

|                                                                                  |                                                                               |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------|--|
|  | <b>Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina<br/>1916 - 2016</b> |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------|--|

## **TOLERANCIA A LA INUNDACIÓN DE *CHLORIS GAYANA* (GRAMA RHODES): BASES ECOFISIOLÓGICAS ASOCIADAS.**

José Augusto Imaz<sup>1</sup> y Pablo Barbera<sup>2</sup>

1. Instituto de Investigación Animal para el Chaco Semiárido (IIACS-CIAP-INTA).  
Leales, Tucumán, Argentina. [augustoimaz@gmail.com](mailto:augustoimaz@gmail.com)
2. Estación Experimental Agropecuaria Mercedes (EEA Mercedes). INTA.  
Mercedes, Corrientes, Argentina.

### **INTRODUCCIÓN.**

Grama Rhodes (*Chloris gayana*) fue cultivada por primera vez en África hace más de cien años. Desde entonces, se transformó en una de las pasturas C<sub>4</sub> más utilizadas en áreas tropicales, subtropicales e incluso templadas a nivel mundial. Es principalmente utilizada como pastura, corte para heno y sembrada con la finalidad de recuperar sitios degradados. También es común encontrarla naturalizada en regiones donde posee una buena adaptación ecológica. Es importante destacar que Grama Rhodes es una de las especies forrajeras C<sub>4</sub> más tolerantes a salinidad, implantada con frecuencia en suelos que poseen una moderada afectación de sales. Por otro lado, relativamente pocos trabajos fueron realizados con el objetivo de evaluar específicamente la tolerancia a inundación que posee la especie en diferentes escenarios ecológicos y productivos. Además, la mayoría de las experiencias evalúan la tolerancia en términos de persistencia y productividad; sin embargo, solo algunas aproximaciones acerca de las estrategias que utiliza Grama Rhodes para hacer frente a la inundación fueron descriptas. En este capítulo intentaremos abordar el conocimiento actual que comprende la tolerancia a inundación de Grama Rhodes, como así también comprender algunas respuestas morfológicas, fisiológicas y anatómicas que desarrolla dicha especie para hacer frente a condiciones de estrés por exceso de agua.

### **Breve descripción de la especie**

La especie *Chloris gayana* K., conocida comúnmente como Grama Rhodes, es una gramínea perenne perteneciente a la tribu de las *Clorídeas*, nativa de África

|                                                                                  |                                                                               |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------|--|
|  | <b>Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina<br/>1916 - 2016</b> |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------|--|

tropical y subtropical. Esta especie forrajera se encuentra distribuida mundialmente: se cultivan en Estados Unidos (Texas), África, Australia, Japón, América Latina y bajo riego en Medio oriente (Bogdan, 1969; Boschma *et al.*, 2008). En cuanto a su morfología, *C. gayana* es estolonífera y cespitosa, con hojas perennes, glabras de 10-50 cm de longitud y tallos ascendentes (0,5-1 m de altura). Posee un porte erecto y capacidad de formar estolones que enraízan en los nudos y le permiten cubrir el suelo eficientemente. Esta especie se puede comportar como anual en regiones con inviernos extremadamente fríos o estaciones secas prolongadas (Bogdan, 1969). Si bien el crecimiento se detiene con 8 °C, con temperaturas de hasta -5 °C no presenta problemas severos de mortandad (Murata *et al.*, 1965). Las formas diploides son de origen subtropical, y por ello, más tolerantes al frío (Loch y Harvey, 1999). Resiste condiciones de sequía y salinidad (Haffar y Alhadrami, 1997) y situaciones de excesos hídricos temporarios (Bogdan, 1969; Kretschmer y Wilson, 1995; Cook *et al.*, 2005). Desarrolla en suelos con alto niveles de Na<sup>+</sup> (conductividad > 10 dS m<sup>-1</sup>). Es más tolerante a los altos niveles de pH que a los bajos, pudiendo crecer con rangos de pH entre 4,5 y 10 (Cook *et al.*, 2005). Es implantada con éxito bajo 700 mm anuales de precipitación. Los valores de producción anual de materia seca son muy variables dependiendo del cultivar, fertilidad del suelo y condiciones ambientales. En cuanto a su versátil utilización, es común encontrarla en planteos de pastoreo directo, producción de heno o ensilaje, como así también para estabilizar sitios con problemas de erosión.

