	p = 0,083

Cada valor corresponde al promedio de tres muestras con su error estándar. Letras diferentes indican diferencias estadísticas para cada columna.

4.4.2. Experimento II

En este experimento se siguieron los cambios que se produjeron en diversos parámetros poblacionales de *A. repens* durante un período de 75 días posteriores al tratamiento con inundación por 10 y 20 días en el estado fenológico de plena floración, en comparación con un testigo no inundado. Se estudiaron los cambios en acumulación de biomasa aérea y subterránea, estructura poblacional, formación de yemas subterráneas y la dinámica de la comunidad de malezas asociada a *A. repens*.

4.4.2.1. Biomasa aérea

La biomasa aérea de la población testigo de *A. repens* presentó el mayor desarrollo en los primeros muestreos. A mediados de marzo (4° muestreo) la biomasa aérea se redujo un 45,6 %, manteniéndose el resto de la experiencia por debajo de $21,45 \pm 7,00$ g MS m⁻² (14,9 % de la biomasa inicial) debido a la finalización del ciclo anual de la especie (Fig. 31).

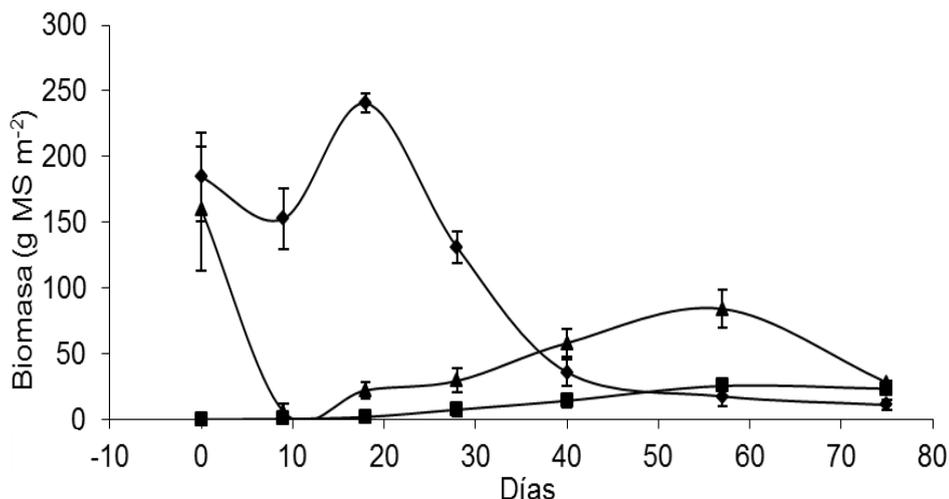


Figura 31. Comportamiento de la biomasa aérea de *A. repens* luego de la inundación
Testigo (●); 10 días de inundación (▲) y 20 días de inundación (■). Cada punto corresponde al promedio de 4 datos y las barras verticales indican el error estándar.

Por otra parte, el desarrollo de la biomasa aérea luego de la inundación resultó prácticamente nulo en las primeras fechas de muestreo con una recuperación a partir de marzo. En las parcelas donde se realizó la inundación por 10 días se observó el rebrote del remanente de rizomas y en ambos tratamientos se observó la emergencia de nuevas plantas a partir de semilla. El aumento en la biomasa aérea fue más evidente en la población inundada por 10 días, con un valor promedio durante el ciclo de la experiencia de $44,30 \pm 8,41$ g MS m⁻², 3 veces superior a la biomasa aérea de la población inundada por 20 días (Fig. 31).

4.4.2.2. Biomasa subterránea

La biomasa subterránea de la población testigo de *A. repens* describe el mismo patrón de crecimiento en los ensayos descritos en el capítulo II Fig. 8 A y B con el aumento de la biomasa

subterránea hasta el día 20 después de finalizada la inundación. La biomasa promedio fue de $91,78 \pm 8,25 \text{ g MS m}^{-2}$ en los últimos muestreos (Fig. 32). Las poblaciones que fueron inundadas 10 y 20 días resultaron un 45,4% menores al testigo durante todo el período de la experiencia ($50,07 \pm 14,06 \text{ g MS m}^{-2}$) (Fig. 32).

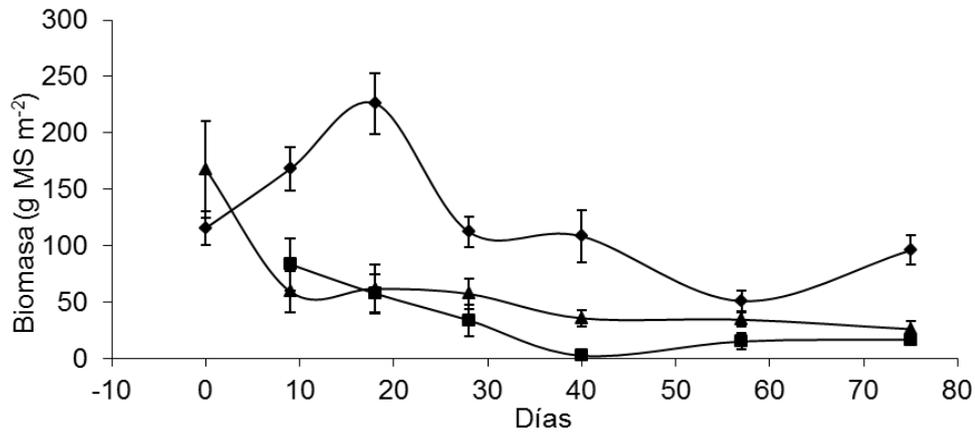


Figura 32. Comportamiento de la biomasa subterránea de *A. repens* luego de la inundación

Testigo = ◆; 10 días de inundación = ▲ y 20 días de inundación = ■ Cada punto corresponde al promedio de 4 datos y las barras verticales indican el EE.

Cambios en la estructura de la población de *A. repens* luego de la inundación: La población de *A. repens* en plena floración presento cambios fenológicos de manera continua hasta la senescencia (Fig. 33 A) durante el período de estudio con un reclutamiento de nuevos individuos originados de brotes (Fig. 33 B) y perteneciendo al mismo stand de plantas. Estos nuevos individuos no llegan a completar todos los ciclos fenológicos por lo que al final del ensayo en marzo se observa una baja proporción de plantas en pre floración y un muy bajo número de individuos en roseta (Fig. 33 C).



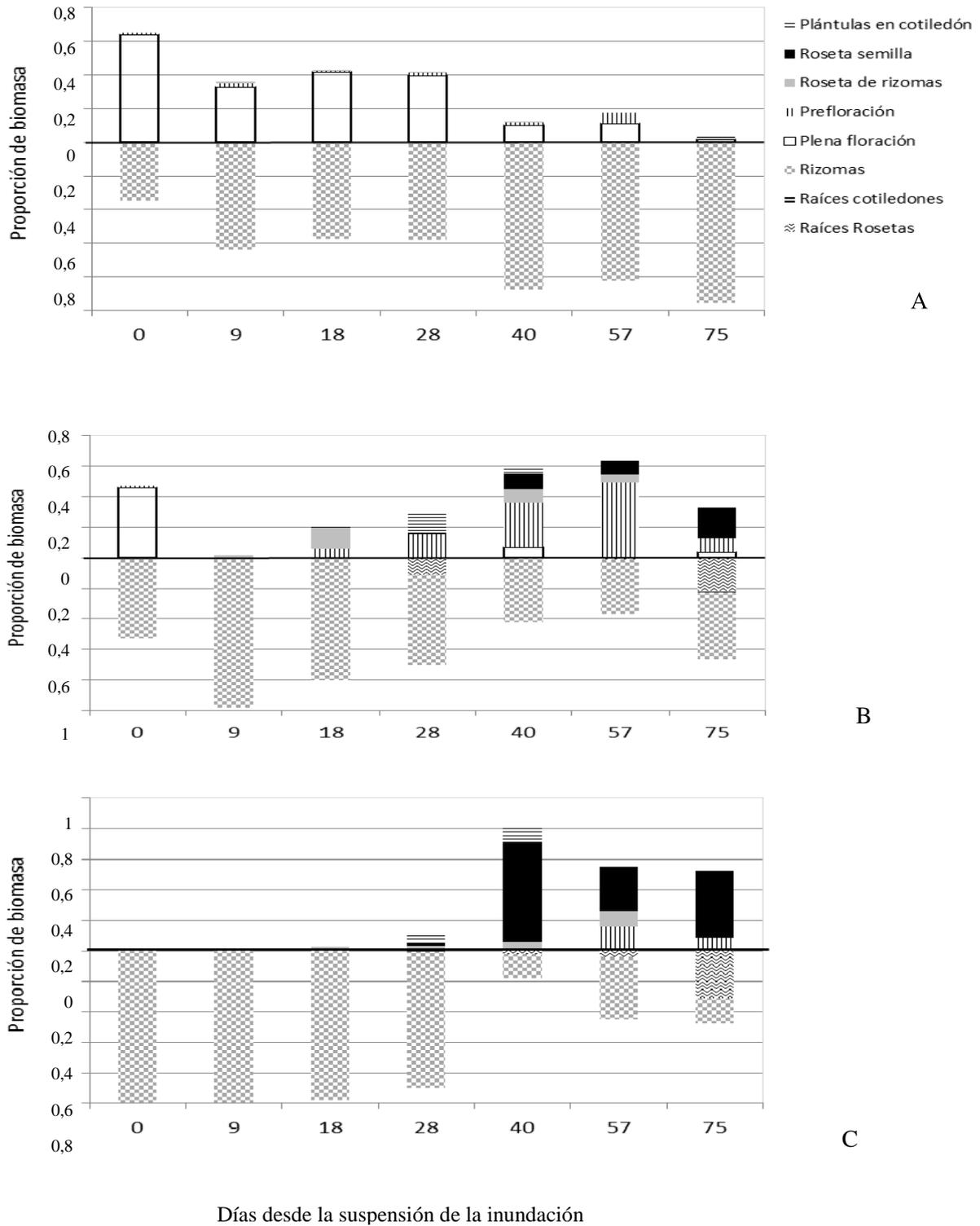
Figura 33. Estados fenológicos de *A. repens* luego de la inundación:

A) Planta senescente, B) Rizoma con brotes y ramet, C) Roseta perennizada de semilla

En la Fig. 34 A, se observa que la biomasa subterránea de la población testigo de *A. repens* al inicio de la experiencia representaba el 40 % de la biomasa total y al final del ciclo más del 85 %. Este cambio en la proporción a favor de la biomasa subterránea se debió a la disminución de la biomasa de plantas en plena floración debido a la estación del año (invierno).

La Fig. 34 B representa la composición de la población de *A. repens* luego de 10 días de inundación. El efecto negativo en la biomasa aérea presentó la senescencia de las plantas en prefloración y plena floración. A los 18 días luego de la inundación se observó el rebrote de nuevos individuos a partir del remanente de rizomas y los que al final de la experiencia a los 75 días alcanzaron el estado fenológico de pre floración. A los 40 días después de la inundación se observó la germinación de plántulas del banco de semillas de *A. repens* en mayor proporción con 20 días de inundación (Fig. 34 C).

En las plantas inundadas por 10 días (Fig. 34 B) no se observó rebrote de nuevos individuos hasta los 18 días y un muy pequeño porcentaje de plántulas en cotiledón. A partir de allí la población desarrolló hasta plena floración. Cuando las plantas fueron inundadas por 20 días, recién a los 28 días se observa el reclutamiento de nuevos individuos a partir de la germinación de semillas de *A. repens*. La nueva población estaría originada principalmente por individuos de origen sexual (Fig. 34 C) que fueron conformando la nueva población alcanzando al final del ensayo mayoritariamente el estado de roseta y una menor proporción el estado de pre floración.



4.4.2.3. Formación de yemas subterráneas

Luego de finalizados los tratamientos de inundación se evaluó el número de yemas presentes en las distintas cohortes de *A. repens* (Fig. 35). La población testigo mantuvo en promedio durante todo el período evaluado una brotación constante de 2,5 yemas por planta originadas de plantas en plena floración. En los tratamientos inundados, la formación de yemas se evidenció en los estadios que no habían alcanzado el pleno desarrollo: roseta originada de semillas, rosetas perennizadas o plántulas en prefloración. En estas poblaciones la brotación de yemas se incrementó exponencialmente una vez suspendida la inundación. Para la población con 10 días de anegamiento la velocidad de aparición de yemas resultó el doble de la de la población con 20 días de anegamiento, probablemente debido al menor desarrollo de las plantas en el último tratamiento (Fig. 34 C). Al final de la experiencia se observó la formación de $12,3 \pm 0,23$ y $9,5 \pm 1,53$ yemas por planta en los tratamientos mencionados precedentemente (Fig. 35).

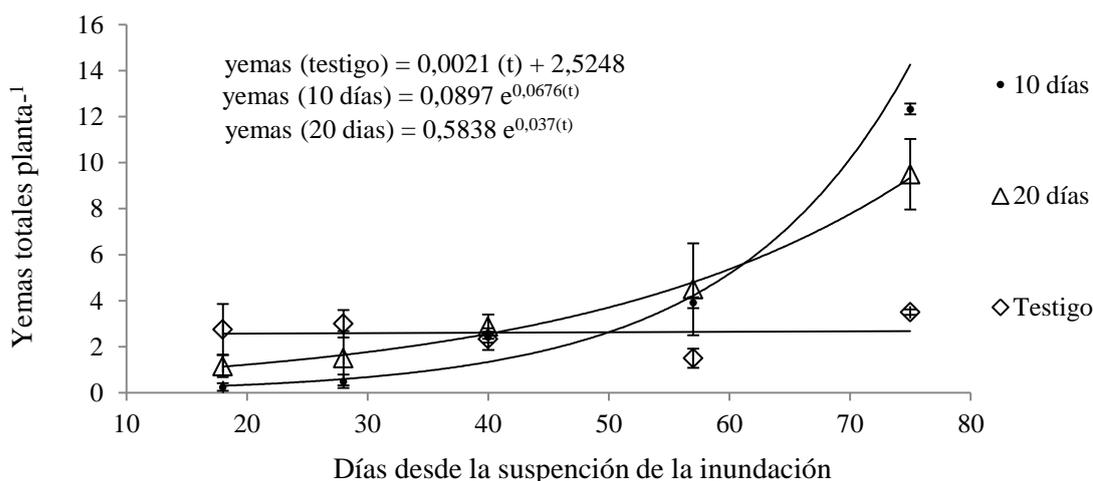


Figura 35. Formación de yemas luego del anegamiento.
Número de yemas por planta para los tratamientos: testigo; 10 y 20 días de inundado desde la suspensión de la inundación.

4.4.2.4. Comunidad de malezas

El análisis de ANOVA doble (tiempo de inundación y fechas de muestreo) del índice de diversidad de las malezas asociadas a *A. repens* presentó interacción ($p = 0,025$) por lo cual se compararon los tratamientos para cada fecha y la evolución de la diversidad para cada tratamiento por separado.

4.4.2.4.1. Diversidad de malezas

Al comparar la diversidad de las comunidades de malezas entre los dos tratamientos inundados y el testigo para cada momento de muestreo, no se observaron diferencias en las primeras tres fechas ($p = 0,125$; $0,418$ y $0,614$, respectivamente). Mientras que a los 75 días la comunidad de malezas del tratamiento de 20 días de inundación presentó una mayor diversidad de especies respecto a los otros tratamientos ($p = 0,0002$) (Fig. 36).

La diversidad de la comunidad de malezas del testigo no se modificó durante el período de la experiencia ($p = 0,198$) presentando una baja diversidad con un valor medio del índice de Shannon Wiener de $0,66 \pm 0,05$. Por su parte, la diversidad de la comunidad del tratamiento de 10 días de inundación aumentó 3,5 veces desde el primer muestreo en adelante ($p = 0,029$). La comunidad de malezas del tratamiento de 20 días de inundación fue aumentando progresivamente con los sucesivos muestreos hasta alcanzar una diversidad de $1,50 \pm 0,06$, más del doble que en el testigo (Fig. 36).

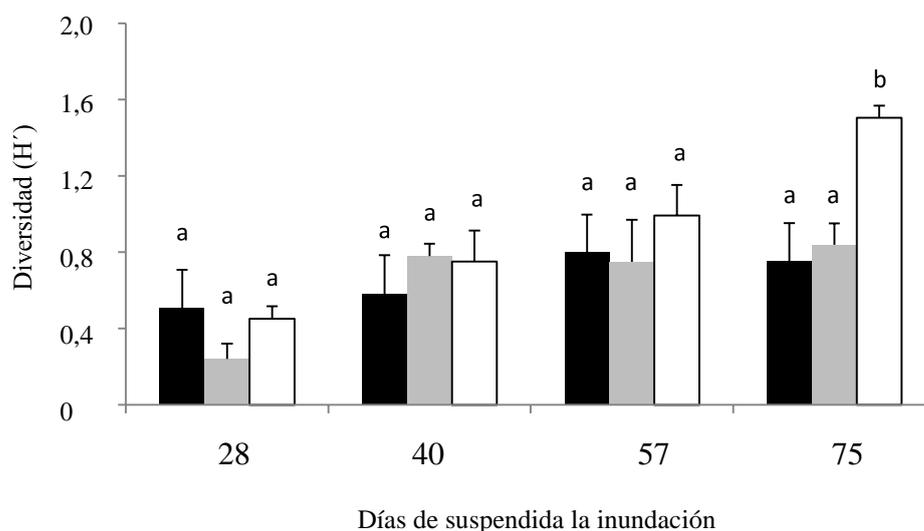


Figura 36. Diversidad de la comunidad de malezas luego del anegamiento.

Testigo: barras negras, 10 días inundado: barras grises y 20 días inundado: barras blancas. Cada observación corresponde a la media de 4 observaciones y las letras indican diferencias entre las condiciones de anegamiento en cada fecha ($p < 0,05$).

La composición florística de cada uno de los tratamientos 75 días después de suspendida la inundación se puede observar en la Fig. 37. La comunidad del tratamiento testigo se caracteriza por la presencia de *Diplotaxis tenuifolia*, *Chenopodium album* y *Cirsium vulgare*, mientras que la comunidad del tratamiento que permaneció 10 días inundada se caracterizó por la presencia de *Echinochloa crus-galli*, *Rumex crispus*, *Picris echiode*, *A. repens* y *Hoffmanseggia glauca*. Por su parte en la comunidad luego de 20 días de inundación se observó mayor presencia de *Poligonum*

aviculare, *Convolvulus arvensis*, *Rapistrum rugosum*, *Sonchus oleraceus*, *Carduus thoermeri* y *Beta vulgaris*.