### **Efectos de la inundación sobre el crecimiento de plantas, con énfasis en especies forrajeras.**

La inundación es un disturbio natural de importancia creciente que afecta la producción de ecosistemas naturales y cultivos del mundo (Rosenzweig *et al.*, 2002). Actualmente, producto de cambios climáticos a nivel mundial existe una expectativa de incremento en la frecuencia y severidad de los eventos de inundación (Arnell y Liu, 2001). La presencia de inundación induce un número de cambios en las propiedades del suelo y comportamiento de las plantas (Ponnamperuma, 1984; Jackson y Drew, 1984). El suelo anegado y la sumersión parcial o total de plantas, son estreses abióticos que influyen la composición y productividad en numerosas comunidades

|                                                                                  |                                                                                      |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|--|
|  | <p><b>Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina<br/>1916 - 2016</b></p> |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|--|

de plantas a lo largo del mundo (ver Lenssen *et al.*, 2004), principalmente debido a la falta de oxígeno para las raíces y tejidos aéreos que quedan parcial o totalmente sumergidos (Armstrong, 1979; Bailey-Serres y Voesenek, 2008; 2010). La falta de oxígeno es producto de la caída drástica en la tasa de intercambio de gases entre el suelo y la atmósfera (10.000 veces menor que en el aire) que provoca la película de agua sobre el suelo (Ponnamperuma, 1984). La baja oxigenación también disminuye la absorción de agua y nutrientes, lo que ocasionalmente crea una severa marchitez y deficiencia mineral en las plantas. Con la inundación también se puede incrementar a niveles tóxicos la concentración de gases derivados el metabolismo de la planta y los microorganismos del suelo, como el CO<sub>2</sub>, etileno y metano (Colmer, 2003). Sin embargo, frente a un ambiente anaeróbico provocado por la inundación, las plantas de especies tolerantes pueden responder a través de cambios anatómicos, morfológicos y fisiológicos relacionados con su supervivencia y crecimiento bajo tales condiciones (Koslowski y Pallardy, 1984; Colmer y Voesenek, 2009; Striker, 2012).

Los cambios anatómicos de mayor relevancia son la formación de aerénquima y de raíces adventicias que facilitan el transporte interno de oxígeno desde los órganos aéreos – en contacto con la atmósfera – hacia los tejidos sumergidos, beneficiando su crecimiento o permitiendo su supervivencia durante una inundación (Colmer, 2003a; Grimoldi *et al.*, 2005; Striker *et al.*, 2007; Teakle *et al.*, 2011). La proporción de aerénquima formado depende del genotipo (especie y cultivar) y de las condiciones ambientales que inducen su generación (temperatura y tiempo de exposición a la anoxia; Armstrong, 1979; Justin y Armstrong, 1987; Colmer, 2003). Originalmente, fueron descritas dos formas básicas de formación de aerénquima. La primera de ellas se denomina aerénquima esquizógeno (llamado también ‘expansígeno’ por Seago *et al.*, 2005) y el segundo tipo de aerénquima se conoce como aerénquima lisígeno (Justin y Armstrong, 1987; Seago *et al.*, 2005). En ambos casos, las lagunas aerénquimáticas ubicadas en la corteza de la raíz ofrecen un camino de baja resistencia para el movimiento difusivo longitudinal del oxígeno desde la base de la raíz hacia el ápice para facilitar su aireación (Armstrong, 1979; Colmer, 2003). Además de facilitar el transporte de oxígeno, la muerte de células producto de la formación de aerénquima lisígeno determina una disminución de la demanda energética respiratoria

|                                                                                  |                                                                                      |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|--|
|  | <p><b>Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina<br/>1916 - 2016</b></p> |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|--|

por parte del sistema radical, lo cual resulta beneficioso en una situación de estrés como la inundación donde la producción de ATP – vía aeróbica - es escasa (Hsiao y Huang, 1989). En gramíneas, el desarrollo de aerénquima en raíces como consecuencia de la inundación ha sido ampliamente documentado (revisiones de Smirnoff y Crawford, 1983; Justin y Armstrong, 1987). Ejemplos de ello, incluso más circunscriptos a gramíneas C<sub>4</sub> lo constituyen, entre otros, los trabajos de Baruch y Mérida (1995) para *Andropogon gayanus*, *Hyparrhenia rufa*, *Echinochloa polystachya* y *Brachiaria mutica*, lo informado por Grimoldi *et al.* (2005) para *Paspalum dilatatum* y *Paspalidium geminatum*, y el trabajo de Geurtz *et al.* (2005) para *Panicum decompositum*. A su vez, se conoce que la inundación también puede afectar la anatomía de tejidos aéreos (no sólo las raíces), como por ejemplo las vainas foliares. A nivel radical, fueron descriptas alteraciones en el patrón de crecimiento de *Panicum coloratum* e *Hyperthelia dissoluta* aumentando la producción de raíces adventicias, en particular sobre el nivel del suelo (Oosterheld y McNaughton, 1991). Se ha comprobado que el sistema de raíces adventicias de alta porosidad generado durante la inundación contribuye a la supervivencia de las plantas en ambientes sujetos a excesos hídricos (Kozlowski y Pallardy, 1984; Shimamura *et al.*, 2007).