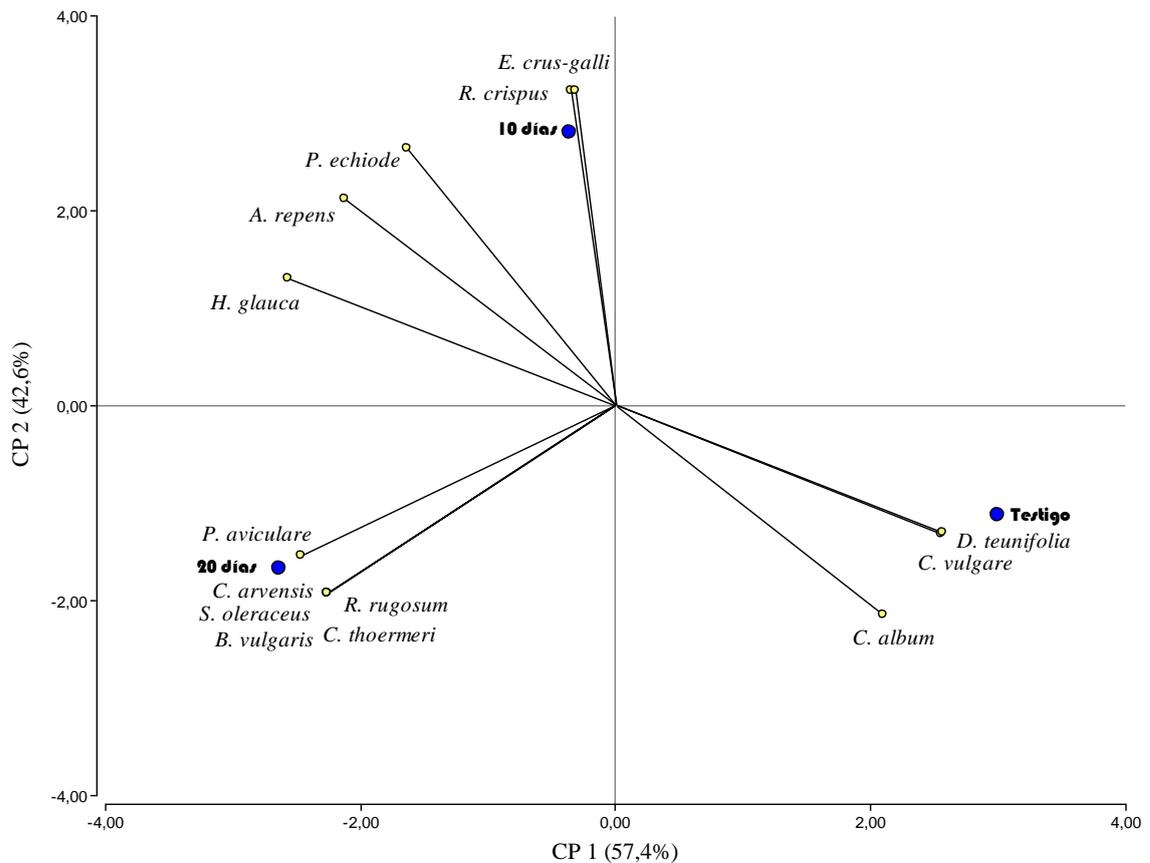


Figura 37. Composición de las comunidades de malezas 75 días después de la inundación. ACP de la diversidad de malezas. Testigo, 10 días y 20 días de inundación (azul). Cada dato corresponde al promedio de 4 relevamientos. Las malezas están expresadas según el porcentaje de cobertura del suelo por el índice de Braun Blanquet.

4.4.2.4.2. Similitud de dos comunidades de malezas

El índice de Jaccard reflejó un aumento en la similitud entre la comunidad de malezas del testigo y la que permaneció 10 días bajo inundación conforme se restablecían las condiciones de humedad en el suelo. Mientras que la comunidad que permaneció 20 días bajo inundación, la similitud con el testigo disminuyó en el tiempo debido principalmente a la aparición de otras especies en el tratamiento inundado (Tabla 11).

Tabla 11. Similitud de las comunidades de malezas entre poblaciones

Testigo (T) luego de los tratamientos de 10 y 20 días inundados. Comparación mediante el índice de Jaccard.

Días	T vs 10 días	T vs 20 días	10 vs 20 días
28	0,43	0,50	0,25
40	0,43	0,44	0,70
57	0,56	0,45	0,65
75	0,57	0,40	0,54

La inundación influye positivamente sobre la germinación de otras especies de malezas. Esto posiblemente se deba a que las condiciones de anegamiento del suelo influyen sobre la disminución de la latencia de semillas lo que ocasiona un aumento de la germinación.

4.5. Discusión

La inundación de poblaciones de *A. repens* al inicio del ciclo anual de crecimiento al estado de roseta, resultó ser efectiva a partir de los 15 días, con reducciones en la biomasa aérea total del 66 - 79 % para los tratamientos de 15 y 20 días respectivamente mientras que el efecto negativo sobre la biomasa subterránea fue de menor intensidad, con reducciones de 34- 61 % respectivamente. Estos resultados indican que al no haber diferencias en el valor absoluto de biomasa entre 15 y 20 días, se concluye que la inundación por 15 días y en estado de roseta es adecuada para reducir el banco de propágulos, al menos en una tercera parte al momento de finalizado el tratamiento.

Una respuesta similar se obtuvo cuando se inundó en estado de prefloración. En este caso, la reducción en la biomasa subterránea resultó ser de una mayor magnitud, dado que se alcanzaron disminuciones de 69 - 84 % para los tratamientos de 15 y 20 días de inundación respectivamente. En este estado el mayor efecto podría deberse, con alto grado de probabilidad, a que las condiciones de mayor temperatura intensificaron el metabolismo degradativo de las reservas de carbohidratos del sistema subterráneo, como respuesta a las condiciones de anegamiento asociadas a la falta en la disponibilidad de oxígeno en el suelo y dado que la planta se encuentra en activo crecimiento. Casierra-Posada y Gómez, 2008 reportaron resultados similares en plantas de *Furcraea castilla* y *F. macrophylla* bajo estrés por encharcamiento durante dos meses, estos autores concluyen que el encharcamiento provocó una reducción en la producción total de materia seca de las plantas evaluadas, en *F. macrophylla* la reducción fue del 38,9 % y para *F. castilla* fue de 48,0 % respectivamente a consecuencia de la inundación.

Si comparamos en valores absolutos de biomasa para *A. repens* en prefloración se llegó al mismo nivel de materia seca subterránea que el existente en estado de roseta. Dado el incremento de la biomasa subterránea que ocurrió en el testigo entre el estado de roseta y de prefloración, equivalente a un 67 % de aumento, se podría esperar una respuesta similar para las parcelas inundadas en estado de roseta, que pasarían de 0,35 a 0,59 g planta⁻¹. Siendo este valor similar al que se obtiene cuando la inundación se realiza en prefloración. Esta misma respuesta se observa en *Furcraea castilla* y *F. macrophylla*, las raíces se vieron menos afectadas por la inundación debido a la condición de anaerobiosis, la planta produjo raíces adventicias como respuesta al encharcamiento, mediante las cuales la planta tiene la posibilidad de tomar el oxígeno disuelto en la parte superior del perfil del suelo (Casierra-Posada y Gómez, 2008).

La inundación en plena floración ha sido efectiva en la reducción de la biomasa aérea desde los

10 días de tratamiento (39%), sin embargo el más alto porcentaje de reducción fue del 53 % para 15 y 20 días de inundación. Mientras que la biomasa subterránea, sin embargo, solamente se observó una reducción menor en comparación con el testigo entre 45-50 % a partir de los 15 días de inundación. Si bien se cita a *A. repens* como una especie que puede crecer y adaptarse a lugares húmedos, la anoxia como consecuencia de la saturación hídrica la afectaría negativamente. En consecuencia, la reducción en biomasa se observó con mayor intensidad a medida que la planta se hallaba en los estados fenológicos más avanzados de su ciclo biológico, posiblemente creciendo en presencia de las temperaturas más altas (diciembre a marzo): las temperaturas más elevadas que al comienzo de la brotación en agosto, podrían explicar la reducción de la respiración de suelos por parte de la microflora, agotando rápidamente el O₂ disponible en los suelos inundados. Jiménez *et al.* (2012) también manifiestan que la tasa respiratoria de las plantas se vería reducida en el ápice de las raíces en suelos anegados y que con temperaturas más bajas la difusión de oxígeno en el agua es más lenta, por lo que las plantas estarían menos activas biológicamente con el fin de minimizar los efectos negativos.

La inundación por 20 días en el estado de floración produjo cambios irreversibles en la producción de biomasa subterránea (observado en la figura 36), a los 40 días después de finalizada la inundación se observó que la biomasa subterránea de *A. repens* estaría conformada por nuevas plántulas originadas de semilla por lo que la inundación afecta positivamente el banco de semillas pero con una menor biomasa subterránea. Este efecto es muy importante de cara a la eficiencia de este tipo de manejo en el contexto de un programa de control de esta especie perenne.

La composición de la población testigo estuvo representada por plantas en estado de plena floración hasta principio de febrero en que comienza la senescencia, momento en el cual la planta reasigna sus recursos a la formación de estructuras de reserva subterráneas. La multiplicación vegetativa es la principal estrategia de ocupación del espacio y rebrote del siguiente ciclo en *A. repens* (Koloren *et al.*, 2008). La población inicial de *A. repens* en plena floración murió luego de 10 días de inundación, dando lugar al posterior rebrote de los rizomas y al reclutamiento de nuevas plantas a partir de semillas, observándose plantas tanto en estado de roseta perennizada como en pre floración al final de la experiencia en otoño.

En las parcelas bajo el tratamiento de 20 días de inundación el reclutamiento de nuevas plantas se observó 40 días después de suspendido el anegamiento a partir de semillas, estas nuevas plantas desarrollaron hasta los estadios de roseta perennizada y pre floración al final de la temporada. El reclutamiento de plantas originadas de rizomas fue importante luego del tratamiento de 10 días de

inundación y es coincidente con el desarrollo exponencial observado en el número de yemas como respuesta al anegamiento. En efecto, se sabe que el crecimiento clonal de *A. repens* es la base de mantenimiento de las poblaciones establecidas y el factor clave en el proceso de colonización y supervivencia de la población después de una perturbación (Jacobs y Denny, 2006). Sin embargo, con 20 días de inundación el reclutamiento de plantas clonales recién pudo concretarse cuando las plantas germinadas desde semilla perennizaron y comenzaron a desarrollar yemas esto posiblemente como un mecanismo de tolerancia a este tipo de estrés. Bezic (2010) observó un patrón similar de reclutamiento de plantas bajo condiciones de cultivo generados por un disturbio a consecuencia del laboreo de suelos. Esto también ocurre en otras especies como en *Conyza bonariensis* (Mellendorf, 2013) y *Poa annua* (Binkholder, 2011) que presentan un mecanismo de rebrote que les asegura la producción de semilla.

Los efectos de la inundación en la biomasa subterránea incremento exponencialmente el número de yemas y brotes siendo la principal vía reproductiva de esta maleza, también del número de plántulas originadas de semillas bajo esta condición de anegamiento fue importante cuando se inundó solo por diez días. Elpel, (2017) sostiene que las yemas formadas principalmente a nivel de la corona de los tallos en plantas perennes es la principal estrategia reproductiva constituyendo densos stands, además de permanecer conectados fisiológicamente a través de un sistema radicular, esto le permitiría a la planta adaptarse a condiciones adversas. Por otro lado Harper, (1977) y Czarneka (2008) afirman que *A. repens* es de origen clonal, presentando un desarrollo de ramets a nivel de organización de las poblaciones, esto son módulos de crecimiento producidos vegetativamente y que poseen un sistema radical y componentes aéreos. Por otro lado White, (1979); Watson (1980) y Harper (1981), afirman que la población puede contribuir sexualmente a su reproducción, pero esta vía es menos eficiente ya que sus semillas son poco viables bajo condiciones normales de crecimiento, por lo que no representaría un medio importante para la generación de nuevas plántulas.

Baker (1974) estableció que las malezas tienen características que le confieren mecanismos de regulación en la germinación del banco de semillas, permitiéndole de esta manera perpetuarse en el tiempo. Es probable que el mecanismo de regulación de la germinación de *A. repens* esté dado por la densidad de plantas establecidas, y por ello luego de la disminución en el número de plantas por efecto de la inundación estimuló la germinación y emergencia de un gran número de ellas. Es sabido que cada especie requiere de un conjunto de condiciones ambientales que posibilita el proceso de germinación (Bewley y Black, 1994; Baskin y Baskin, 1998) por lo que *A. repens* pudo haber experimentado condiciones favorables que estimularon la germinación del banco de semillas

luego de los tiempos de inundación, y cobrando importancia la reproducción sexual como una estrategia de la planta para restablecer la población original luego del efecto de la inundación.

En tal sentido es importante destacar que una de las líneas futuras de investigación sería ajustar el momento y el tiempo de inundación sobre lotes severamente infectados con *A. repens* con el objetivo de estimular el rebrote de yemas y propágulos desde el sistema rizomatoso y raíces gemíferas, como también la germinación del banco de semillas; para luego realizar el control químico de plántulas en los primeros estadios de desarrollo.

La inundación no fue el principal factor que explica la presencia de las diferentes especies en la comunidad de malezas del sitio experimental, sino prioritariamente parecería haber una respuesta asociada a la presencia de especies perennes competidoras, dentro de las cuales se encuentran *Acroptilon repens* y *Convolvulus arvensis* (Fig 37). La diversidad de las comunidades de malezas los primeros días de suspendida la inundación a campo fue similar a la de la comunidad testigo, sin embargo dos meses y medio después de suspendida la inundación de 20 días se observó un aumento en la diversidad de esa comunidad. Estos resultados podrían ser explicados por el efecto de la inundación sobre el banco de semillas del suelo, disminuyendo la latencia y posterior germinación de malezas. Estos mismos resultados fueron observados en plantas de *Leptochloa fusca* ssp. *uninervia* y *L. fusca* ssp. *fascicularis* sometidas a tres meses a condiciones de saturación hídrica. La inundación influyó positivamente sobre la posterior germinación de las semillas eliminando la latencia o quiescencia de las semillas (Kamoshita *et al.*, 2010; Valero y Gómez de Barreda, 2011).

Este aumento de diversidad es un efecto interesante para el agroecosistema dado que indica una menor dominancia. En condiciones de alta diversidad se puede alcanzar una mejor respuesta de las medidas de control de malezas en los agroecosistemas, habida cuenta que en general, cuando una especie tiende a ser dominante sería como consecuencia de tolerancia a las medidas de control. Storkey y Neve (2018) sostienen que aumentar la diversidad de malezas dentro del campo podría ser ventajoso tanto para la agronomía como para el medio ambiente y de que una comunidad más diversa será menos competitiva, menos propensa al predominio de herbicidas.

Marshall (1988) considera que las malezas normalmente se encuentran en manchones y se ajustan a una distribución binomial negativa. En tal sentido para los sitios inundados, el agrosistema se podría considerar estable dado que la diversidad fue más alta que el testigo a los 75 días luego de la inundación y no se evidenciaron especies dominantes y de difícil control. Al respecto, Matteucci y Colma (1982), señalan que a medida que una población madura su tipo de distribución varía: en un principio, y de acuerdo a la forma de reproducción de la mayoría de las especies, tienden a un

patrón de agregados. También Cardina *et al.* (1995) afirman que las especies que se reproducen vegetativamente tienden a formar patrones agregados, tal es el caso de *A. repens* que bajo condiciones normales de crecimiento forma manchones monoespecíficos (Dall Armellina y Zindahl, 1988).

La actividad microbiológica del suelo no resultó modificada por el tratamiento de inundación. Distintos trabajos indican que la respiración es un buen indicador de la calidad del suelo. Abril, (2003) indica que los procesos microbianos son indicadores tempranos de la calidad del suelo y pueden anticipar su degradación antes que los parámetros físicos o químicos. Entre estos procesos microbianos la respiración edáfica, la actividad deshidrogenasa y las bacterias fijadoras de nitrógeno han sido reconocidas como los parámetros más sensibles entre distintos parámetros microbiológicos y bioquímicos y entre estos se destacaron los nitrificadores, los celulolíticos y la respiración del suelo. En este caso, el hecho de que la inundación no afecte a la respiración del suelo es un indicador de que el tiempo de anegamiento no disminuye la actividad biológica y es por ello, que se observó la germinación de nuevas plantas de *A. repens* a partir de semillas.

La CE y el RAS de los suelos inundados disminuyeron un 65,6 y 52,8 % respectivamente. Estos resultados indican que inundar pocos días y con una lámina de agua de 10 a 15 cm la CE y la relación de adsorción de sodio disminuye, lo que representaría un efecto positivo en la calidad agrícola de los suelos hortícolas del Valle Inferior del Río Negro, esto es posible debido a que el Valle cuenta con una compleja red de canales y desagües, lo que le permite el drenado de excesos de agua. Gili *et al.* (2004) observaron en suelos muy salinizados por la actividad agrícola (Alto Valle de Río Negro y Neuquén) que el lavado realizado con sobre saturación de agua produjo cambios en las propiedades químicas, la conductividad eléctrica disminuyó desde 6,1 a 1,6 dS m⁻¹ y la concentración relativa de las sales disminuyó. Estos autores manifiestan que estas prácticas reducen el contenido de sales y la actividad de la fosfotriesterasa, dejando condiciones favorables para la agricultura. Contrariamente la FAO (1976) indica que la mayoría de los suelos irrigados en el mundo están expuestos al peligro de la salinización o sodificación y que más del 50% de estas tierras han sido dañadas por salinización secundaria. No obstante esto nos sugiere que de implementar la inundación como una técnica de control de malezas perennes, tenemos que considerar aquellos factores que permitan un buen drenado de los excesos hídricos.

4.6. Conclusiones

- La inundación redujo la biomasa aérea y subterránea de *A. repens* en los tres estadios fenológicos (roseta, prefloración y plena floración). En el estadio de plena floración la maleza presenta cierta tolerancia a medida que aumentan los días de anegamiento.
- El remanente de biomasa subterránea luego de la inundación, presenta una recuperación progresiva hasta el final del ciclo de la planta, independientemente de los días de inundación. El rebrote y producción de biomasa aérea fue mayor al testigo a partir de los 35 y 50 días luego de finalizados los tratamientos de 10 y 20 días de inundación respectivamente.
- No se observaron cambios en la riqueza de especies una vez finalizados los tratamientos de inundación en el estado fenológico de roseta. Mientras que en los tratamientos de inundación en pre y plena floración de *A. repens* la riqueza de especies fue menor con respecto al testigo.
- Al finalizar los períodos cortos de inundación, la diversidad en el estado fenológico de roseta de *A. repens* no se diferenció de los tratamientos de inundación, mientras que en los estados fenológicos de pre y plena floración fue menor que el testigo.
- La diversidad en las comunidades de malezas en los tratamientos de inundación aumentó con respecto al testigo a los 75 días de suspendido el tratamiento con 20 días de inundación.
- La similitud entre las comunidades de malezas del testigo con las del tratamiento de 10 días de inundación aumentó. Mientras que con la comunidad de malezas del tratamiento de 20 días de inundación la similitud disminuyó debido a la aparición de nuevas especies.
- Tanto el incremento de yemas y brotes como el número de plántulas a partir de semillas de *A. repens*, son importantes luego de los períodos de inundación. Por lo que pensar en un control químico con bajas dosis, cuando las plántulas se encuentren en sus primeros estadios de desarrollo, sería interesante de abordar en estudios posteriores.
- Los parámetros de calidad de los suelos inundados hasta los 20 días no se modificaron, conservando las características fisicoquímicas y biológicas iniciales.

CAPÍTULO 5

Control de *Acroptilon repens* con glifosato bajo condiciones de saturación hídrica

5.1. Introducción

Los herbicidas son productos químicos que interfieren en el crecimiento y desarrollo de una planta que se desarrollaron principalmente para el uso en la agricultura, la industria y en zonas urbanas. Su manejo requiere de conocimientos de la biología de malezas, para alcanzar un control eficiente y de bajo costo.