Las respuestas morfológicas asociadas a la inundación incluyen curvaturas hiponásticas en hojas, aumento en el ángulo de inserción y elongación de los órganos aéreos, (Grimoldi *et al.*, 1999; Insausti *et al.*, 2001; Striker *et al.*, 2008; Manzur *et al.*, 2009; Pierik *et al.*, 2009; Mollard *et al.*, 2010), ubicación de la biomasa de la planta en estratos más altos y modificación en la asignación de recursos hacia una mayor relación tallo:raíz (Baruch, 1994a; Insausti *et al.*, 1999; Striker *et al.*, 2005). Dependiendo del nivel del agua de inundación, la sumersión de las plantas puede ser parcial o completa. La sumersión completa induce cambios en la morfología de las hojas. Al respecto, se ha informado que *Rumex palustris*, *R. crispus* y *Phalaris arundinacea* desarrollan una mayor área foliar específica cuando sus hojas crecen debajo del agua (Vervuren *et al.*, 1999) y una cutícula delgada; dichas aclimataciones resultan en aumentos en los niveles de fotosíntesis bajo el agua (Mommer *et al.*, 2004, 2005). Incrementos en la altura de las plantas y la longitud de las hojas bajo condiciones de inundación son respuestas comunes de especies tolerantes que

|                                                                                  |                                                                                      |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|--|
|  | <p><b>Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina<br/>1916 - 2016</b></p> |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|--|

posibilitan la emergencia de las hojas fuera del agua para recobrar el contacto con el aire atmosférico (Laan *et al.*, 1990; Grimoldi *et al.*, 1999; Voesenek *et al.*, 2006). En este sentido, las plantas tolerantes a la inundación que particionan más carbono hacia la parte aérea en desmedro del crecimiento radical (ej. ver *Panicum coloratum* y *Hyperthelia dissoluta* en Oosterheld y McNaughton, 1991) suelen tener una mayor relación tallo:raíz facilitando la ubicación de las hojas por encima del nivel del agua, como fuera mencionado (Laan *et al.*, 1990; Striker *et al.*, 2005; 2011c). Al contrario, plantas sensibles a inundación no incrementan y a menudo disminuyen la longitud de láminas o altura de plantas en condiciones de anegamiento o inundación (Oosterheld y McNaughton, 1991).

El efecto de la inundación sobre el crecimiento puede variar de acuerdo a características propias tanto del anegamiento como de las plantas. Entre las primeras, se destacan la intensidad (*i.e.* altura del agua), duración y frecuencia de inundación (Anderson, 1972; 1974; Chen *et al.*, 2011). Con respecto a la intensidad de inundación, se observaron cambios en la estrategia de crecimiento en *L. tenuis* dependiendo del grado de sumersión de las plantas (Manzur *et al.*, 2009). Cuando los tallos se encuentran totalmente sumergidos, suspenden su crecimiento sin acumular biomasa y las plantas sobreviven a expensas del consumo conservativo de reservas almacenadas (estrategia de quiescencia), mientras que cuando la sumersión es parcial el crecimiento de raíces cesa y la partición de carbono prioriza la extensión de tallos incurriendo mayormente en el uso de carbohidratos de reserva para ello (estrategia de escape). Tales estrategias de escape o quiescencia también fueron observadas entre distintos cultivares de *Oryza sativa* (Setter y Laureles, 1996), entre especies del género *Rumex* (*R. crispus* vs. *R. palustris*; ver Laan y Blom, 1990; Voesenek *et al.*, 1990) y entre ecotipos de *Ranunculus repens* (Lynn y Waldren, 2003). Sin embargo, la habilidad de una especie de persistir depende no solamente de las respuestas a la inundación *per se*, sino también de la habilidad para recuperarse (retomar el crecimiento) durante el período post-inundación (Davies *et al.*, 2000a, b; Striker 2008; 2012; Striker *et al.*, 2011c). Las diferencias en la tolerancia a inundación, en términos de biomasa de tallos, puede también ponerse en evidencia durante el periodo post-inundación (Davies *et al.*, 2000).

|                                                                                  |                                                                               |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------|--|
|  | <b>Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina<br/>1916 - 2016</b> |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------|--|