Desde la década de los cuarenta, los herbicidas han sido cada vez más sofisticados en cuanto al espectro y duración del período de control. Son aplicados extensivamente y probablemente el componente menos entendido de un sistema de manejo integrado de malezas (Baumann *et al.*, 1998). En la década del '60 Alley (1965) y Goodin y Becher (1967) recomendaban el uso de picloram (ácido 4-amino-3,5,6-tricloro-picolínico), uno de los herbicidas más efectivos para el control de especies latifoliadas y perennes. Este herbicida tiene una acción sistémica en los tejidos de las plantas, afectando de esta manera el crecimiento.

Los herbicidas más estudiados para el control de malezas perennes han sido el 2,4-D, dicamba, picloram y glifosato (Harrison y Peterson, 1991; Bedmar y Leaden, 1994) siendo utilizados principalmente en áreas no cultivadas o sobre rastrojo. Los factores ambientales contribuyen al grado de efectividad y control de las malezas, además del grado de absorción y transporte del herbicida a los sistemas subterráneos de las especies perennes (Weaver y Riley, 1982; Bedmar y Leaden, 1994).

El glifosato es uno de los herbicidas más usado en el control de malezas como barbecho químico, siendo un inhibidor de la biosíntesis de aminoácidos (N-fosfometilglicina). Actúa muy lento dentro de la planta, mientras que es translocado a todos los tejidos meristemáticos inhibiendo la 5-enolpiruvil shikimato-3-fosfato sintasa (EPSPS), enzima que actúa en la ruta del ácido shikímico afectando la síntesis de proteínas (Duke y Powles, 2008). Por sus propiedades no selectivas, fue usado al comienzo en áreas no cultivadas y en campos en barbecho, luego con el

desarrollo de nuevas tecnologías como la labranza mínima se incorpora el uso del glifosato como una práctica fundamental antes de la siembra (Dill *et al.*, 2010). Este herbicida no posee acción residual y en consecuencia no controla malezas que emergen luego de la aplicación y pueden incrementar el banco de semillas del suelo, por lo cual es recomendable la mezcla con otros herbicidas para aumentar la persistencia (Puricelli y Tuesca, 2005).

La eficacia del glifosato sobre el control de malezas en los barbechos es alta para la mayoría de las malezas, esto dependiendo de la dosis y el estado de desarrollo de las especies, en tal consecuencia Faccini y Puricelli (2007) determinaron que el estado fenológico para las malezas anuales determina el grado de efectividad de los herbicidas, por lo que el estado vegetativo y reproductivo sería el mejor momento para la aplicación de glifosato. También en malezas perennes, el establecimiento del momento crítico de supervivencia de la maleza ayuda a establecer el mejor momento del control químico, estos modelos están basados en el estudio de la dinámica poblacional vinculados a la actividad de yemas y de estructuras vegetativas (Puricelli y Faccini, 2009).

Existen muchos antecedentes en el control químico en *A. repens* con la aplicación de altas dosis de herbicidas. Laufenberg *et al.* (2005) recomiendan el empleo de combinaciones de productos herbicidas, por lo que los mejores resultados se han obtenido con la utilización de clopiralid y picloran con una reducción del 50% de los propágulos subterráneos. En el Valle Inferior de Río Negro se utilizan elevadas dosis herbicidas y que luego de repetidas aplicaciones (2-3 por año) logran una importante reducción de la maleza incluyendo la biomasa subterránea de rizomas (Bezic, 2010). En un sistema de manejos sustentable Ashton y Crafts (1981) recomendaron el uso de herbicidas sistémicos bajo condiciones de activo crecimiento de la maleza, dado que en esta etapa fenológica los productos herbicidas son translocados al sistema vegetativo subterráneo y en consecuencia aumentando la eficiencia del control. En este sentido también Vanlieshout y Loux (2000) sostienen que la efectividad del glifosato puede variar con el desarrollo de las malezas.

El movimiento descendente de asimilados ocurre a fines del verano para muchas especies vegetales, las aplicaciones herbicidas en estos momentos pueden aumentar la efectividad. El estado de desarrollo de las malezas, las tecnologías empleadas para su aplicación, los factores ambientales, momento de aplicación, como otros factores que influyen en la absorción, transporte y metabolismo de la planta durante la movilización de los productos herbicidas, esto puede determinar, limitar la acción y la efectividad de los mismos (Faccini y Puricelli, 2007; Stewart *et al.*, 2009).

Las bases del manejo integrado de malezas (MIM) se sostienen desde un análisis holístico e integral en contraposición al manejo de malezas desde una mirada de erradicación con altas dosis

herbicidas. Con este nuevo paradigma del manejo de malezas (MIM) surge la necesidad de desarrollar programas alternativos de manejo basados principalmente en los impactos ecológicos y sociales de determinadas prácticas. En tal sentido, el MIM se define como un proceso de toma de decisiones coordinando diferentes acciones tecnológicas y de menor impacto ambiental. Fernández *et al.* (2014) recomiendan el manejo integrado de malezas como un componente sinérgico que pueden aumentar la eficacia de tratamientos, comprendiendo la bioecología de las malezas para planificar el un manejo sustentable. El uso indiscriminado del glifosato no resuelve la problemática de la maleza, tampoco empleando nuevos productos herbicidas con otro modo de acción para asegurar el modelo productivo, muy por el contrario los nuevos avances en la investigación proponen el desarrollo de métodos no químicos, los que de adoptarse incrementarían la diversidad relativa del agroecosistema y por lo tanto su estabilidad y sustentabilidad contribuyendo así al sistema productivo agrícola (Papa y Tuesca, 2013).

Existen algunos antecedentes en el empleo de la inundación en combinación con el laboreo de suelos como una técnica de control de *A. repens* en lotes agrícolas del Valle Inferior del Río Negro (Dall Armellina e Iglesias, 1984), pero son muy escasos los trabajos que aplique el empleo de técnicas de control químico e inundación para el control de malezas perennes, por lo que en este capítulo planteo la necesidad de dilucidar y evaluar el uso del glifosato en combinación con tiempos mínimos de inundación en el manejo *A. repens*, con el objetivo de poder implementar técnicas alternativas para el control de malezas perennes de difícil control.

5.2. Objetivo

El objetivo de este trabajo fue evaluar la efectividad del glifosato en dosis crecientes y períodos cortos de inundación sobre una población de *A. repens* en tres estados fenológicos de roseta, prefloración y plena floración.

5.3. Metodología

Se realizaron dos ensayos, uno a campo y otro en macetas durante la temporada 2014- 2015. El primero se llevó a cabo en chacra de un productor “Eduardo Mina”, ubicado en la localidad de San Javier, en el Valle Inferior de Río Negro a 30 km de la ciudad de Viedma (40°45'00.5"S 63°12'43.2"O), en una parcela hortícola de 20 ha bajo riego. El lote no presentó antecedentes de laboreos en los últimos 10 años, por lo cual las condiciones iniciales de muestreo indican suelos poco trabajados. El suelo es franco arcilloso con pH de 7,80; CE de 2,96 dS m⁻¹; contenido de materia orgánica de 2,23 g (100g)⁻¹; fósforo 12,5 mg kg⁻¹; potasio 528,5 mg kg⁻¹ y nitrógeno 0,25 g (100g)⁻¹. El segundo ensayo fue conducido en macetas y bajo condiciones semicontroladas ubicado en instalaciones de la Universidad Nacional del Comahue.

5.3.1. Ensayo 1: a campo

Se seleccionaron cuatro parches con densidad uniforme de *A. repens* (63 pl m⁻²), en cada uno de los cuales se tomaron al azar cinco muestras de biomasa aérea y subterránea utilizando un marco metálico de 30 x 30 cm hasta una profundidad de 20 cm. En cada parche se eligieron tres sectores correspondientes a las evaluaciones en los estados fenológicos de roseta, prefloración y plena floración.

En este experimento se empleó un diseño factorial en bloques completos al azar (n =4), siendo el primer factor (H) la dosis del herbicida (glifosato 48%) con cuatro niveles: 0, 2, 4 y 8 L PC ha⁻¹. El segundo factor (I) fue el tiempo de inundación, realizada quince días después de aplicado el herbicida, con cuatro niveles: 0, 10, 15 y 20 días de inundación.

El herbicida fue aplicado con mochila de accionamiento manual a presión constante de 3 bares y con un caudal de 200 L ha⁻¹. La lámina de agua de inundación se mantuvo entre 3 - 5 cm, siendo aportada por un caudal de agua de 2 L s⁻¹ a través de un sifón desde la acequia.

Al final del experimento se determinó la biomasa subterránea de *A. repens* para los primeros 20 cm de profundidad y la biomasa aérea en el cuadrado de 0,09 m², en ambos casos bajo la forma de materia seca (60 °C por 72 horas).

5.3.2. Ensayo 2: en macetas

Se plantaron rizomas de 10 cm de longitud en macetas de 5 L y con suelo obtenido del sitio del primer experimento. Las plantas fueron conducidas en macetas hasta plena floración en donde se le aplicaron dosis crecientes de glifosato. A los 10 días luego del tratamiento herbicida las plantas fueron sometidas a inundación por 20 días. El diseño experimental empleado fue factorial completamente aleatorizado con 4 repeticiones, siendo el primer factor la dosis del herbicida (glifosato 48%) aplicado con mochila con un caudal de 200 L ha⁻¹ en tres dosis: 0, 2 y 4 litros PC ha⁻¹. El segundo factor fue el tiempo de inundación de las plantas: 0 y 20 días, luego de la aplicación de los tratamientos herbicidas.

La inundación consistió en colocar las macetas dentro de una pileta con una lámina de agua de 5 cm (Fig. 38). Finalizados los ensayos se evaluó:

- La biomasa subterránea y aérea de *A. repens*
- El número de yemas brotadas a la altura del cuello de cada planta

5.3.3. Análisis de datos

Se realizaron las pruebas de normalidad y homocedasticidad para las variables de biomasa analizadas en cada estado fenológico con el programa estadístico InfoStat versión 2015 (Di Rienzo *et al*, 2015). Cuando no se cumplieron estos supuestos los datos fueron transformados, en cada ensayo se informa la transformación empleada.

Para cada uno de los estados fenológicos (roseta, prefloración y plena floración) se realizó el análisis de las variables mediante ANOVA a dos vías de clasificación.

Factor 1: efecto dosis de glifosato

Factor 2: tiempo de inundación

Cuando se observó interacción se analizaron mediante ANOVA simple cada uno de los factores por separado (dosis de herbicida y tiempo de inundación). La medias de cada tratamiento fueron comparadas mediante test LSD con el programa estadístico InfoStat versión 2015 (Di Rienzo *et al*, 2015).



Figura 38. Plantas de *A. repens* bajo inundación en condiciones semi controladas

5.4. Resultados

5.4.1. Ensayo 1: a campo

Las variables de biomasa aérea y subterránea expresadas en mg planta^{-1} debieron ser transformadas para su análisis debido a que no cumplían con los supuestos para el análisis de ANOVA, las transformaciones fueron $\log(\text{BA}+60)$ y $\log(\text{BS}+20)$ respectivamente. La biomasa aérea presentó interacción al evaluar en forma conjunta el efecto de la dosis de herbicida y el período de inundación ($p = 0,041$), por lo tanto se comparó el efecto de las dosis de herbicida en cada tratamiento de inundación y luego el efecto del período de inundación en cada dosis de herbicida por el test de LSD ($p < 0,05$).

5.4.1.1. Roseta

5.4.1.1.1. Biomasa aérea

a. Testigo sin inundar: la aplicación de glifosato en plantas sin inundación redujo significativamente la biomasa aérea para todas las dosis. La biomasa del testigo fue de $2406 \pm 257 \text{ mg planta}^{-1}$ y de $352 \pm 42 \text{ mg planta}^{-1}$ promedio para las tres dosis de glifosato (Fig. 39 A).

b. 10 días de inundación: para las plantas que se aplicaron los tratamientos de glifosato y luego inundadas por 10 días se observó que para 4 y 8 L de PC fue diferente al testigo, con una biomasa aérea para el testigo de $1459 \pm 196 \text{ mg planta}^{-1}$ y de $307 \pm 44 \text{ mg planta}^{-1}$ para el promedio de 4 y 8 L PC ha^{-1} (Fig. 39 B).

c. 15 días de inundación: la biomasa aérea se redujo para las tres dosis herbicidas con respecto al testigo pero no se encontraron diferencias entre 2, 4 y 8 L PC de glifosato ha^{-1} , observando para el testigo una biomasa de $849 \pm 258 \text{ mg planta}^{-1}$ y de $249 \pm 33 \text{ mg planta}^{-1}$ en promedio para las tres dosis de glifosato (Fig. 39 C).

d. Para 20 días de inundación: la biomasa aérea se redujo solo con 8 L de PC de glifosato, siendo para el testigo de $582 \pm 287 \text{ mg planta}^{-1}$ y de $106 \pm 39 \text{ mg planta}^{-1}$ para la dosis de 8 L de PC ha^{-1} , mientras que con 2 y 4 L de PC ha^{-1} no se diferenció del testigo (Fig. 39 D).

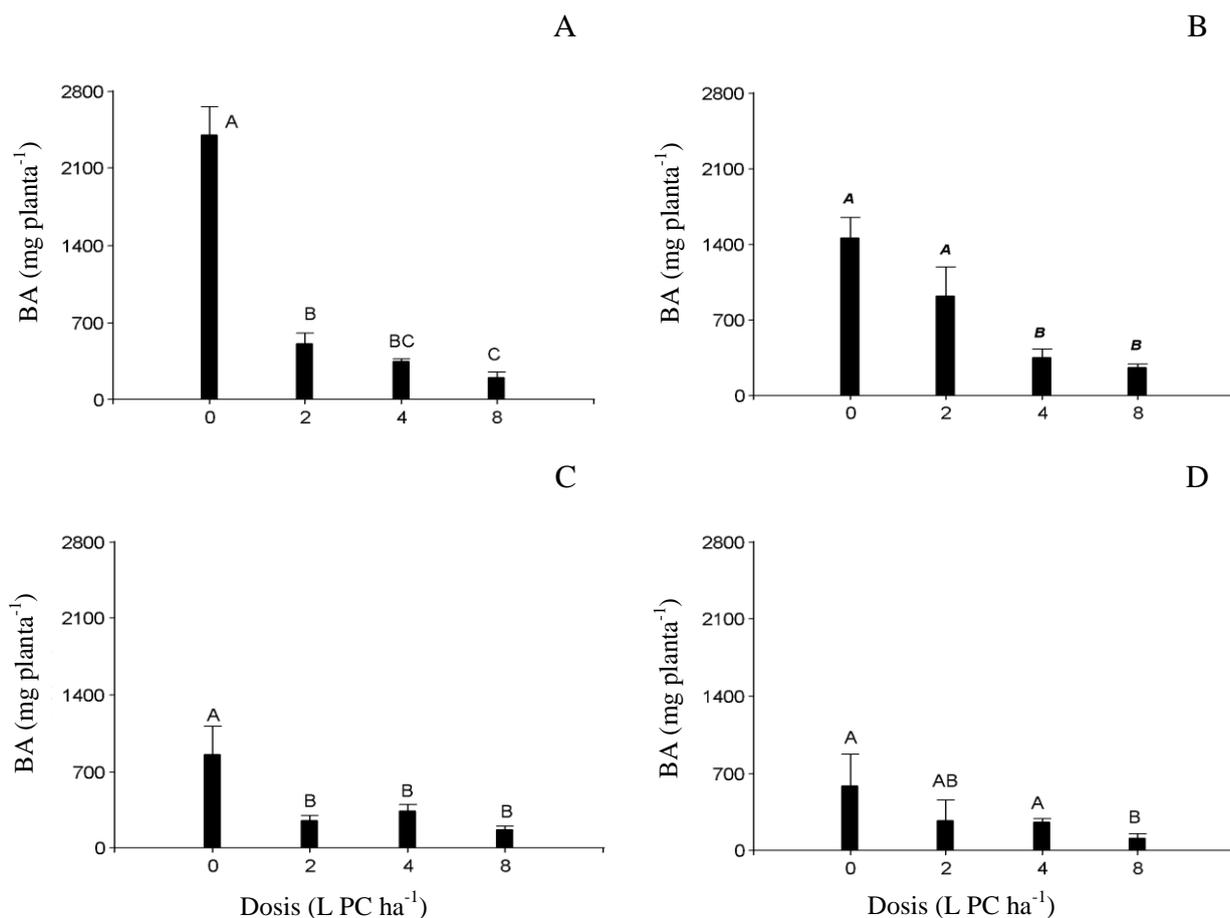


Figura 39. Efecto del glifosato sobre la biomasa aérea de *A. repens* en roseta con posterior inundación. Dosis crecientes de glifosato, luego sometidas a los períodos de inundación: A) 0 días; B) 10 días; C) 15 días y D) 20 días. Las barras corresponden a la biomasa aérea en mg pl⁻¹ promedio de 4 bloques y las líneas verticales representan el EE. Letras distintas indican diferencias según test LSD de la variable transformada por $\log(BA+60)$ ($p < 0,05$).

La biomasa aérea de las plantas en roseta disminuye progresivamente con el período de inundación, desde 2406 ± 257 mg planta⁻¹ para las testigo a 582 ± 287 mg planta⁻¹ al cabo de 20 días de inundación (Fig. 40 A)

La biomasa aérea de las plantas en estado de roseta con 2 L PC ha⁻¹ de glifosato se redujo respecto de la aplicación sin inundación al cabo de 15 días, alcanzando un desarrollo aún después de la aplicación del herbicida de 508 ± 58 mg plantas⁻¹, mientras que las plantas que además de recibir el herbicida permanecieron inundadas por 15 o 20 días en promedio fue de 256 ± 90 mg plantas⁻¹ (Fig. 40 B).

No se observó efecto de la inundación sobre la biomasa aérea cuando con 4 y 8 L PC ha⁻¹ de glifosato con un promedio de biomasa aérea de 331 ± 20 y 189 ± 25 mg plantas⁻¹ con cada una de las dosis respectivamente (Fig. 40 C y D).

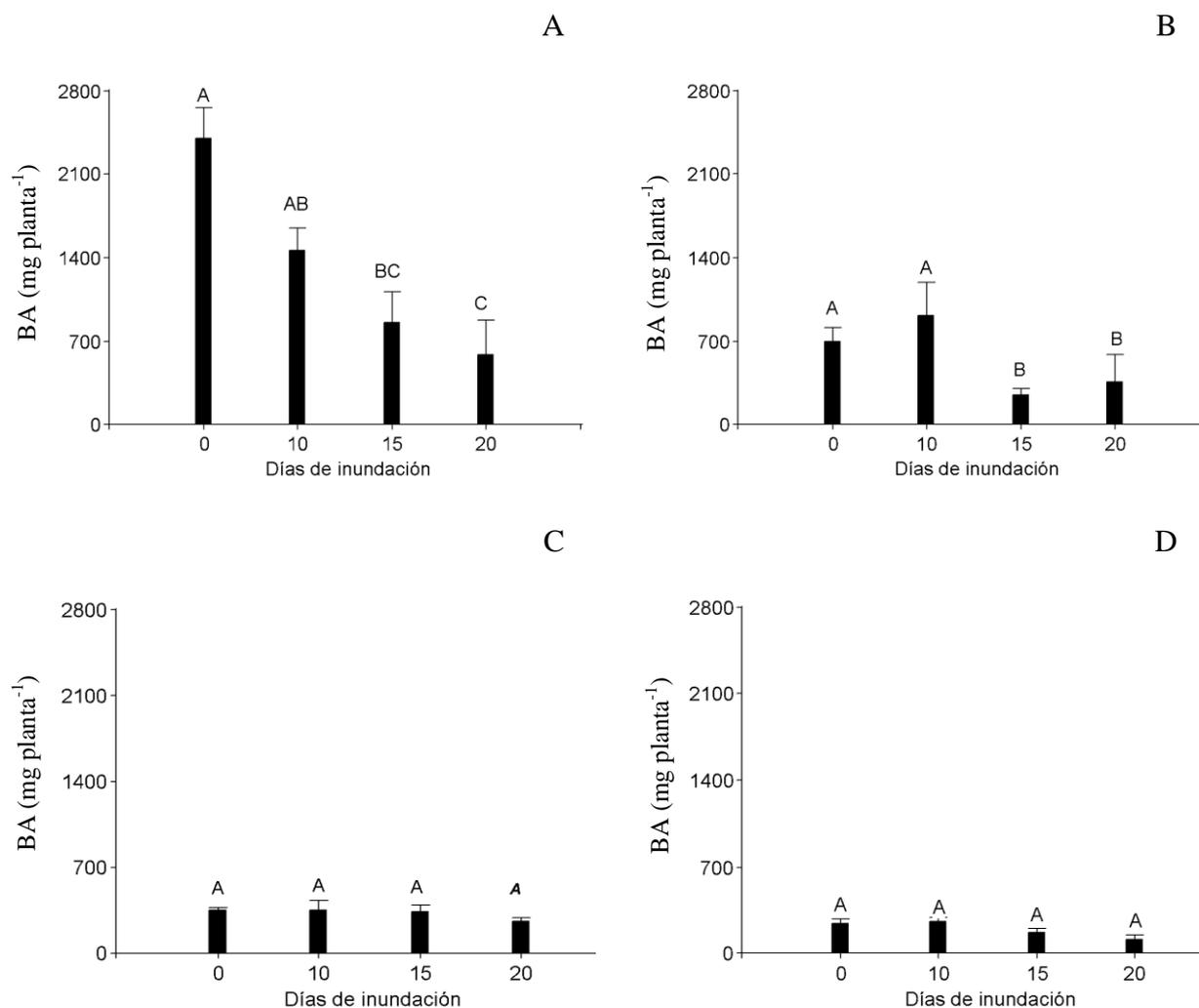


Figura 40. Efecto de la inundación en la biomasa aérea de *A. repens* en roseta tratadas con herbicida. Biomasa aérea luego de los períodos crecientes de inundación, en plantas tratadas con dosis del herbicida glifosato en dosis: (A: 0 L PC ha⁻¹; B: 2 L PC ha⁻¹; C: 4 L PC ha⁻¹ y D: 8 L PC ha⁻¹). Las barras corresponden a la biomasa en mg planta⁻¹ promedio de 4 bloques y las líneas verticales representan el EE. Letras distintas indican diferencias según test LSD de la variable transformada por log (BA+60) (p<0,05).

5.4.1.1.2. Biomasa subterránea

Las plantas en roseta no presentaron interacción al evaluar en forma conjunta el efecto de la dosis de herbicida y el período de inundación ($p = 0,329$), por lo tanto se realizó el análisis en forma conjunta para el efecto de las dosis de herbicida y el efecto del período de inundación mediante ANOVA y test de LSD ($p < 0,05$).

En la Tabla 12 se observa que el mejor control se obtuvo con 2 L PC ha⁻¹ de glifosato y luego inundadas por 20 días. Esto podría deberse a que con bajas dosis la planta se mantiene biológicamente activa, permitiendo de esta manera que el herbicida se transloque a los órganos reproductivos subterráneos, dejando a la maleza más susceptible a los tratamientos de inundación. No se observa un aumento de la efectividad del glifosato con la aplicación de las altas dosis (4 y 8 L

PC ha⁻¹) y luego la inundación, dado que la biomasa aérea de la planta fue afectada severamente por el herbicida por lo que posiblemente no pudo ser translocado a los órganos subterráneos.

Tabla 12. Efecto de la aplicación de herbicida e inundación sobre la biomasa subterránea de *A. repens* en roseta.

Comparación de medias de la biomasa subterránea transformada por log (BS+60) por test LSD ($p < 0,05$).

Período Inundación (días)	Dosis de glifosato (L PC ha ⁻¹)							
	0		2		4		8	
0	617	a*	420	bcd	342	cde	188	g
10	572	ab	500	abc	232	efg	195	efg
15	350	bcde	262	defg	187	efg	147	gh
20	312	cdef	82	h	175	fg	175	fg

*Los valores de biomasa subterránea corresponden al promedio de 4 plantas (mg planta⁻¹). Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos.

Respuesta de las plantas sin inundación posterior a las distintas dosis de glifosato: la biomasa subterránea se redujo con todas las dosis de herbicida respecto al testigo siendo la biomasa del testigo de 515 ± 48 mg planta⁻¹, la biomasa subterránea con 2 L de PC ha⁻¹ de 4 glifosato fue de 349 ± 33 mg planta⁻¹, mientras que la biomasa subterránea de las plantas con 4 y 8 L de PC ha⁻¹ fue similar con un valor medio de 225 ± 16 mg planta⁻¹ (Fig. 41).

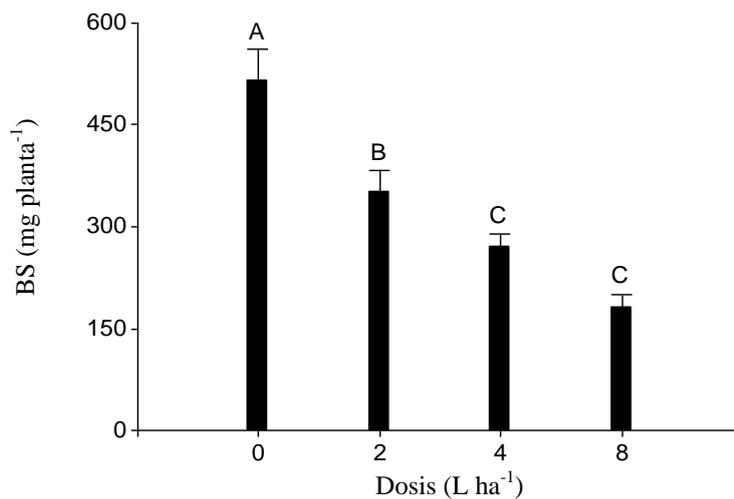


Figura 41. Efecto del glifosato sobre la biomasa subterránea de *A. repens* en roseta bajo inundación.

Biomasa subterránea (mg planta⁻¹) de plantas tratadas con dosis creciente el herbicida. Las barras corresponden al promedio de 4 bloques y los 4 tratamientos de inundación y las líneas verticales representan el EE (n = 16). Letras distintas diferencias según test LSD de la variable transformada por log (BS+20) ($p < 0,05$).

Efecto de la inundación independientemente de las dosis de glifosato: el período de inundación redujo la biomasa subterránea en roseta a partir de los 15 días de tratamiento. El valor medio de biomasa subterránea de las plantas sin herbicida y de las que recibieron 2 L PC ha⁻¹ de glifosato fue de 432 ± 31 mg planta⁻¹, mientras que aquellas que fueron inundadas por más de 15 días en promedio alcanzaron una biomasa subterránea promedio de 225 ± 16 mg planta⁻¹ (Fig. 42).

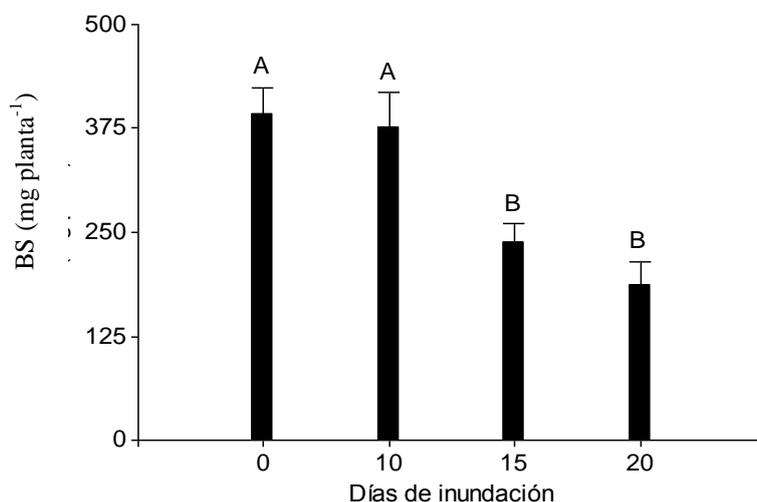


Figura 42. Efecto de la inundación sobre la biomasa subterránea de *A. repens* en roseta tratada con herbicida. Biomasa subterránea (mg planta⁻¹) luego de los períodos crecientes de inundación, en plantas tratadas con dosis creciente del herbicida glifosato. Las barras corresponden a la biomasa promedio de 4 bloques y los 4 tratamientos de herbicida; las líneas verticales representan el EE (n=16). Letras distintas indican diferencias según test LSD de la variable transformada por log (BS+20) (p<0,05).

5.4.1.2. Prefloración

La biomasa aérea y subterránea de las plantas en prefloración debió ser transformada debido a que no cumplían con los supuestos de normalidad y homocedasticidad para el análisis de ANOVA. Las transformaciones realizadas fueron log (BA+100) y log (BS+100) respectivamente.

5.4.1.2.1. Biomasa aérea

La biomasa en prefloración no presentó interacción con la dosis de herbicida ni el período de inundación (p = 0,582), por lo tanto se realizó el análisis en forma conjunta para el efecto de las dosis de herbicida y el efecto del período de inundación mediante ANOVA y test de LSD (p<0,05).

La biomasa aérea fue menor en todos los tratamientos donde se aplicó glifosato con respecto al testigo (2170 ± 356 mg planta⁻¹) independientemente del tiempo de inundación. Para la dosis de 2 L de PC ha⁻¹ de glifosato la biomasa aérea fue de 384 ± 75 mg planta⁻¹, mientras que la biomasa con las dosis de 4 y 8 L de PC ha⁻¹ de glifosato fue similar, en promedio de 124 ± 30 mg planta⁻¹ (Fig. 43).

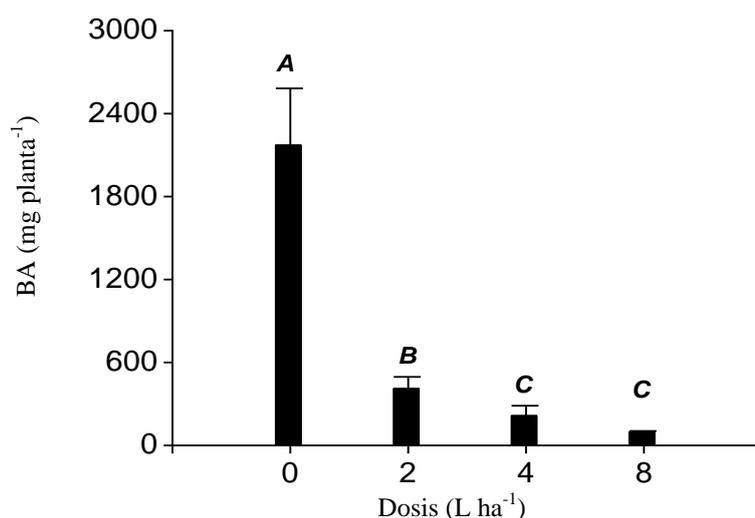


Figura 43. Efecto del herbicida sobre la biomasa aérea de *A. repens* en prefloración sometidas a inundación. Biomasa aérea (mg planta⁻¹) de plantas tratadas con dosis creciente del herbicida. Las barras corresponden al promedio de 3 bloques y los 4 tratamientos de inundación y las líneas verticales representan el EE (n = 12). Las letras indican diferencias según test LSD de la variable transformada por log (BA+100) (p<0,05).

Al analizar el comportamiento de la biomasa aérea con el tiempo de inundación independientemente de las dosis de herbicida se observa una disminución progresiva con el tiempo de inundación (p = 0,003). La biomasa de las plantas testigo fue de 1102 ± 226 mg planta⁻¹, mientras que para las plantas que estuvieron 20 días inundadas la biomasa aérea fue de 92 ± 48 mg planta⁻¹ (Fig. 44).

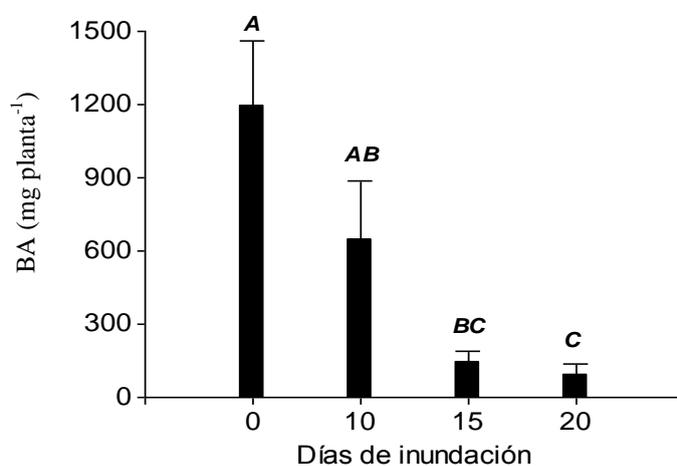


Figura 44. Efecto de la inundación sobre la biomasa aérea de *A. repens* tratadas con herbicida en prefloración. Biomasa aérea (mg planta⁻¹) luego de los períodos crecientes de inundación en plantas previamente tratadas con glifosato. Las barras corresponden a la biomasa promedio de 3 bloques y los 4 tratamientos de herbicida; las líneas verticales representan el EE (n=12). Letras distintas indican diferencias según test LSD de la variable transformada por log (BA+100) (p<0,05).

5.4.1.2.2. Biomasa subterránea

La biomasa subterránea en prefloración no presentó interacción con la dosis de herbicida ni el período de inundación (p=0,131), por lo tanto se realizó el análisis en forma conjunta para el efecto

de las dosis de herbicida y del período de inundación mediante ANOVA y test de LSD ($p < 0,05$).

La biomasa subterránea en prefloración fue menor con 4 L PC ha⁻¹ de glifosato con 15 y 20 días de inundación y 8 L PC ha⁻¹ de glifosato con 20 días de inundación, mientras que fue mayor con inundación por 10 días sin glifosato (Tabla 13).

Tabla 13. Efecto de la aplicación de herbicida e inundación sobre la biomasa subterránea de *A. repens* en prefloración.

Comparación de medias de la biomasa subterránea transformada por log (BS+100) por test LSD ($p < 0,05$).

Período Inundación (días)	Dosis de glifosato (L PC h ⁻¹)			
	0	2	4	8
0	1212 a	411 bc	153 ef	158 def
10	687 b	204 def	170 cde	87 efg
15	331 bcd	148 efg	0 h	63 gh
20	175 efg	144 fgh	0 h	0 h

* La biomasa subterránea corresponde al promedio de 4 plantas (mg planta⁻¹). Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos.

Efecto de las dosis de glifosato sobre la biomasa subterránea independientemente al período de inundación: biomasa subterránea en testigo fue de 804 ± 109 reduciéndose a 110 ± 16 mg planta⁻¹ promedio con 4 y 8 L de PC ha⁻¹ de glifosato (Fig.45).

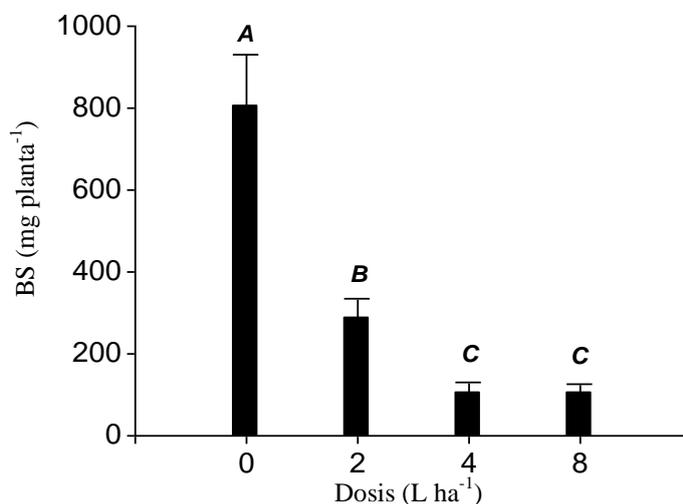


Figura 45. Efecto del herbicida sobre la biomasa subterránea de *A. repens* sometidas a inundación en prefloración.

Biomasa subterránea (mg planta⁻¹) de plantas tratadas con dosis crecientes de glifosato. Las barras corresponden al promedio de 3 bloques y los 4 tratamientos de inundación y las líneas verticales representan el EE (n = 12). Letras distintas indican diferencias según test LSD de la variable transformada por log (BS+100) ($p < 0,05$).

Efecto del período de inundación en la biomasa subterránea independientemente de las dosis de glifosato: con el aumento del período de inundación se observó una reducción progresiva de la biomasa subterránea de 483 ± 81 mg planta⁻¹ en el testigo a 79 ± 43 mg planta⁻¹ luego de 20 días de inundación (Fig. 46).

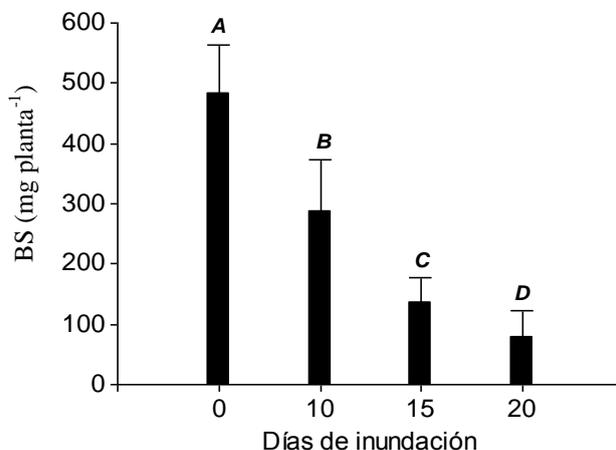


Figura 46. Efecto de la inundación sobre la biomasa subterránea de *A. repens* tratadas con herbicida en prefloración.

Biomasa subterránea (mg planta⁻¹) plantas tratadas con dosis creciente de glifosato y luego sometidas a períodos crecientes de inundación. Las barras corresponden a la biomasa promedio de 3 bloques y los 4 tratamientos de herbicida; las líneas verticales representan el EE (n=12). Letras distintas indican diferencias según test LSD de la variable transformada por log (BS+100) ($p < 0,05$).

5.4.1.3. Plena floración

5.4.1.3.1. Biomasa aérea

La biomasa aérea de los tratamientos con las plantas en plena floración cumplió con los supuestos de normalidad y homocedasticidad para el análisis de ANOVA por lo que no debieron ser transformados. En el ANOVA doble (herbicida x período de inundación) no se observó interacción ($p = 0,233$), por lo tanto se realizó el análisis en forma conjunta para el efecto de las dosis de glifosato y el efecto del período de inundación mediante test de LSD ($p < 0,05$).