Entre las características de las plantas que afectan sus respuestas a la inundación se destaca especialmente el estadio ontogénico en el cuál sucede el anegamiento (Crawford, 2003). En este sentido, los efectos de la inundación en plantas de una misma especie pero de diferente edad, como así también el momento de ocurrencia de la inundación, dentro del ciclo de crecimiento, han sido raramente aspectos muy poco explorados (Newsome *et al.*, 1982; Crawford, 2003). No obstante, es generalmente aceptado que plántulas y plantas adultas de una misma especie pueden diferir en el grado de tolerancia a inundación (Ram *et al.*, 2002, Crawford, 2003; Jackson y Ram, 2003). A modo de ejemplo, puede citarse que *Oryza sativa* (arroz) es capaz de germinar bajo anoxia pero sus plántulas no pueden seguir creciendo a menos que se supere el nivel de agua existente (Ram *et al.*, 2002; Jackson y Ram, 2003); luego el comportamiento de plantas adultas puede inclusive incrementarse cuando crece bajo condiciones de inundación (Colmer *et al.*, 2003).

### **Tolerancia a inundación de *Chloris gayana***

Establecer la tolerancia a inundación que posee una especie forrajera en particular requiere tener en cuenta, además de los factores relacionados al material genético, la influencia de factores ambientales, como sí también aquellos factores asociados al manejo agronómico. En este sentido, y como fuera descripto en el apartado previo, el escenario de inundación condiciona el grado de tolerancia a esta condición de estrés. En relación a los factores ambientales, las especies forrajeras tropicales o megatérmicas, muestran un crecimiento concentrado durante la estación cálida, lo cual representa un aumento en la demanda de oxígeno por parte de las raíces. La presencia de inundación en una condición de crecimiento activo puede no solo limitar la captura de oxígeno, sino también agudizar la carencia del mismo, y como consecuencia provocar un estrés severo. En cuanto a factores de índole agronómico, la utilización de la biomasa forrajera producida, en relación a la intensidad (altura de pastoreo o corte) y frecuencia (periodo comprendido entre dos eventos de corte o pastoreo directo), puede afectar el grado de tolerancia a la inundación de *C. gayana*. Un evento de inundación posterior a un período de pastoreo intenso podría afectar negativamente la recuperación de la biomasa forrajera, o incluso, derivar en la muerte

|                                                                                  |                                                                                      |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|--|
|  | <p><b>Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina<br/>1916 - 2016</b></p> |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|--|

de las plantas. En este contexto, la fotosíntesis contemporánea de gramíneas forrajeras a partir del área foliar remanente es uno de los principales mecanismos que permiten recobrar un crecimiento activo luego de una defoliación (Schnyder y Visser, 1999) y hacer frente al estrés por inundación, promoviendo el crecimiento de nuevas hojas por encima del nivel de agua. Sin embargo, y para este caso en particular, una defoliación intensa podría promover cambios en la asignación de biomasa, y por consiguiente acentuar el estrés por inundación (Oosterheld y McNaughton, 1991). Ambas situaciones representan solo algunos ejemplos de cómo la interacción genotipo-ambiente-manejo pueden influir en la tolerancia a la inundación de *C. gayana*.

La tolerancia a inundación depende, entre otros factores, del material genético a nivel de especie forrajera y cultivar. *C. gayana* es una especie forrajera mundialmente distribuida; a pesar de ello, es difícil encontrar evidencia científica que evalúe en profundidad aspectos relacionados a la tolerancia a inundación. Es comúnmente aceptado que *C. gayana* posee un crecimiento vigoroso en suelos bien drenados y fértiles (Bryans y Evans, 1973), también fue descrita como tolerante al anegamiento temporario (hasta 10 o 15 días, Bodgan, 1958, 1960, Dannhauser, 1991, Kretschmer y Wilson, 1995) y, para el caso de plantas adultas establecidas, es capaz de tolerar inundaciones parciales prolongadas. Sin embargo, existen resultados contrastantes en relación a la regeneración de plántulas luego de una inundación durante el periodo de implantación (Anderson, 1974; Imaz *et al.*, 2013). Con respecto a otras forrajeras tropicales, *C. gayana* parece tolerar mejor las inundaciones prolongadas que *Megathyrsus maximus* (ex *Panicum maximum*) en términos de reducción en la tasa de expansión foliar y por consiguiente en la acumulación de forraje; por otro lado, *M. maximus* mostró mayores potenciales de producción cuando las condiciones hídricas de capacidad de campo son restablecidas (Ralf Mass Junior *et al.*, 2016). Anderson (1974) reportó que plantas establecidas de diferentes cultivares de *Pennisetum ciliare* mostraron una alta correlación entre la exposición de las hojas por encima del agua y la tolerancia a inundación, independientemente a la duración del estrés. Para el caso de *C. gayana*, la biomasa remanente por encima del agua no mostró ser un factor determinante en condiciones de inundación invernal y estival prolongadas con un nivel de agua inferior a 25 cm (inundación parcial en relación a la altura de planta, 75 cm