Efecto de las dosis de glifosato sobre la biomasa aérea independientemente del tiempo de inundación: se observó que todas las dosis de glifosato redujeron la biomasa aérea ($p = 0,366$), sin diferencias entre ellas, siendo la biomasa del testigo de 3617 ± 310 mg planta⁻¹ y para el promedio de las tres dosis de 2430 ± 114 mg planta⁻¹ (Fig. 47).

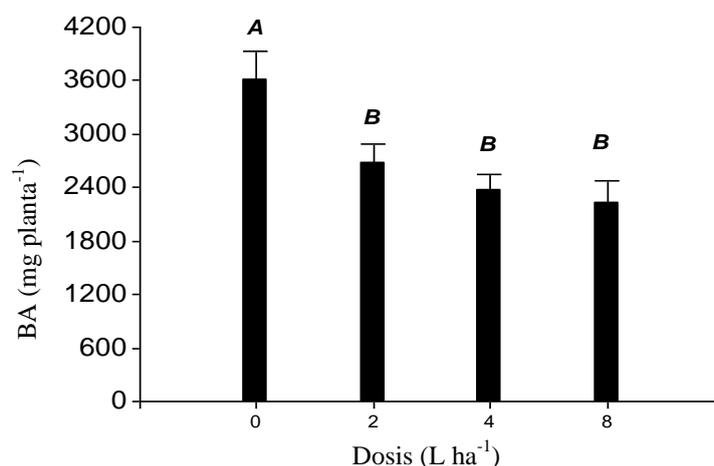


Figura 47. Efecto del herbicida sobre la biomasa aérea de *A. repens* sometidas a inundación en plena floración. Biomasa aérea (mg planta⁻¹) de plantas tratadas con dosis creciente de glifosato. Las barras corresponden al promedio de 4 bloques y los 4 tratamientos de inundación y las líneas verticales representan el EE (n = 16). Las letras indican diferencias según test LSD de la variable (p<0,05).

Independientemente de la dosis de herbicida, la biomasa se redujo en todos los tratamientos de inundación con respecto al testigo. No se encontraron diferencias entre los días de inundación, siendo la biomasa del testigo de 3352 ± 212 y de 2141 ± 118 mg planta⁻¹ para el promedio de 10; 15 y 20 días de inundación (Fig. 48).

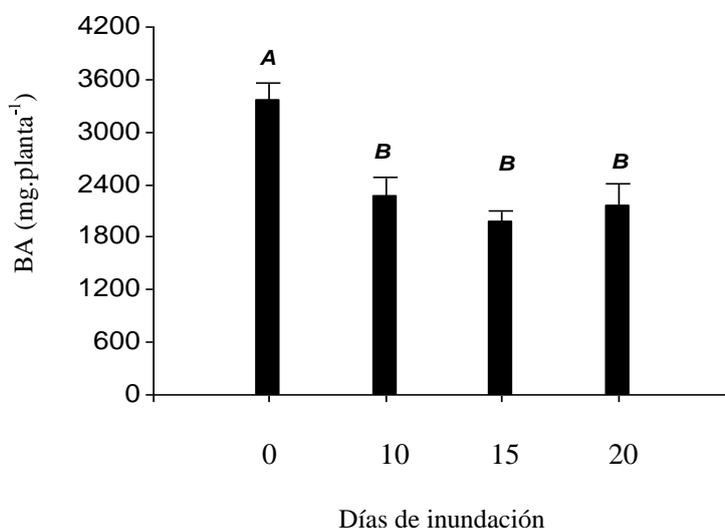


Figura 48. Efecto de la inundación sobre la biomasa aérea de *A. repens* tratadas con herbicida en plena floración. Biomasa aérea (mg planta⁻¹) luego de los períodos crecientes de inundación en plantas tratadas con dosis creciente de glifosato. Las barras corresponden a la biomasa promedio de 4 bloques y los 4 tratamientos de herbicida; las líneas verticales representan el EE (n=16). Letras indican diferencias según test LSD de la variable (p<0,05).

5.4.1.3.2. Biomasa subterránea

La biomasa subterránea de los tratamientos con las plantas en plena floración debió ser transformada debido a que no cumplían con los supuestos de normalidad y homocedasticidad para el análisis de ANOVA, la transformación fue por el log (BS+230). El análisis de ANOVA doble (dosis de herbicida x período de inundación) de la biomasa subterránea de las plantas en plena floración no presentó interacción ($p = 0,578$), por lo tanto se realizó el análisis en forma conjunta para el efecto de las dosis de herbicida y el efecto del período de inundación mediante test de LSD ($p < 0,05$).

El mejor controlaron la biomasa subterránea en plena floración se logró con 4 u 8 L PC ha⁻¹ de glifosato y 10 días de inundación, mientras que el menor control se obtuvo 2 L PC ha⁻¹ de glifosato (Tabla 14).

Tabla 14. Efecto de la aplicación de herbicida e inundación sobre la biomasa subterránea de *A. repens* en plena floración.

Período Inundación (días)	Dosis de glifosato (L PC ha ⁻¹)			
	0	2	4	8
0	1108 a	999 ab	812 abc	617 cde
10	542 cde	378 ef	240 f	291 f
15	640 bcde	710 abcd	432 def	448 def
20	646 bcde	722 abcd	381 ef	543 cde

* La biomasa subterránea corresponde al promedio de 4 plantas (mg planta⁻¹). Comparación de medias de la biomasa subterránea transformada por log (BS+230) por test LSD ($p < 0,05$). Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos.

Efecto de las dosis de glifosato sobre la biomasa subterránea e independientemente del tiempo de inundación: la biomasa subterránea se vio afectada negativamente ($p = 0,014$) a partir de las dosis de 4 y 8 L PC ha⁻¹, siendo la biomasa del testigo 859 ± 79 mg planta⁻¹ y de 518 ± 49 mg planta⁻¹ para el promedio de 4 y 8 L PC ha⁻¹ (Fig. 49).

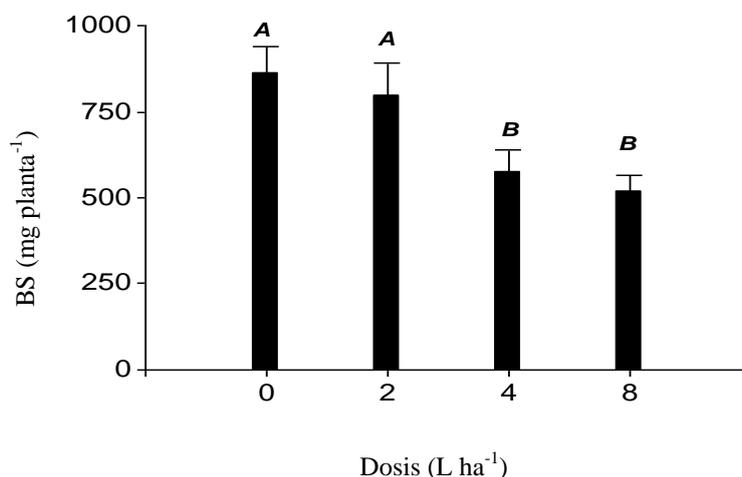


Figura 49. Efecto del herbicida sobre la biomasa subterránea de *A. repens* sometidas a inundación en plena floración

Biomasa subterránea (mg planta⁻¹) tratadas con dosis creciente de glifosato. Las barras corresponden al promedio de 4 bloques y los 4 tratamientos de inundación y las líneas verticales representan el EE (n = 16). Letras distintas indican diferencias según test LSD de la variable transformada por log (BS+230) (p<0,05).

Cuando se analizó el tiempo de inundación luego de la aplicación del glifosato e independientemente de la dosis de herbicida: el anegamiento luego del tratamiento con glifosato redujo la biomasa de 889 ± 62 mg planta⁻¹ en las plantas sin inundar a 561 ± 34 mg planta⁻¹ promedio de 15 y 20 días de anegamiento (36,9 %) (p = 0,0006). En el tratamiento de 10 días de inundación se observó una biomasa subterránea menor que en el resto de los tratamientos lo que podría deberse a errores involuntarios en el procesamiento de las muestras (Fig. 50).

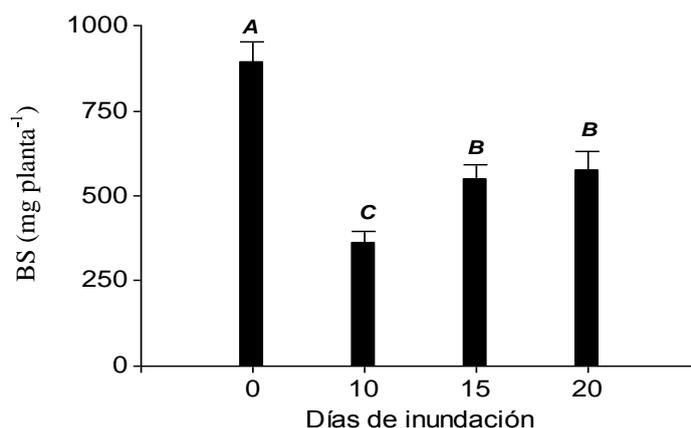


Figura 50. Efecto de la inundación sobre la biomasa subterránea de *A. repens* tratadas con herbicida en plena floración.

Biomasa subterránea (mg planta⁻¹) luego de períodos crecientes de inundación en plantas tratadas con dosis creciente de glifosato. Las barras corresponden a la biomasa promedio de 4 bloques y los 4 tratamientos de herbicida; las líneas verticales representan el EE (n=16). Letras distintas indican diferencias según test LSD de la variable transformada por log (BS+230) (p<0,05).

5.4.2. Ensayo 2: en macetas

La biomasa aérea y subterránea de *A. repens* en plena floración en maceta cumplió con los supuestos de normalidad y homocedasticidad para el análisis de ANOVA, por lo que no debieron ser transformados. En el ANOVA doble (dosis de herbicida x inundación) se observó interacción ($p= 0,0003$ y $p < 0,0001$), de la biomasa aérea y subterránea respectivamente), por lo tanto se realizó el test de comparación de medias (LSD) de todos los tratamientos por separado ($p<0,05$).

5.4.2.1. Dosis creciente de glifosato e inundación

5.4.2.1.1. Biomasa aérea

Con 20 días de inundación la biomasa aérea se redujo de 4058 ± 183 mg maceta⁻¹ sin herbicida a 1202 ± 419 mg maceta⁻¹ con 4 L PC ha⁻¹ de glifosato (Fig. 51).

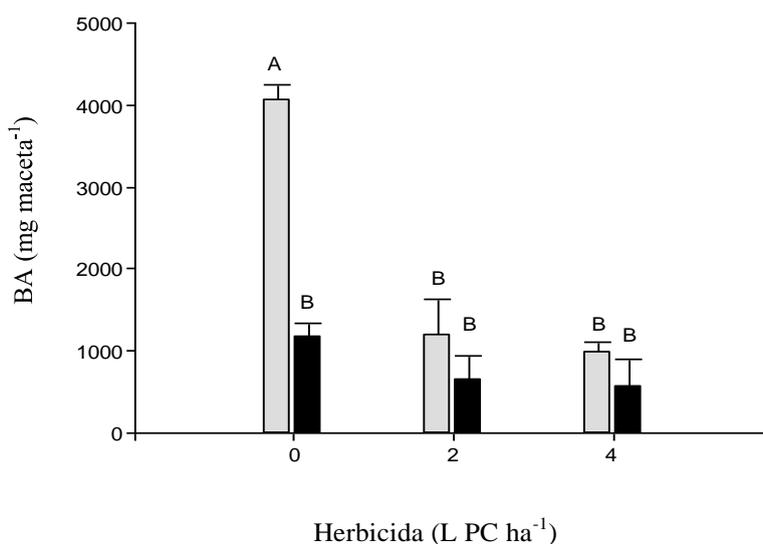


Figura 51. Efecto de la aplicación de herbicida y luego inundación sobre la biomasa aérea de *A. repens* en plena floración.

Biomasa aérea (mg maceta⁻¹) de plantas tratadas con dosis creciente de glifosato. Barras grises representan plantas testigo. Barras negras corresponden a plantas inundadas por 20 días. Las líneas verticales representan el EE (n=4). Letras distintas indican diferencias según test LSD de la variable ($p<0,05$).

5.4.2.1.2. Biomasa subterránea

Con 20 días de inundación la biomasa subterránea se redujo en un 76 % sin tratamiento químico previo (Fig. 52). El mismo porcentaje de reducción se observó con la aplicación de 2 y 4 L PC ha⁻¹ sin inundación. La aplicación de 2 L PC ha⁻¹, e inundación por 20 días redujo la biomasa

subterránea en un 64 %, respecto de las plantas tratadas con herbicida pero sin inundar y del 94 % respecto de las plantas sin tratamiento alguno. Mientras que para la aplicación de 4 L PC ha⁻¹ la reducción en biomasa luego de 20 días de inundación fue del 59 % entre las plantas que recibieron la aplicación del glifosato (Fig. 52). Al combinar la aplicación de glifosato con el tratamiento de inundación posterior se observa un efecto aditivo en el control de la biomasa subterránea.

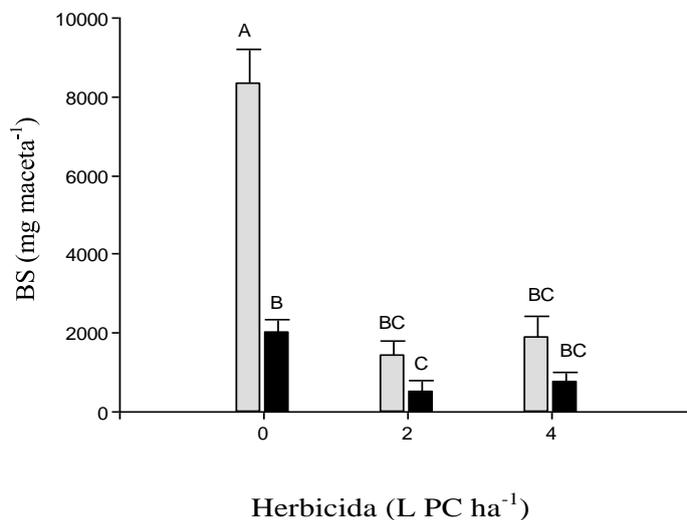


Figura 52. Efecto de la aplicación de herbicida y luego inundación sobre la biomasa subterránea de *A. repens* en plena floración.

Biomasa subterránea (mg maceta⁻¹) de plantas tratadas con distintas dosis de glifosato. Barras grises = sin inundación. Barras negras = inundadas por 20 días. Las líneas verticales representan el EE (n=4). Letras distintas indican diferencias según test LSD de la variable (p<0,05).

5.4.2.1.3. Propágulos en la biomasa subterránea

Las plantas inundadas desarrollaron un alto número de yemas tanto en la base de la planta a nivel del cuello como en el sistema de rizomas. El análisis de componentes principales de esta variable evidenció una asociación de los tratamientos menos eficaces (glifosato solo o dosis baja de glifosato más inundación) que en el transcurso de 20 días desarrollaron un gran número de yemas, lo que no es característico en este estado fenológico (testigo con o sin inundación). En cambio, la dosis mayor de glifosato (4 L PC ha⁻¹) e inundación posterior produjo muerte total de las plantas sin el consiguiente desarrollo de yemas (Fig. 53).

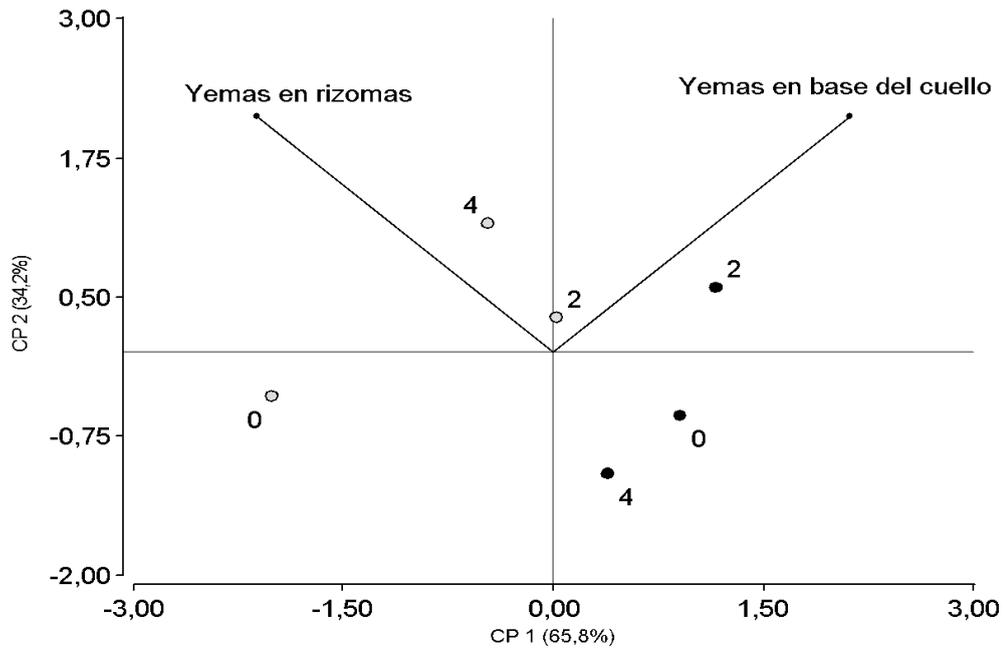


Figura 53. Efecto en la formación de yemas de *A. repens* tratado con glifosato e inundación en plena floración. ACP a partir del número de yemas en el sistema de rizoma y número de yemas en la base del cuello de la planta. Los puntos representan el promedio de 4 macetas, el número identifica la dosis de glifosato en L PC ha⁻¹. El color gris corresponde al control sin inundación y los puntos negros al tratamiento de 20 días de inundación.

5.5. Discusión

En roseta, la reducción de biomasa aérea de *A. repens* fue mayor cuando se empleó la mayor dosis de glifosato. La reducción de biomasa fue significativa a partir de los 2 L PC ha⁻¹ y el mayor efecto negativo se observó con 8 L PC ha⁻¹ con un remanente de biomasa de 200 mg MS planta⁻¹. Por otro lado, la biomasa subterránea cuando se aplicó 2 y 4 L PC ha⁻¹ se redujo un 31,9 y 44,5 % respectivamente y al duplicar la dosis a 8 L PC ha⁻¹ la reducción fue del 69,5%. Aún con la dosis mayor queda un remanente de biomasa de 200-290 mg MS planta⁻¹ por lo que es probable que se observe brotación de plantas en poco tiempo.

La aplicación del glifosato en prefloración determinó una reducción significativa de la biomasa aérea a partir de los 2 L PC ha⁻¹. Sin embargo aún con la dosis de 8 L PC ha⁻¹ quedó un remanente de biomasa aérea de 100-200 mg MS planta⁻¹. El mismo patrón de respuesta se observó para el efecto sobre la acumulación de biomasa subterránea, quedando un remanente de aproximadamente 150 mg MS planta⁻¹ con las dosis más altas.