|                                                                                  |                                                                                      |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|--|
|  | <p><b>Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina<br/>1916 - 2016</b></p> |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|--|

aprox.), probablemente debido a que la biomasa foliar remanente de las plantas no fue una limitante severa para la aireación de los tejidos sumergidos (Imaz, 2008; Imaz *et al.*, 2015). Por otro lado, *C. gayana* mostro una pobre adaptación en suelos de desmonte donde el nivel freático se mantiene elevado durante la estación lluviosa para las condiciones ambientales del cerrado brasileiro. Bajo esta condición, que por lo general produce solo la sumersión del sistema radical, otras especies forrajeras tropicales como *Andropogon gayanus*, *Brachiaria humidícola* y *Bracharia decumbens* mostraron una mayor persistencia y crecimiento que *C. gayana* (Días-Filho, 2005). En el litoral argentino (provincias de Corrientes y Misiones), donde se registran inundaciones frecuentes, la especie presenta aceptable persistencia en muchos ambientes bien drenados, pero es superada en campos tendidos o semi-inundables por otras especies, como *Setaria sphacelata* y *Panicum coloratum* var. *Makarikariensis* (Royo Pallarés y Altuve, 2000). Para ambientes planos e inundables de la región, se utilizan otras especies como pasto Nilo (*Acroceras macrum*) y humidícola (*Brachiaria humidícola*). En bajos alcalinos del centro de Entre Ríos (Argentina) se reportó buen desempeño de la especie (Re, 2013), al igual que en bajos alcalinos y alcalino-salinos del sur de Santa Fé (Monti *et al.*, 2013) en donde la mayor limitante para la persistencia fueron las bajas temperaturas invernales y no la inundación. En las zonas del NEA que presentan regímenes de precipitación superiores a los 1400 mm.año<sup>-1</sup>, los ambientes de relieve cóncavo, los bajos y las depresiones presentan condiciones de excesivo anegamiento para *C. gayana*. En estos ambientes fue recomendado el uso de otras forrajeras, más adaptadas para vegetar en condiciones de anegamiento permanente o semipermanente (Barbera, 2016; Comunicación personal).

Debido a que la condición de tolerancia a la inundación de *C. gayana* puede ser afectada por diversos factores, a continuación se describen tres experiencias centradas en evaluar las respuestas anatómicas, morfológicas y fisiológicas de *C. gayana* en diferentes estadios ontogénicos, momentos dentro del ciclo de crecimiento e intensidad y duración del estrés. De este modo, es posible analizar las diferentes respuestas y estrategias que esta especie es capaz de utilizar ante diversos escenarios de inundación, y por consiguiente, evaluar la factibilidad de implantación, persistencia y potencial de crecimiento para cada caso en particular.

|                                                                                  |                                                                               |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------|--|
|  | <b>Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina<br/>1916 - 2016</b> |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------|--|

## **Tolerancia a la inundación de *Chloris gayana* en estadíos iniciales del crecimiento y frente a intensidades crecientes de inundación.**