En plena floración, el efecto del herbicida fue distinto a los dos estados fenológicos descriptos anteriormente. La reducción de la biomasa aérea en plena floración fue del 33%, sin diferencias en control para el rango 2-8 L PC ha⁻¹ con un remanente de biomasa de 2400 mg MS planta⁻¹ en promedio. Por otro lado, la biomasa subterránea no se redujo de forma significativa al aplicar las dosis de glifosato de 2 y 4 L PC ha⁻¹. Con la aplicación de 8 L de PC ha⁻¹ se observó una reducción del 44,3 %.

La respuesta de *A. repens* a las aplicaciones de glifosato fue diferente en las distintas etapas fenológicas evaluadas. Las plantas en los estados más avanzados del desarrollo requirieron de mayores dosis para un mismo porcentaje de reducción de biomasa subterránea. Sin embargo, debido al mayor desarrollo de las plantas, iguales porcentajes mantienen un mayor remanente de materia seca en valor absoluto, asociado a una mayor posibilidad de rebrote. Estos resultados, confirman lo observado por Bezic (2011) estableciendo que la mayor efectividad del glifosato fue en la etapa de crecimiento de elongación caular de la maleza y con dosis crecientes del herbicida. En todos los casos se observaron un remanente de biomasa subterránea importante (500 mg MS planta⁻¹) luego de las aplicaciones de glifosato, lo que constituye una oportunidad potencial para la reconstitución de los niveles iniciales de enmalezamiento de la población en un corto plazo.

El uso del glifosato para el control de *A. repens* es el más extendido, aunque con una eficiencia de control de la biomasa subterránea menor al 50 % (Laufenberg *et al.*, 2005). También se evidencia con estos resultados que la efectividad del glifosato para el control de *A. repens* está fuertemente influenciada por el estado fenológico, coincidentemente se verifica que esto mismo ocurre para el control de *Euphorbia dentata* L. en que la eficacia del glifosato disminuyó cuando las aplicaciones se realizaron en los estadios fenológico más avanzado, esto probablemente debido a una mayor deposición de ceras, cutinas y un mayor espesor cuticular por lo que es necesario utilizar dosis más altas para lograr la misma efectividad que en los estados vegetativos iniciales de la especie (Juan *et al.*, 2006). Al respecto Prince, (1982) manifiesta que el grado de respuesta de las malezas al control químico tendría una relación con las características de las hojas, la cutícula, con las propiedades químicas del producto y su influencia en cuanto a la velocidad de absorción, determinando finalmente la eficacia de control. En este mismo sentido, diversos autores manifiestan que a medida que las malezas aumentan de tamaño, se vuelven menos susceptibles a los herbicidas (Devlin *et al.*, 1991, Klingaman *et al.*, 1991, Blackshaw y Harker, 1997).

Se ha visto hasta aquí que las dosis herbicidas y el estadio fenológico de la maleza determinan el grado de efectividad de control. En consecuencia surge la pregunta ¿el grado de efectividad de los herbicidas podría ser incrementado cuando se aplican en forma conjunta con otras técnicas de control? Autores ya en la década pasada, sostenían un cambio de paradigma que permite analizar e implementar estrategias para el manejo integrado de malezas (MIM) teniendo en cuenta algunos ejes estratégicos, a) el aumento de la eficiencia de uso de los herbicidas tiende a un aumento de la eficacia y reducción de las dosis empleadas b) la sustitución y/o combinación sinérgicas con métodos alternativos o complementarios a los herbicidas (Ennis, 1977; Allen y Bath, 1980; Baldwin y Santelman, 1980; Blair y Parochetti, 1982).

Por tales motivos, en este estudio se pone en evidencia la acción conjunta de dos técnicas de control: herbicida e inundación. Así, cuando las plantas de *A. repens* fueron inundadas luego de los tratamientos con glifosato en roseta, la mayor reducción de biomasa aérea fue observada con la aplicación de 2 L PC ha⁻¹ y luego inundación por 15 días (58% de reducción), por lo que mayores dosis de glifosato no aumentaron la efectividad del control. Los efectos de la inundación en roseta sobre la biomasa subterránea luego la aplicación de las dosis del herbicida e independientemente a las dosis fue del 42,8 % de reducción y del 73 % con la dosis 2 L de PC ha⁻¹.

En el MIM en prefloración de *A. repens* se observó una reducción del 92 % de biomasa aérea y del 100 % de la biomasa subterránea al aplicar 4 L PC ha⁻¹ de glifosato seguido de inundación por

15 días. La mayor efectividad se observa en prefloración. Mientras que en plena floración la reducción de biomasa aérea alcanzó el 36 % y la biomasa subterránea se redujo en un 78,3 %, con la aplicación de 4 L PC ha⁻¹ y luego 10 días de inundación. Tan sólo por inundar 10 días luego del control químico se incrementó la efectividad en un 70,4%.

Se observó una acción sinérgica en el control de *A. repens* al inundar luego de las aplicaciones de glifosato. Debido a que en todos los casos ensayados inundar 15 a 20 días luego de la aplicación del herbicida, redujo significativamente la biomasa. En los ensayos conducidos en macetas se observó un efecto aditivo de ambos métodos de control, por lo que de todas maneras, la inundación evidencia un mejoramiento de la eficacia del herbicida en ambos ensayos. Sin embargo, las diferencias significativas en el MIM en estado de roseta y plena floración el remanente de propágulos es una fuente potencial de infestación en el corto plazo. Por lo que es importante tener conocimiento del remanente al momento de pensar en un programa de manejo a largo plazo.

Existe un riesgo en el uso de bajas dosis de glifosato seguido de inundación ya que la planta genera un gran número de yemas en la base de manera sub superficial que reconstituirían la población inicial. Mientras que con la aplicación de dosis intermedias (4 L PC ha⁻¹ y luego 20 días de inundación) la formación de yemas fue menor. En síntesis, en todos los casos evaluados la inundación mejora la eficacia del herbicida, tanto a campo como en los ensayos conducidos en macetas. Esquercia *et al.* (2011) observaron que con bajas dosis de glifosato en combinación con cultivos supresores (soja transgénica resistente a glifosato), fue más efectivo el control de *A. repens*. La efectividad del glifosato pudo haber estado influenciada por el canopeo del cultivo, disminuyendo la incidencia lumínica a la maleza y como respuesta se observó un incremento del área foliar dejando la planta más sensible a las aplicaciones del herbicida.

En otras especies perennes se observa el mismo patrón de comportamiento cuando se combinan técnicas de control. Guglielmini *et al.*, (2018) en *Cynodon dactylon* determinaron que la eficacia del herbicida aumentó cuando se realizaron los tratamientos en el período crítico de la maleza, coincidente con el momento más sensible de la especie a algún tipo de disturbio, el que fue determinada mediante un modelo térmico y que coincide con el inicio de la formación de brotes. También en *A. repens* se identificó el período crítico de mayor susceptibilidad al control mediante los períodos mínimos de inundación y el estado fenológico del crecimiento más sensible para el control de esta especie. Chaves *et al.*, (2001) identificaron en *Convolvulus arvensis* el momento más sensible para su control, encontrando que con bajas dosis de glifosato en combinación con laboreos mecánicos en plena floración pudieron controlar los propágulos subterráneos de la maleza.

En todos los casos ensayados para el control de *A. repens*, la inundación evidencia un aumento de la eficacia del glifosato, principalmente en el estado fenológico de prefloración. Los efectos complementarios de las dos técnicas de control empleadas en este estudio y sus implicancias, exceden los objetivos de esta tesis, en tal sentido (Ferrell *et al.* 1995, Benz *et al.* 1999; Graham y Johnson 2004) plantean un nuevo paradigma de manejo integrado de malezas, combinando métodos de control, por lo que la inundación podría ser considerado una alternativa viable a ser utilizada en sistemas bajo riego.

5.6. Conclusiones

- Las plantas de *A. repens* presentan una mayor susceptibilidad a bajas dosis de glifosato en los primeros estadios de la maleza de manera diferencial, siendo la biomasa aérea en roseta la que presentó mayor reducción, mientras que en pre floración la biomasa subterránea presenta el mayor efecto negativo sobre el desarrollo, aumentando el grado de control.
- La acción de los tratamientos de glifosato y tiempos cortos de inundación fue más efectiva que cada uno de los métodos de forma individual, permitiendo mantener la efectividad del glifosato con dosis menores.
- Altas dosis de glifosato y períodos de inundación más largos afectan la composición florística, predominando especies de más difícil control.

CAPÍTULO 6

6.1. Consideraciones finales

Las respuestas de *A. repens* y los efectos negativos frente al disturbio impuesto por el glifosato, seguido de tiempos cortos de inundación observado en este estudio, constituyen un aporte importante para pensar en un manejo integrado de malezas (MIM). Liebman y Davis, (2000); Dall armellina *et al.*, (2014) sostienen que una estrategia efectiva en el control de malezas a largo plazo está fundamentada en los conceptos ecológicos basados en la diversificación del disturbio potenciando los procesos que controlan el tamaño de la comunidad de malezas. Muy pocos estudios hasta la fecha han abordado el manejo de esta malezas enfocados en los conceptos agroecológicos, muy por el contrario a dominado el paradigma de la simplicidad y del control con altas dosis de herbicidas impuestas en los años '90 con la introducción de la soja resistente al glifosato (Fernández *et al.*, 2014).

En esta tesis fueron abordados diversos estudios tendientes al manejo de *A. repens* integrando técnicas de control químico y periodos cortos de inundación. Se identificó el periodo de inundación más sensible de la especie. Los resultados obtenidos demuestran que la reducción de la población de *A. repens* con períodos cortos de inundación resultó más efectiva cuando se realizó luego de la aplicación de glifosato en prefloración. Los resultados a campo dejaron en evidencia que existe sinergia al implementar dos técnicas de control: aplicación de glifosato y luego inundación. De esta manera se acepta la hipótesis general planteada en el capítulo 1 “*La reducción de biomasa de A. repens es mayor cuando la aplicación de glifosato es seguida de un período corto de inundación en plena floración, actuando ambos tratamientos en forma sinérgica*”. Esta hipótesis se vio superada dado que en los tres estados fenológicos evaluados a campo se observó sinergismo en el MIM.

Por otro lado, la inundación temporal estimula la germinación de plántulas del banco semillas del suelo observando un importante reclutamiento de plantas y aumento del número de ramets de *A. repens*. Estas plántulas, si bien representan un escaso aporte de biomasa en un primer momento, desarrollan rápidamente y pueden alcanzar la plena floración.

Los relevamientos de la comunidad de malezas luego de la inundación muestran que la diversidad no fue afectada por el disturbio impuesto, dada la implementación de períodos cortos de inundación que no afectan negativamente la biología del suelo. Leguizamón (2012) manifiesta que

los monitoreos permanentes de la diversidad de malezas son importantes para prevenir el avance de especies de difícil control. Por lo que los indicadores de diversidad son una herramienta útil para analizar la dinámica poblacional y así tomar las mejores decisiones de manejo. Como en esta tesis, donde se proponen dosis reducidas de herbicida y períodos cortos de inundación, disminuyendo los riesgos ambientales.

Al estudiar la biología de la población de *A. repens* en condiciones de anegamiento se observó que las plantas originadas de semilla desarrollan raíces de origen embrional al inicio de la germinación y tienen características de plantas anuales hasta la etapa fenológica de roseta. A partir de este momento inicia el crecimiento de rizomas y raíces adventicias (perennización de la planta) por lo que se incrementa el número de yemas y brotes que dan origen a los ramets de la siguiente temporada. Estos resultados aportan conocimiento básico al diseñar la intervención y manejo de la especie.

El comportamiento de comunidad de malezas asociada a la infestación de *A. repens* y los sistemas de manejo propuestos en esta tesis contribuyen a pensar en la sustentabilidad del agroecosistema de parcelas bajo riego debido a la reducción en el empleo de herbicidas.

6.2. Diagrama conceptual

En la Fig. 54 se presenta un diagrama del ciclo de crecimiento de la población de *A. repens*, indicando los momentos en los que fue intervenido con tratamientos de glifosato seguidos de períodos cortos de inundación (I, II, III y IV).

La emergencia de plántulas a partir de semillas es poco significativa debido al bajo poder germinativo en condiciones normales de crecimiento. El inicio de la brotación a partir de rizomas y raíces gemíferas ocurre a principio de agosto, destacando los estados fenológicos de roseta con hojas basales, elongación caulinar o prefloración con el incremento de la biomasa aérea y formación de los capítulos florales, y por último la etapa de plena floración con el máximo desarrollo de biomasa aérea y flores con la formación de semillas hasta finales de abril.

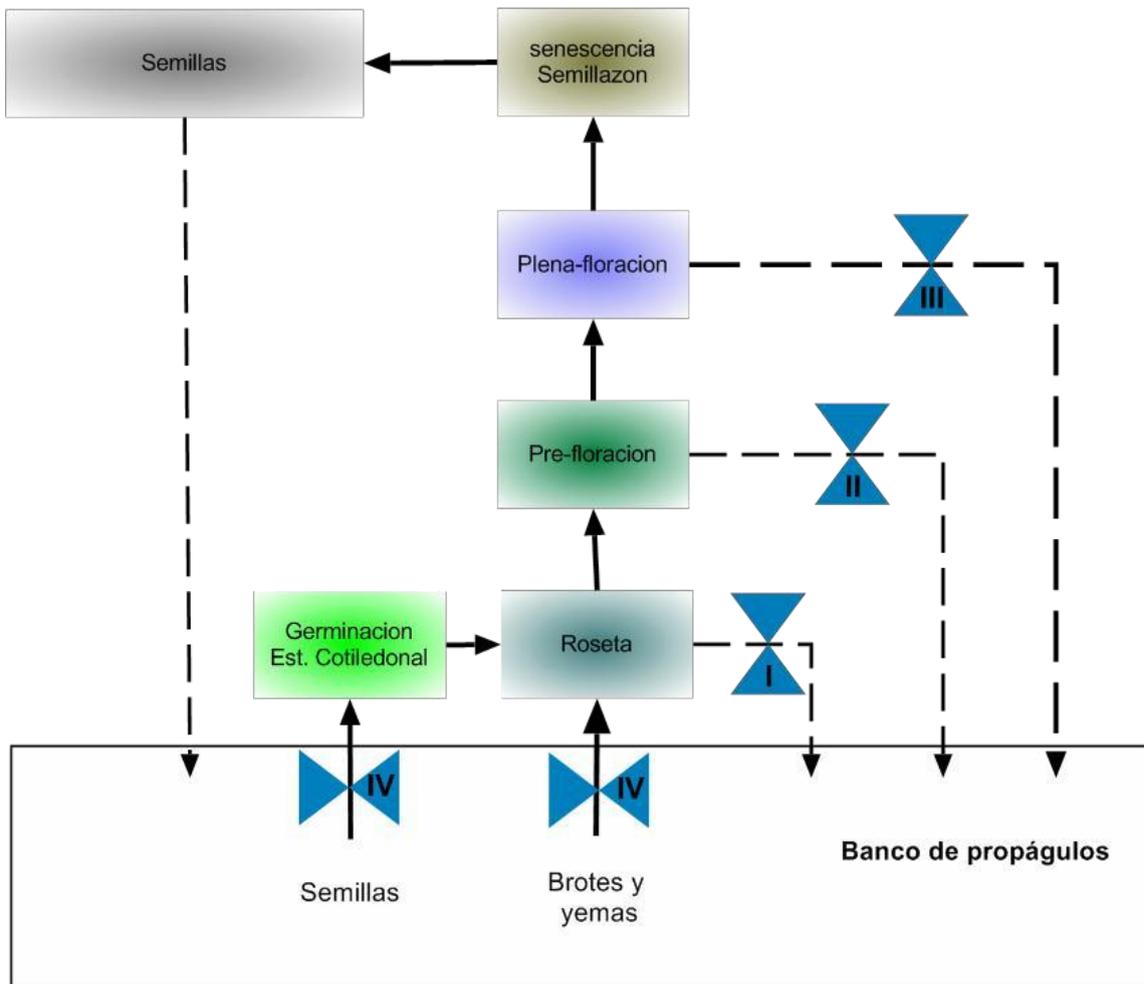


Figura 54. Ciclo del crecimiento anual de *A. repens*.

6.2.1. Intervenciones en una población de *A. repens* de acuerdo al diagrama conceptual

I - Intervención en roseta

El período corto de inundación reduce la biomasa aérea y subterránea de *A. repens*. La aplicación de dosis reducida (2 L PC ha^{-1}) de glifosato y luego inundación de 15 a 20 días aumenta la eficacia del tratamiento herbicida, reduce la biomasa aérea y el banco de propágulos del suelo. La comunidad de malezas no fue afectada.

II - Intervención en prefloración

Bajas dosis de glifosato reducen de forma significativa la biomasa aérea y subterránea del banco de propágulos. Los tiempos cortos de inundación aumentan la eficacia del glifosato. La diversidad de malezas no fue afectada. La inundación afecta el contenido de clorofila, de nitrógeno en hojas, el contenido relativo de agua, la transpiración y la respiración evidenciando estrés en las plantas inmediatamente al inundar.

III - Intervención en plena floración

La dosis más elevada de glifosato (8 L PC ha^{-1}) afecta negativamente la biomasa aérea y de propágulos subterráneos de *A. repens*. Con 4 L PC ha^{-1} y luego 20 días de inundación se obtienen resultados similares.

El contenido de clorofila en hojas se reduce con los primeros días de inundación. Con 20 días de inundación la planta presenta una tendencia a recuperar los valores iniciales de clorofila. El contenido relativo de agua disminuye en los primeros días de inundación manteniendo estos mismos valores hasta los 20 días de inundación. La respiración disminuye con los días de inundación. La transpiración disminuye durante todo el tiempo experimental.

El número de brotes del banco de propágulos y plántulas originadas de semilla aumenta progresivamente luego de la inundación. A los 75 días luego de la inundación la riqueza de malezas se modificó siendo mayor al testigo sin inundar.

IV - Intervención sobre el banco de propágulos

El banco de propágulos fue afectado negativamente con los tiempos cortos de inundación. La aplicación 2 L PC ha^{-1} de glifosato y luego inundación reduce la biomasa subterránea pero aumenta el número de brotes. La dosis de 4 L PC ha^{-1} de glifosato en prefloración y luego 20 días de inundación aumenta la eficacia del control reduciendo de forma significativa el número de brotes.

En tal sentido, futuras líneas de investigación enfocados en el momento y tiempo de inundación y la reducción de las dosis de glifosato para intervenir sobre el banco de propágulos y la emergencia de malezas contribuiría a entender los mecanismos de la dinámica de la comunidad de maleza sometido a inundación temporal, lo que ayudaría diseñar un programa de control basados en paradigma de MIM.

BIBLIOGRAFIA

Abbaspour, A. (2012). Fractionation of copper in soils as influenced by waterlogging and application of crop residues. *Iranian J. Soil Res. (Soil Water Sci.)* 25: 295-306.

Abril, A. (2003). ¿Son los microorganismos edáficos buenos indicadores de impacto productivo en los ecosistemas? *Ecología Austral* 13: 195-204.

Agha, S.K. & Marshall, C. (2001). The effect of local and widespread nutrient supply on growth and development of *Potentilla reptans* L. *Pakistan Journal Biological Sciences*, 4: 1331-1335.

Aleebrahim, M.T., Rashed Mohasel, M.H., Meighani, F. & Baghestani, M.A. (2010). Study of different methods for dormancy breaking and optimal temperature for seed germination of *Acroptilon repens*. *Journal Plant Protection. Agricultural Science Technology* 24: 391-397.