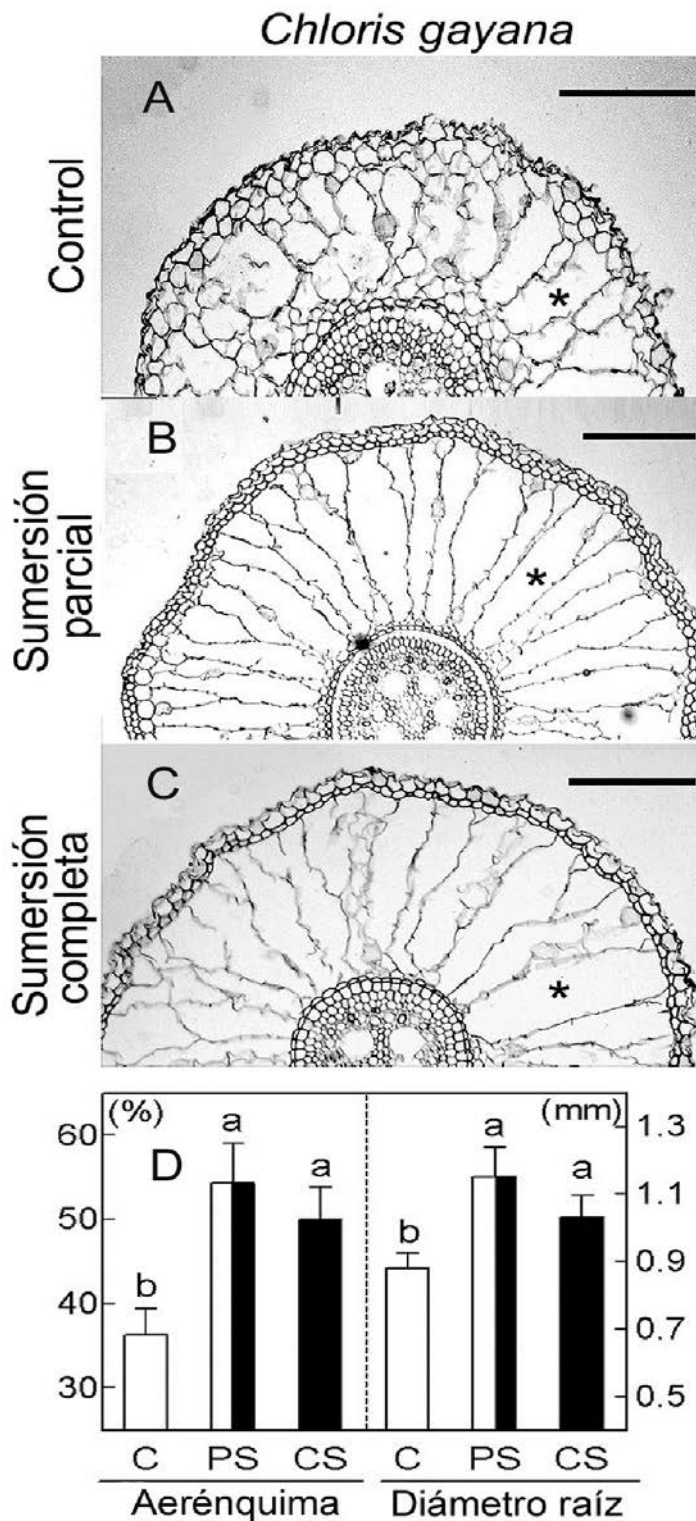
El objetivo de esta experiencia fue evaluar la tolerancia a inundación de plántulas de *C. gayana* (cv. Fine Cut) sometidas a intensidades crecientes de inundación. El experimento simuló las condiciones ambientales de una implantación primavera-estival en el marco de su incorporación en pastizales templados húmedos y/o sub-tropicales. Se utilizaron plántulas de 3-4 hojas expandidas, aproximadamente 2 semanas desde su emergencia, las cuales crecieron en macetas con arena y suelo (1:1 v/v) en condiciones normales de temperatura y riego controlado. Las plántulas fueron sometidas a tres tratamientos de inundación en base a un diseño completamente aleatorizado (DCA = 10 repeticiones): 1) Control: manteniendo a capacidad de campo; 2) Sumersión parcial: las plántulas fueron inundadas hasta la mitad de su altura inicial; 3) Sumersión completa: plántulas totalmente sumergidas (50% por encima de su altura inicial). Luego de 14 días de inundación, los tratamientos fueron removidos y se evaluó la recuperación de las plantas durante 12 días en condiciones hídricas de capacidad de campo.

Los resultados obtenidos demostraron que *C. gayana* es capaz de tolerar excesos de agua que comprometan la sumersión completa de sus plántulas para un período de hasta dos semanas sin evidenciar muerte de plántulas. En relación a cambios observados en la anatomía radical, se encontró una alta presencia de aerénquimas constitutivos (ca. 37%) asociados a lagunas aerenquimáticas lisígenas dispuestas en forma radial en la corteza de la raíz, separada por hileras de células parenquimáticas (o sus paredes remanentes) y rodeadas por un anillo de células esclerenquimáticas en la exodermis (Figura 1A). En condiciones de sumersión parcial y completa, la proporción de aerénquima se incrementó hasta 50%, lo cual respondió a una lisis adicional de células en la corteza de la raíz y a un aumento del diámetro radical en un 15% superior bajo condiciones de exceso de agua (ver Figura 1B,C,D). Es importante destacar que la generación de tejidos aerenquimáticos puede ser observada en gramíneas forrajeras tropicales con la finalidad de reducir el costo energético asociado al crecimiento por unidad de biomasa, no solo en condiciones de



## Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina 1916 - 2016

inundación, sino también como respuesta a otros estreses ambientales, como por ejemplo los períodos de sequía (Hsiao y Huang, 1989).

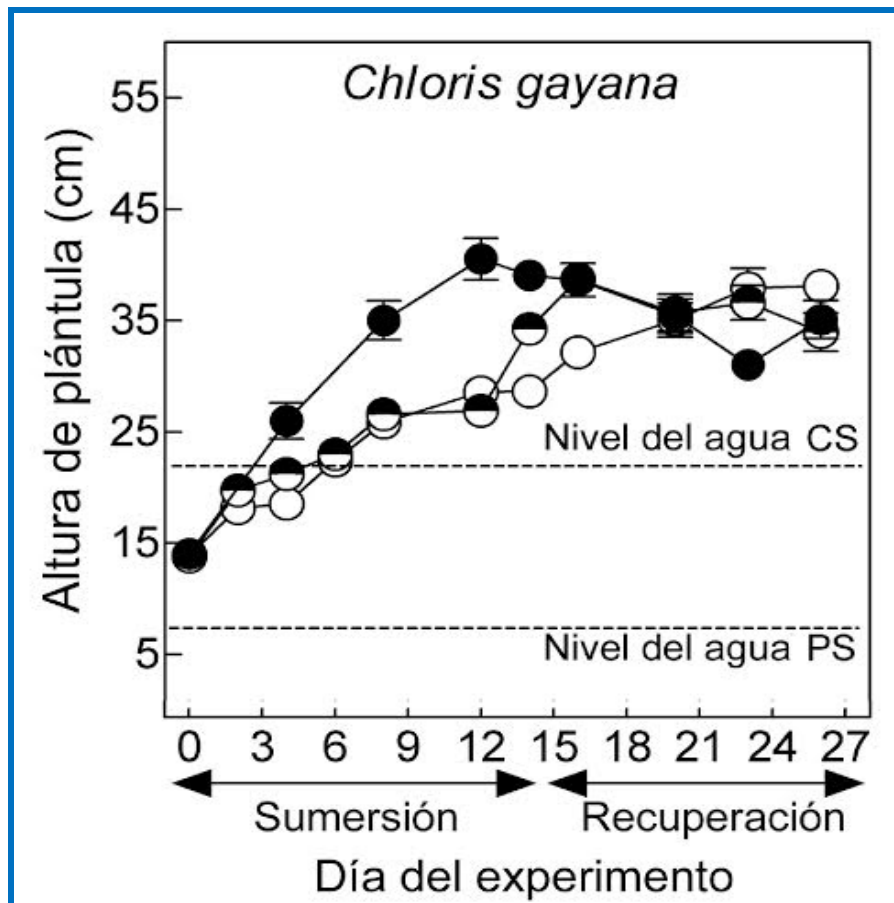


**Figura 1:** Características anatómicas de raíces en plántulas de *Chloris gayana* sometidas a: A) condiciones control (C); B) sumersión parcial (PS); y C) sumersión completa (CS). El periodo de sumersión fue de 14 días. Los asteriscos indican lagunas de aerénquima lisígenas; D) Aerénquimas (%) y diámetro radical (mm). Las barras de escala representan 200 micrómetros. Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) entre los tratamientos dentro de cada especie sobre la base de la prueba de Tukey. Los valores son medias  $\pm$  S.E de diez repeticiones.



## Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina 1916 - 2016

La tolerancia a la sumersión completa se basó en dos respuestas principales: (i) la partición de biomasa ganada durante el período de sumersión prioritariamente hacia el crecimiento aéreo y (ii) a un mayor alargamiento de láminas foliares. Ambas respuestas contribuyeron a que las plántulas de *C. gayana* logaran una rápida emergencia del agua a través del aumento en la altura de plántula (Figura 2).