Alford, E.R., Vivanco, J.M. & Paschke, M.W. (2009). The effects of flavonoid allelochemicals from knapweeds on legume - rhizobia candidates for restoration. *Restoration Ecology* 17: 506-514.

Allen, G.E. & Bath, J.E. (1980). The conceptual and institutional aspects of interated pest management. *Bioscience* 10: 658-178.

Alley, H.P. (1965). A promising future for the control of perennial weeds. *Down to Earth* 21: 8-10.

Alonso, M.A. & Rebay, R.A. (1995). Estadísticas agroclimáticas 1965-1989. *Inf. Téc. N° 3*, EEA Valle Inferior del Río Negro Convenio IDEVI-INTA, pp. 41-42.

Alonso, S.I. & Peretti, A. (2006). Malezas plagas de la agricultura argentina. Ed. INTA, 2° Ed., 133 pp.

Anderson, E.R. (1972). Flooding tolerance of *Panicum coloratum*. *Queensland Journal Agricultural Animal Sciences* 29: 173-179.

Anderson, E.R. (1974). Flooding tolerance of *Cenchrus ciliaris* cultivars. *Queensland Journal Agricultural Animal Sciences* 8: 3-40.

Anderson, J.E. (1982). Soil respiration. En: Page, A.L. *et al.* (eds.). *Methods of soil analysis. Agronomy* 9: 837- 871

Ariza Espinar, L. & Delucchi, G. (1998). *Asteraceae*, Tribu Cardueae. En: A. T. Hunziker (ed.), *Flora Fanerogámica Argentina* 60: 1-26.

Ashton, F.M. & Crafts, A.S. (1981). *Mode of Action of Herbicides*, 2nd ed. John Wiley & Sons, New York. 504 pp.

Azcón Bieto, J. & Talon, M. (2001). *Fundamentos de fisiología vegetal*. Madrid, España. Mc Graw Hill Interamericana.

Azofeifa, A. & Moreira, M.A. (2004). Análisis de crecimiento del chile jalapeño (*Capsicum annum* L. cv. Hot), en Alajuela, Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 28: 57-67.

- Baker, H.G. (1974). The evolution of weeds. *Annual Review Ecology Systematics* 5: 1-24.
- Baldwin, F.L. & Santelman, P.W. (1980). Weed science in pest management. *Bioscience* 10: 675-678.
- Baracaldo, A., Carvajal, R., Romero, P., Prieto, A., Garcia, F., Fischer, G. & Miranda, D. (2014). El anegamiento afecta el crecimiento y producción de biomasa en tomate chonto (*Solanum lycopersicum* L.), cultivado bajo sombrero. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas* 8(1): 91-102.
- Barton, J. 2012. Predictability of pathogen host range in classical biological control of weeds: an update. *Biocontrol* 57: 289-305
- Baskin, C.C. & Baskin, J.M. (1998). Seed. ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. San Diego, Academic Press. 666 pp.
- Baumann, P.A., Dotray, P.A. & Prostko, E.P. (1998). Herbicide mode of action and injury symptomology. Texas Agriculture Extension Service. The Texas A&M University System. SCS-1998-07. 10 pp.
- Beck, K.G. (2008). Russian knapweed. Colorado State University. Natural Resources Series No. #3:111.
- Bedmar, F. & Leaden, M.I. (1994). *Convolvulus arvensis* L. (enredadera perenne), maleza de importancia creciente en el Sur y Sudeste de la provincia de Buenos Aires. (II Estrategias de Control). EEA INTA Balcarce. Boletín Técnico: 130. 23 pp.
- Benz, L.J.; Beck, K.G.; Whitson, T.D. & Koch, D.W. (1999). Reclaiming russian knapweed infested rangeland. *Journal of Range Management* 52: 4, 351-356.
- Bewley, J. & Black, M. (1994). Seeds: Physiology of development and germination. 2° Edition. New York, Plenum Press. 445 pp.
- Bezic, C., Cañón, S., Gajardo, O., Avilés, L., Gil, M. y Dall'Armellina, A. (2011). Manual para el reconocimiento temprano de malezas en sistemas hortícolas de la Norpatagonia. Ed. UNRN, UN Comahue. 121 pp.
- Bezic, C.R. (2010). Ecología y control de la maleza invasora *Acroptilon repens* L. en el Valle Inferior del Río Negro. 212 págs. Tesis Doctor en Agronomía. Universidad Nacional del Sur. Departamento de Agronomía. Bahía Blanca, Argentina
- Bezic, C.R., Gajardo, O.A., Polo, S., Avilés, L., Cañón, S., Benitez, W., Vazquez, S., Iribarne, S., Schwindt, D. y Dall Armellina, A. (2005). Distribución y abundancia del yuyo moro (*Acroptilon repens* L.) en el Valle Inferior del río Negro. Proc. Congreso PIEA, Buenos Aires, Argentina. 9 pp.
- Bin, T., Shang-Zhong, X., Xi-Ling, Z., Yong-Lian, Z. & Fa-Zhan, Q. (2010). Changes of antioxidative enzymes yield of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *European Journal Agronomy* 28, 234-244.

Binkholder, K.M. (2011). Selection of glyphosate resistant annual bluegrass (*Poa annua*) on a golf course. *Weed Science*. 59(3): 286-289.

Blackshaw, E.B. & Harker, N. (1997). Crecimiento, desarrollo y producción de semillas de manzanilla sin aroma (*Matricaria perforata*). *Weed Science* 45: 701-705.

Blair, B.D. & Parochetti, J.V. (1982). Extension implementation of pest management systems. *Weed Science* 30: 48-53.

Bramwell, D. (2002). How many plant species are there? *Plant Talk Magazine* N° 28.

Braun-Blanquet, J. (1979). Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales [ed. 3]. H. Blume Ediciones, Barcelona.

Cabrera, A.L., Crisci, J.V., Delucchi, G., Freire, S.E., Giuliano, D.A., Iharlegui, L., Katinas, L. Sáenz, A. A., Sancho, G. & Urtubey, E. (2000). Sistemática, Ecología y Usos. En: Catálogo Ilustrado de las Compuestas de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. (Ed) Zavarro, C.A. COBIOBO-PROBIOTA. Buenos Aires. 1-36.

Cardina, J.D., Sparrow, H. & McCoy, E.L. (1995). Spatial relationships between seedbank and seedling populations of common lambsquarters (*Chenopodium album*) and annual grasses. *Weed Science* 44: 298-308.

Casierra-Posada, F., & Gómez G, N. (2008). Crecimiento foliar y radical en plantas de fique (*Furcraea castilla* y *F. macrophylla*) bajo estrés por encharcamiento. *Agronomía Colombiana*, 26(3): 381-388.

Cerazo, M.B. & Conticello, L.A. (2005). Sintaxonomía de malezas hortícolas presentes en las localidades de Añelo y S. Patricio del Chañar, Neuquén. Actas del XII Congreso Latinoamericano y el XXVIII Congreso Argentino de Horticultura, 6-8 Sep., General Roca, Argentina.

Chaneton, E.J., Facelli, J.M. & León, R.J.C. (1988). Floristic changes induced by flooding in grazed and ungrazed lowland grasslands in Argentina. *Journal Range Management* 41: 495- 499.

Chaves, H., Sabattini, M. R. & Puricelli, E. (2001). Uso de dosis reducidas de herbicidas para el control de correhuela (*Convolvulus arvensis* L.). In: Reunión Binacional de Ecología, Reunión Argentina de Ecología, Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile. Bariloche, Argentina.

Chen, H., R. G. Qualls y G.C. Miller. 2002. Adaptive responses of *Lepidium latifolium* to soil flooding: biomass allocation, adventitious rooting, aerenchyma formation and ethylene production. *Environmental Experimental Botany*, 48:119-128

Colmer, T.D. & Voeselek, L.A.C.J. (2009). Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Functional Plant Biology*, 36:665–681.

Cook, F.J. & Knight, J.H. (2003). Oxygen transport to plant roots: Modeling for physical understanding of soil aeration. *Soil Science Society American Journal*, 67: 20-31.

Crane, J. & Davies, F. (1988). Periodic and seasonal flooding effects on survival, growth, and stomatal conductance of young Rabbiteye blueberry plants. *Journal American Society Horticultural Science*, 113: 488-493.

Crawford, R.M.M. (2003). Seasonal differences in plant responses to flooding and anoxia. *Canadian Journal of Botany* 81(12): 1224-1246.

Cronk, J.K. & Fennessy, M.S. (2001) *Wetland plants. Biology and ecology*. CRC Press pp 482.

Czarnecka, B. (2008). Spatiotemporal patterns of genets and ramets in a population of clonal perennial *Senecio rivularis*: plant features and habitat effects. *Annals Botany Fennici* 45:19-32

Dall Armellina, A. & Iglesias, H. (1984). Estrategias para el control de yuyo moro *Centaurea repens* L. en parcelas hortícolas del Valle Inferior del río Negro. *Actas X Reunión Nacional Maleza y Control*. Tucumán, Argentina. II: 43-46.

Dall Armellina, A.A. & Zimdahl, R. L. (1988). Effect of light on growth and development of field bindweed (*Convolvulus arvensis*) and Russian knapweed (*Centaurea repens*). *Weed Science*. 36:779-783.

Dall Armellina A.A.; Bezic C.R. Gonzalez N.R.; Portella J.A. (2014) Manejo de malezas en cultivos intensivos. En *Malezas e invasoras en Argentina, Tomo I: Ecología y Manejo*. Eds. Fernández, O.N., Leguizamón, E.S. & Acciaresi, H.A. EdiUNS: 621-642.

Dell'Amico, J., Torrecillas, A., Rodríguez, P., Morte, A. & Sánchez-Blanco, M.J. (2002). Responses of tomato plants associated with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus clarum* during drought and recovery. *Journal Agricultural Science*. 138:387-393.

Devlin, D.L.; Long, J.H. & Maddux, L.D. (1991). Uso de tasas reducidas de herbicidas postemergentes en la soja (*Glycine max*). *Tecnología de malezas* 5: 843-840.

Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M. & Robledo, C.W. *InfoStat versión 2015*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>.

Dias-Filho, MB. (2006). Respostas morfofisiológicas de *Brachiaria* spp. ao alagamento do solo e à síndrome da morte do capim-marandu. *Embrapa Amazonia Oriental. Documentos* 242.

Dill, G., Sammons, R., Feng, P., Kohn, F., Kretzmer, K., Mehrsheikh, A., Bleeke, M., Honegger, J., Farmer, D., Wright, D. & Haupfear, E. (2010). Glyphosate Resistance in Crops and Weeds, History, Development and Management. Hoboken. In Nandula, V. K. (Ed.), pp. 1-33.

Drew, M.C. (1997). Oxygen deficiency and root metabolism: Injury and acclimation under hypoxia and anoxia. *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 48: 223-250.

Duke, S.O. & Powles, S.B. (2008). Glyphosate: a once-in-a-century herbicide. *Pest Management Science* 64:319-325. *Ecosistemas* 22: 1 - 4.

Elpel, T.J. (2017). Russian Knapweed. Web World Portal Wildflowers and Weeds, Ed. online, en: http://www.wildflowers-and-weeds.com/weedsinfo/Centaurea_repens.htm.

Enloe, S.F., Westra, P., Nissen, P., Miller, S.D. & Stahlman, P.W. (1999). Use of quinclorac plus 2,4-D for controlling field bindweed (*Convolvulus arvensis*) in fallow. Weed Technol. 13: 731-736.

Ennis, W.B. (1977). Weed science in pest management programs. Annual meeting of the Southwestern Weed Science Society. Atlanta: 8-14

Espinoza, I., Rodríguez, E. & Mendt, R. (1995). Guía de Teoría de Protección Vegetal II. U.C.V., Facultad de Agronomía. Maracay, Venezuela. 14 - 50.

Esquercia, W., Bezic, C, Gajardo, A., Avilés, L., Cañón, S. & Dall Armellina, A. (2011). Uso de dosis de glifosato en el control de la población residual de yuyo moro (*Acroptilon repens* L.) post cultivos supresores. XX Congreso Asociación Latinoamericana de Malezas. Viña del Mar, Chile.

Ezin, V., De la Pena, R. & Ahanchede, A. (2010). Flooding tolerance of tomato genotypes during vegetative and reproductive stages. Brazilian Journal of Plant Physiology 22(1): 131-142.

Faccini, D. & Puricelli, E. (2007). Efficacy of herbicide dose and plant growth stage on weeds present in fallow ground. Agriscientia, XXIV: 29-35.

FAO. (1969). Informe al gobierno de Argentina sobre la rehabilitación de tierras en el Valle de Viedma, Informe N°/ FAO/SF072/ARG 11.

FAO. (1976). Prognosis and salinity and alkalinity. Report of the Expert Consultation on Prognosis of Salinity and Alkalinity. FAO, Roma. 268 pp.

Fernández, O.N., Leguizamón, E.S., Acciaresi, H.A. & Fernández, O.A. (2014). Manejo integrado de malezas (MIM). En Malezas e invasoras en Argentina, Tomo I: Ecología y Manejo. Eds. Fernández, O.N., Leguizamón, E.S. & Acciaresi, H.A. EdiUNS: 825-872.

Ferrell, M.A, Whitson, T.D, Koch, D.W, Bottoms, R & Gale, A.E. (1995). Integrated control of leafy spurge (*Euphorbia esula*) and Russian knapweed (*Centaurea repens*) with perennial grass species. Brighton Crop Protection Conference: Weeds 3: 931 - 936.

Feuz, B., Held, L.J., Jacobs, J.J. & Whitson, T.D. (1999). A sustainable herbicide and grass establishment approach for land reclamation. J. Agric. Resource Econ., 24:586.

Fletcher, R.A. & Renney, A.J. (1963). A growth inhibitor found in *Centaurea spp.* Canadian Journal Plant Science, 43 : 475 - 481.

Frioni, L. (1999). Procesos microbianos. Ed. Fundación Universidad Nacional de Río Cuarto. Argentina. 322 pp.

Gajardo, O., Bezic, C., Avilés, L., Cañón, S. & Dall Armellina, A. (2004). Alelopatía del yuyo moro (*Acroptilon repens* L.) sobre maíz dulce. Revista Pilquén (Sección Agronomía) 6: 9-18.

García Torres L. & Fernández-Quintanilla C. (1991). Fundamentos sobre malas hierbas y

herbicidas. Edit. Mundi-Prensa Libros. Madrid, 348 pp.

García, M., Villalba J. & Fernandez G. (1997). Efectos del sombreado en el crecimiento y desarrollo de *Cynodon dactylon* L.Pers. Actas XIII Congreso Latinoamericano de Malezas. Tomo I. Buenos Aires, Arg. 211-216.

Gili, P.S., Marando, G.I., Irisarri, J.E. & Sagardoy, R.M. (2004). Efecto de las técnicas de lavado y fertilización sobre la salinidad en suelos del Alto Valle de Río Negro y Neuquén, Argentina. Agricultura Técnica 64: 295-304

González, M.G, Moreno, G., Giardina, E.B. & Di Miro, M. (2006). Exceso de agua en el suelo: efecto sobre la calidad del fruto del duraznero *Prunus persica* (L.) Batsch. Ciencia del Suelo 24:59-63.

Goodin J.R. & Becher, F.L.A. (1967). Picloram as an auxine substitute in tissue culture. Plant Physiology 42: S23.

Graham, J. & Johnson, W.S. (2004). Managing Russian knapweed. University of Nevada Coop. Ext. Fact Sheet 04-37, 4 pp.

Guglielmini; A.C., Kruk, B.C. & Satorre, E.H. (2018). *Cynodon dactylon* (L.) Pers. En Malezas e Invasoras de la Argentina. Tomo III: Historia y biología. Eds. Fernández, O.N., Leguizamón, E.S. & Acciaresi, H.A. EdiUNS. 229-243.

Harper, J. L. (1977). Population biology of plants. London Academic Press London. 892 pp.

Harper, J.L. (1981). The concept of populations in modular organisms. En: May RM (ed.). Theoretical ecology: principles and applications. Oxford, Blackwell Scientific Publications. 53 - 77.

Harrison, H.F. Jr. & Peterson, J.K. (1991). Evidence that sweet potato (*Ipomoea batatas*) is allelopathic to yellow nutsedge (*Cyperus esculentus*). Weed Science 39: 308 - 312.

Hough-Sneea, N., Nackley, L.L., Kim, S. & Ewing, K. (2015). Does plant performance under stress explain divergent life history strategies? The effects of flooding and nutrient stress on two wetland sedges. Aquatic botany, v.120: 151-159.

Ibarra, F. & La Porte, J. (1944). *Centaurea repens*, invasora de cultivos en la República Argentina. Revista Argentina Agronomía: II: 278-292.

IDEVI. (2010). El proyecto. Nota en página web institucional del Instituto de Desarrollo del Valle Inferior. En: <http://www.idevi.rionegro.gov.ar>

Insausti, P., Chaneton, E.J. & Grimoldi, A. (2005). Las inundaciones modifican la estructura y el funcionamiento de la vegetación en los pastizales de la pampa deprimida. En: Heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Oesterheld, M. et al. (eds). Ed. Facultad de Agronomía (UBA)

IPPC Secretariat. (2005). Identification of risks and management of invasive alien species using the IPPC framework. Proceedings of the workshop on invasive alien species and the International Plant

Protection Convention. Rome, Italy, FAO. xii + 301 pp.

Jackson M.B. & Drew M.C. (1984) Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. In *Flooding and Plant Growth* (ed. T.T. Kozlowski), pp. 47–128. Academic Press, New York.

Jackson, M. B. & Colmer, T. D. (2005). Response and adaptation by plants to flooding stress. *Annals Botany*. 96: 501 - 505.

Jacobs, J. & Denny, K. (2006). Ecology and management of russian knapweed [*Acroptilon repens* (L.) DC]. USDA-NRCS Invasive Species Technical Note No.MT: 7-9 pp.

Jakupovic, J., Jia, Y., Pathak, V.P., Bohlmann, F. & King, M.R. (1986). Bisabolone derivatives and sesquiterpene lactones from *Centaurea* species. *Planta Medica*, 5: 399-400.

Jarma-Orozco, A., Mercado-Fernández, T. & Cleves-Leguizamo, J. A. (2015). Efecto de la inundación sobre parámetros de crecimiento de stevia (*Stevia rebaudiana* Bertoni). *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*, 18:293-299.

Jeffrey, S.W. & Humphrey, G.F. (1975). New spectrophotometric equations for determining chlorophyll a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanz.*, 167: 191-194.

Jiménez, S., Moreno F. & Magnitskiy, S. (2012). Respuesta de las plantas a estrés por inundación. Una revisión. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 6: 96-109.

Juan, V.F.; Saint André, H.M. & Fernández R.R. (2006). Control de lecherón (*Euphorbia dentata*) con glifosato. *Planta Daninha, Viçosa-MG*, 24 (2): 347-352,

Julien, M.H. & M.W. Griffiel. (1998). *Biological control of Weeds. A World Catalogue of Agents and their Target Weeds. Fourth Edition*, CABI Publishing. Wallingford. pp. 223

Kamoshita, A., Ikeda, H., Yamagishi, J. & Ouk, M. (2010). Ecophysiological study on weed seed Banks and weeds in Cambodian paddy fields with contrasting water availability. *Weed Biology and Management*, 10:261-272.

Kennedy, P.B. & Crafts, S.A. (1931). The anatomy of *Convolvulus arvensis*, wild morninglory, or field bindweed. *Hilgardia*, 5: 591 – 622.

Kent, M. & Coker, P. (1992). *Vegetation description and analysis: a practical approach*. CRC Press. Boca Raton, Florida.

Klein, H. (2011). Russian knapweed. Alaska Natural Heritage Program, Univ. of Alaska Anchorage, 4 pág.

Klingaman, T.E., King, C.A. & Oliver, R.L. (1991). Efecto de la tasa de aplicación, las especies de malezas y la etapa de crecimiento de las malezas sobre la actividad de imazetapir. *Weed Science* 40: 227-223.

Koloren, O., Uygur, S., Bozdogan, O., Uygur, F.N. & Schaffner, U. (2008). Density and dynamics

of *Acroptilon repens* patches in Turkey. *Pak. J. Bot.*, 40(6): 2265-2271.

Kozłowski T.T. (1997). Response of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monograph*, 1:1-29.

Kramer, P.J. (1983). Water relations of plants. Academic Press, New York, p.146-186: Development of root system.

La Rosa, R., Acuña, R., Acurio, K., Castillo, A., Cepeda, C., Chavarry, C., Correa, M., De la Cruz, L., García, M., Huamaní, M., Jáuregui, J., Luyo, L. & Villanueva, F. (2011). Respuestas fisiológicas de *Hibiscus Rosa-Sinensis* L. (Malvaceae) en el cerro "El Agustino", Lima, Perú. *The Biologist*, 9: 1-8.

Lafitte, H.R, Yongsheng, G., Yan, S. & Lil, Z.K. (2007). Whole plant responses, key processes, and adaptation to drought stress: The case of rice. *Journal Experimental Botany*, 58: 169-175.

Lallana, V.H., Elizalde, J.H.I., Billard, C. & Lallana, M. Del C. (2005b). Control mecánico de *Eryngium horridum* ("caraguatá") en un pastizal naturalizado de Entre Ríos. Argentina. *Revista Agrociencia* 10: 47-57.

Lallana, V.H., Lallana, M. Del C., Elizalde, J.H.I., Billard, C., Sabattini, R.A., Rochi, G., Faya, L.M. & Anglada, M.M. (2005a). Control mecánico y químico de *Eryngium horridum* Malme en un pastizal bajo pastoreo. *Revista, Asociación Argentina Producción Animal*, 25:123-135.

Larcher, W. (1995). *Physiological Plant Ecology*, Springer-Verlang. Berlin. 3: 506

Laufenberg, S.M., Sheley, R.L., Jacobs, J.S., Borkowski, J. 2005. Herbicide effects on density and biomass of russian knapweed (*Acroptilon repens*) and associated plant species. *Weed Technology*. 19(1):62-72.

Leguizamón, E.S. (2012). Competencia de malezas. Procedimientos para su monitoreo en cultivos extensivos y emisión de alertas de tratamientos de control; Aapresid, *Revista Técnica Especial: Malezas problema*. 69-76.

Li, C., Bai, T., Ma, F. & Han, M. (2010). Hypoxia tolerance and adaptation of anaerobic to hypoxia stress in two *Malus* species. *Scientia Horticulturae* 124: 274-279.

Liebman, M. & Davis A.S. (2000). Integration of soil, crop and weed management in low-external-input farming systems. *Weed Research* 40:27-47

Linares, J., Lavado, R. & Masotta, H. (1971). Estudio mineralógico de los suelos del Valle Inferior de Río Negro (R.A.). I. Series Pastor, Chacra, Lomas, García Juncal, Barda y Las Flores. *Inv. Agr. Serie 3, Clima y Suelo*, Vol. 8, Nº 5, pp. 191-208.

Linneo, C. (1763). *Species Plantarum*. 2(2): 785-1684.

López, O. & Kursar, T. (2003). Does flood explain tree species distribution in tropical seasonally flooded habitats? *Oecology*, 136: 193-204.

Martínez-Ghersa, M.A., Ghersa, C.M. & Satorre, E.H. (2000). Coevolution of agriculture systems

and their weed companions: implications for research. *Field Crops Research* 67:181-190.

Masotta, H. T. (1970). Reconocimiento detallado de suelos con fines de riego en el área de influencia del canal secundario VII. Instituto de Desarrollo del Valle Inferior. IDEVI. Estación Experimental de Riego y Cultivos, 98 pp.

Matteucci, S.D. & Colma, A. (1982). Metodología para el estudio de la vegetación. Washington, DC, Secretaría General de la OEA, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, 163 pp.

Marshall, E.J. (1988). Field-scale estimates of grass weed populations in arable land. *Weed Research* 28:191-198.

Medina, C., Sanches, M., Tucci, M., Sousa, C., Cuzzuol, G. & Joly, C. (2009). *Erythrina speciosa* (Leguminosae - Papilionoideae) under soil water saturation: morphophysiological and growth responses. *Annals of Botany*, 104: 671-680.

Meléndez, L., Hernández, A., & Fernández, S. (2006). Efecto de la fertilización foliar y edáfica sobre el crecimiento de plantas de maíz sometidas a exceso de humedad en el suelo. *Bioagro*, 18(2), 107-114.

Mellendorf, T.G. (2013). Influence of plant height and glyphosate on saflufenacil efficacy on glyphosate-resistant horseweed (*Conyza bonariensis*). *Weed Technology*. 27(3): 463-467.

Metzler, M.J., Puricelli, E. & Peltzer, H.F. (2011). Control de *Conyza* spp. (Rama negra) en barbecho de soja con glifosato en mezcla con herbicidas residuales y de contacto. V Congreso de la Soja del Mercosur. Primer Foro de la Soja Asia-Mercosur. Rosario, Argentina.

Mommer, L. & Visser, E. (2005). Underwater photosynthesis in flooded terrestrial plants: A matter of leaf plasticity. *Annals of Botany*, 96: 581-589.

Moore, R.J. & Frankton C. (1974). The thistles of Canada. Monography N°10. Canada Department of Agriculture, Ottawa, 111p.

Nishiuchi, S., Yamauchi, T., Takahashi, H., Kotula, L. & Nakazono, M. (2012). Mechanisms for coping with submergence and waterlogging in rice. *Rice*, 5 (2): 1-14.

Núñez-Vázquez, M., Dell'Amico-Rodríguez, J., Pérez-Hernández, M. & Betancourt-Grandal, M. (2017). Estrés hídrico y salino en cítricos. Estrategias para la reducción de daños. *Cultivos Tropicales*, 38 (4): 65-74.

Oosterheld, M. & McNaughton, S.J. (1991). Interactive effect of flooding and grazing on the growth of Serengeti grasses. *Oecologia* 88: 153-156.

Oliveira, H. C., Freschi, L. & Sodek, L. (2013). Nitrogen metabolism and translocation in soybean plants subjected to root oxygen deficiency. *Plant Physiology Biochemistry*, 66: 141-149.

Papa, J.C. & Tuesca, D., (2013). Los Problemas Actuales de Malezas en la Región Sojera Núcleo

Argentina: Origen y Alternativas de Manejo. Centro Regional Santa fe. EEA INTA Oliveros.

Pardos, J.A. (2004). Respuestas de las plantas al anegamiento del suelo. Investigación Agraria: Sistema y Recursos Forestales Vol. 13 N° Extra 1, pp.101-107.

Parkin, T.B., Doran, J.W. & Franco-Vizcaino, E. (1996). Field and laboratory tests of soil respiration: 231-246. In: J.W. Doran & A.J. Jones (eds.) Methods for assessing soil quality. Soil Science Society Americana. Spec. Public. 49. SSSA Madison. WI

Peña-Fronteras, J., Mizpah, C., Villalobos, A.M., Baltazar, F.E., Merca, A.M., Ismail & Johnso, D.E. (2009). Adaptation to flooding in upland and lowland ecotypes of *Cyperus rotundus*, a troublesome sedge weed of rice: tuber morphology and carbohydrate metabolism. Annals of Botany 103: 295–302.

Peri, G. (2004). La agricultura irrigada en Río Negro y su contribución al desarrollo regional. En: http://siteresources.worldbank.org/INTARGENTINAINSPANISH/Resources/Rio_Negro_la_agricultura_irrigada.pdf

Prince, C.E. (1982). A review of the factors influencing the penetration of pesticides through plant leaves. En: Cutler, D. F.; Alvin, K. L.; Prince, C. E. (Eds.). The plant cuticle. London, Academic Press, p. 237-251.

Pryor, R.J., Davidson, N.J. & Close, D.C. (2006) Waterlogging duration: interspecific comparison of *Leptospermum scoparium* (Forst et Forst.f.), *Acacia melanoxylon* (R. Br.), *Nothofagus cunninghamii* (Hook.) and *Eucalyptus obliqua* (LHerit). Austral Ecology 31: 408-416.

Puricelli E. & Tuesca, D. (2005). Weed density and diversity under glyphosate resistant crop sequences. Crop Protection 24: 533-542.

Puricelli, E. & Faccini, D. (2009). Efecto de la dosis de glifosato sobre la biomasa de malezas de barbecho al estado vegetativo y reproductivo. Planta Daninha, 27: 303-07

Qin, H. (2015). China Checklist of Higher Plants, In the Biodiversity Committee of Chinese Academy of Sciences ed., Catalogue of Life China: 2015 Annual Checklist, Science Press, Beijing. Disponible en: http://base.sp2000.cn/colchina_e15/show_species_details.php?name_code=3ad7985b-a4ad-4cd3-834e-2b7605952839.

Ramos Vásquez, E. & Zúñiga Dávila, D. (2008). Efecto de la humedad, temperatura y pH del suelo en la actividad microbiana a nivel de laboratorio. Ecología Aplicada, 7(1,2): 1-8.

Rejmánek, M., Richardson, D.M., Higgins, S.I., Pitcairn, M.J. & Grotkopp, E. (2005) Ecology of invasive plants: state of the art. Invasive alien species: a new synthesis Soil Biology Biochemistry, 39: 2936-2948.

Restrepo, H., Melgar, J. & Lombardini, L. (2010). Ecophysiology of horticultural crops: an overview. Agronomía Colombiana 28: 71-79.

Rice, C.W., Smith, L. & Blevins, R.L. (1986). Soil nitrogen availability after long-term continuous no-tillage and conventional tillage corn production. *Soil Science Society American. Journal*, 44: 996-1000.

Rivas Martínez, S. (1987). Memoria del Mapa de Series de Vegetación de España. I.C.O.N.A. Serie Técnica. Publ. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.

Rodríguez, A.R., Peralta, C., Zimmerman, R., Ochoteco, M., Repetto, A. & Picco, E.J. (2003). Mortandad en bovinos atribuible a la ingestión de *Wedelia glauca*. *Veterinaria (Argentina)* 20:745-751.

Rosenthal, S.S., Maddox, D.M. & Brunetti, K. (1984). Biological methods of weed control. Monograph for the California Weed Conference. Fresno, California. Thomson Publications.

Ryser, P., Harneet, K.G & Collin, J.B. (2011). Constraints of root response to waterlogging in *Alisma triviale*. *Plant Soil* 343: 247-260.

Sairam, R.K., Kumutha, D., Ezhilmathi, K., Deshmukh, P.S. & Srivastava, G.C. (2008). Physiology and biochemistry of waterlogging tolerance in plants. *Biologia Plantarum* 52: 401-412.

Salisbury, F.B. & Ross, C.W. (1992). Fisiología Vegetal. Desarrollo de las Plantas y Fisiología Ambiental. Ed. Thomson-Paraninfo. Madrid, España.

Sánchez-Blanco, M.J., Alarcón, J.J., Planes, J. & Torrecillas, A. (1994). Differential flood stress resistance of two almond cultivars based on survival, growth and water relations as stress indicators. *Journal Horticultural Science*, 69:947-953.

Satoshi, S., Satoshi, Y. & Toshihiro, M. (2007). Cortical aerenchyma formation in hypocotyl and adventitious roots of *Luffa cylindrica* subjected to soil flooding. *Annals of Botanic* 100(7): 1431-1439.

Sellés, G., Ferreyra, E., Contreras, G., Ahumada, R., Valenzuela, J. & Bravo, R. (2003). Manejo del riego por goteo en uva de mesa cv Thompson Seedless cultivadas en suelo de textura fina. *Agricultura Técnica (Chile)*: 63: 277-285.

Shannon, C. E. & Weaver, W. (1949). The mathematical theory of communication. University of Illinois Press. Urbana, IL, EEUU. 144 p.

Sharma, J. & Graves W.R. (2005). Propagation of *Rhamnus alnifolia* and *Rhamnus lanceolata* by seeds and cuttings. *Journal Enviromental Horticulture* 23: 86-90.

Shimamura, S., Yoshida, S. & Mochizuki, T. (2007). Cortical aerenchyma formation in hypocotyl and adventitious roots of *Luffa cylindrica* subjected to soil flooding. *Annals Botany* 100: 1431-1439.

Sitte, P., Weiler, E., Kadereit, J., Bresinsky, A. & Körner, C. (2004). Strassburger: Tratado de Botánica. Ed. Omega. Barcelona. 1152 p.

Soukup, J., Holec, J., Hamouz, P. & Tyšer, L. (2004). Aliens on arable land. Universität Hohenheim, Scientific Colloquium, Weed Science on the Go: 11-22.

Sozeri, S. & Maden, S. (1994). Efficacies of low dosages and repeated applications of some herbicides against Russian knapweed (*Acroptilon repens* (L.) D.C.). Journal Turkish Phytopathology. 23:99-104.

Stevens, K.L., Riopelle, R.J. & Wong, R.Y. (1990). Repin, a sesquiterpene lactone from *Acroptilon repens* possessing exceptional biological activity. Journal of Natural Products, 53: 218-221.

Stewart, C.L., Nurse, R.E. & Sikkema, P.H. (2009). Time of day impacts postemergence weed control in corn. Weed Technology, 23: 346-355.

Storkey, J. & Neve, P. (2018). What good is weed diversity? Weed Research <https://doi.org/10.1111/wre.12310>.

Striker, G.G., Insausti, P. & Grimoldi, A.A. (2008). Flooding effects on plant recovery from defoliation in the grass *Paspalum dilatatum* and the legume *Lotus tenuis*. Annals Botany 102: 247-254.

Taboada, M.A., Damiano, F. & Lavado, R.S. (2009). Inundaciones en la Región Pampeana. Consecuencias sobre los suelos. 103-127. En: Taboada y Lavado (Ed.). Alteraciones de la fertilidad de los suelos: el halomorfismo, la acidez, el hidromorfismo y las inundaciones. EFA, Buenos Aires.

Taiz, L. & Zeiger E. (2010). Plant Physiology. 5th ed. Sinauer Associates, Sunderland, USA.

Tepe, I., Erman, M., Yazlik, A., Levent, R. & Ipek, K. (2004). Effect of different control methods on weeds, yield components and nodulation in spring. Turkish Journal Agricultural Forestry 28: 49-56.

Tognetti, C. (2009). Uso de una técnica sencilla de determinación de CO₂ en primer año de la carrera universitaria de Biología. Revista de Educación en Biología, 12: 22-26.

Tovar Vanegas, J.E. (2002). Anotaciones sobre Ecología. Universidad Nacional de Colombia – Sede Palmira. En: [http://www.uneditorial.net/uflip/Anotaciones-sobre-ecologia/pub Data /source/Anotaciones-sobre-ecologia_AB](http://www.uneditorial.net/uflip/Anotaciones-sobre-ecologia/pub_Data/source/Anotaciones-sobre-ecologia_AB).

Townsend, A.M. & Hanover, J.W. (1972). Altitudinal variation in photosynthesis, growth and monoterpene composition of western white pine (*Pinus monticola* Dougl.) seedlings. Silvae Genetica 21: 133-39.

Valero, O.M. & Gómez de Barreda, D. (2011). Efecto de la estratificación e inundación sobre la germinación y desarrollo de *Leptochloa fusca* ssp *uninervia* y *L. fusca* ssp. *fascicularis*. XIII Congreso de la Sociedad Española de Malherbología, La Laguna. J.M. Universitat Politècnica de Valencia, Departamento de Producción Vegetal.

Van Esso, M.L. & Ghersa, C.M. (1993). Improving Johnson grass (*Sorghum halepense*) control in soybean and sunflower crop systems. Weed Science, 41: 107-113

Vanlieshout, L.A. & Loux, M.M. (2000). Interactions of glyphosate with residual herbicides in no-till soybean (*Glycine max*) production. Weed Technology 14(3): 480-487.

Vermaat, J.E. & Hootsmans, M.J.M. 1994. Growth of *Potamogeton pectinatus* L. in a temperature-light gradient. En "Lake Veluwe, a macrophyte-dominated system under eutrophication stress", capítulo 5, editado por W. van Vierssen, M. Hootsmans y J. Vermaat, Geobotany 21, Kluwer academic Press, 40-61.

Vignolio, O.R., Maceira, N.O. & Fernández, O.N. (1994). Efectos del anegamiento en invierno y verano sobre el crecimiento y la supervivencia de *Lotus tenuis* y *Lotus corniculatus*. Ecología Austral 4: 19-28.

Voesenek, L.A.C.J., Colmer, T.D., Pierik, R., Millenaar, F.F. & Peeters, A.J.M. (2006). How plants cope with complete submergence. New Phytologist 170, 213-226.

Voth, K. (2013). Russian knapweed can be a tasty forage. On Pasture, Ed. on line, en: <http://onpasture.com/2013/11/04/russian-knapweed-can-be-a-tasty-forage/> (último acceso 04/11/2016)

Watson, A.K. (1980). The biology of Canadian weeds *Acroptilon* (*Centaurea*) *repens* (L.) DC. Canadian Journal of Plant Science 60: 993-1004

Weaver, S. E. & Riley, W. R. (1982): The biology of Canadian weeds. 53. *Convolvulus arvensis* L. Canadian Journal of Plant Science. 62: 461-472.

Werner, P.A. & Caswell, H. (1977). Population growth rates and age versus stage-distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). Ecology 58:1103-1111.

White, J. (1979). The plant as a metapopulation. Annual Review of Ecology and Systematics 10: 109-145.

Wright, T. & Davis, A.R. (2006). Demographic feedback between clonal growth and fragmentation in an invasive seaweed. Ecology 87: 1744-1754.

Yong-Zhong, L., Bin, T., Yong-Lian, Z., Ke-Jun, M., Shang-Zhong, X. & Fa-Zhan, Q. (2010). Screening methods for waterlogging tolerance at maize (*Zea mays* L.) seedling stage. Agricultural Science (China) 9: 362-369.

Zengin, H. (2001). Changes in weed response to 2,4-D application with 5 repeated applications in spring wheat. Turkish Journal Agricultural and Forestry 25: 31-36.

Zimdahl, R.L. (1980). Weed-crop competition: A review. International Plant Protection Center, Oregon. State University Carvallis, Oregon. 195 p.

Zollinger, R.K. & Lym, R.G. (2000). Identification and Control of Field Bindweed. Bull. W-802. North Dakota State University and Extension Service. 8 p.

Zuloaga, F.O., Morrone, O., Belgrano, M.J., Marticorena, C. & Marchesi, E. (eds.) (2008). Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur (Argentina, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden: 107: 1-983, 985-2286, 2287-3348.