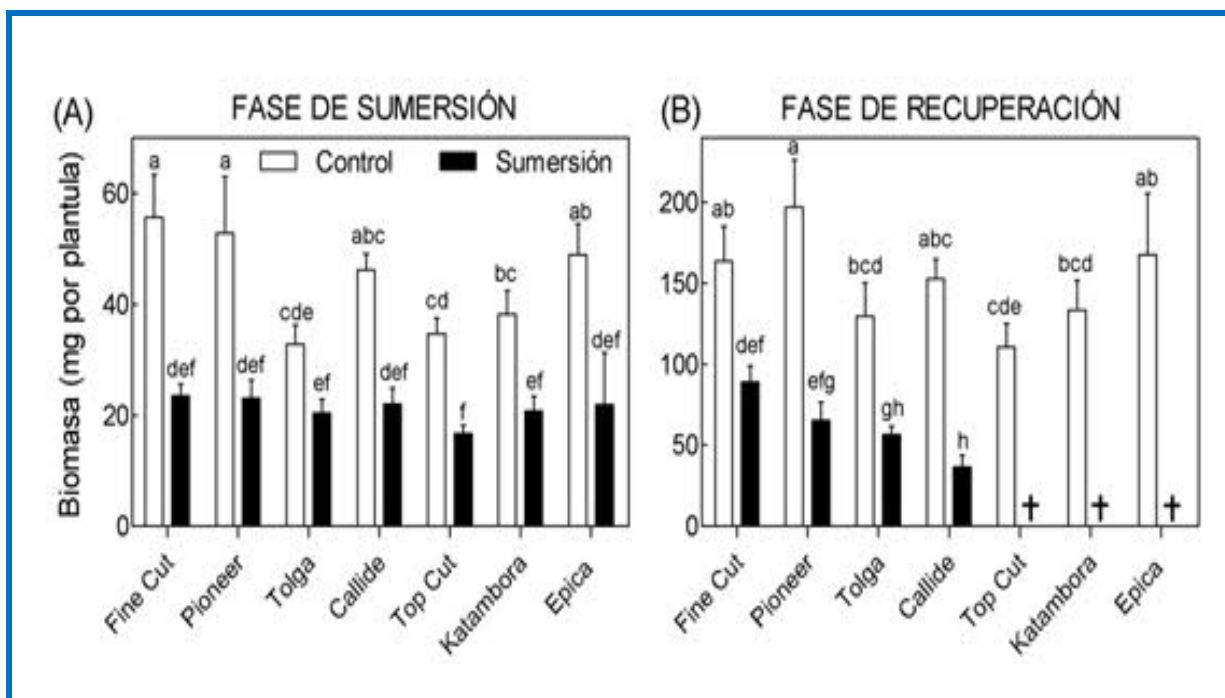
**Figura 2:** Altura de las plántulas de *Chloris gayana* sometidas a condiciones control (C), sumersión parcial (PS) y sumersión completa (CS). El período de sumersión fue de 14 días y el período de recuperación fue de 12 días. Las líneas discontinuas indican la profundidad del agua de los tratamientos de sumersión. Los valores son medias  $\pm$  S.E de diez repeticiones.

Esta capacidad de de-sumersión le otorgaría una elevada probabilidad de supervivencia y establecimiento de sus plántulas en situaciones donde la intensidad de inundación es alta (*i.e.* cuando la profundidad del agua compromete la sumersión de plántulas), (ver también Crawford, 2003; Lenssen *et al.*, 2004). A pesar de que el tratamiento de sumersión completa generó una reducción en el crecimiento en



## Gramma Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina 1916 - 2016

comparación con las plantas control, *C. gayana* priorizó el crecimiento del estrato superior en detrimento de las raíces (Figura 3, panel izquierdo) durante la sumersión. Luego, durante el período de recuperación, fue capaz de restablecer el crecimiento de las raíces y acumular una biomasa radical similar a las plantas bajo sumersión parcial (Figura 3, panel derecho).



**Figura 3:** Biomasa seca aérea y radical de plántulas de *Chloris gayana* sometidas a condiciones control (C), sumersión parcial (PS) y sumersión completa (CS). El gráfico se divide en dos paneles: el panel de la izquierda muestran la biomasa en el día 0 (inicial) y en el día 14 (post-sumersión), mientras que el panel de la derecha muestra la biomasa en el día 26 (post-recuperación). Tener en cuenta las escalas diferentes entre los paneles izquierdo y derecho. Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) sobre la base de la prueba de Tukey en cada período. Los valores son medias  $\pm$  S.E. de diez repeticiones.

En condiciones de sumersión parcial, las plántulas fueron capaces de crecer acumulando 70-80% de la biomasa aérea y radical con respecto a sus controles (Figura 3). La misma respuesta fue observada en otras especies forrajeras  $C_4$  tolerantes a inundación como *Brachiaria mutica*, *Echinochloa polystachya* (Baruch, 1994), *Panicum antidotale* (Ashraf, 2003) y *Paspalum dilatatum* (Striker *et al.*, 2008). En términos relativos, la buena performance de las plantas bajo este escenario estuvo asociado a dos respuestas principales que permitieron la captación y transporte de oxígeno para

|                                                                                  |                                                                                                     |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|--|
|  | <p align="center"><b>Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina<br/>1916 - 2016</b></p> |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|--|

facilitar la aireación de los tejidos sumergidos (Colmer, 2003; Colmer y Voesenek, 2009). Primero, la habilidad *C. gayana* para incrementar la altura de plántula al igual que los controles durante el experimento y un aumento progresivo de la proporción de hojas por encima del nivel de agua (Laan *et al.*, 1990). En segundo lugar, el transporte de oxígeno hacia las raíces por mecanismos de difusión fue facilitado por una alta proporción de aerénquimas constitutivos iniciales, lo cual aumentó aún más bajo sumersión parcial como resultado de un incremento en el diámetro de raíces y de la lisis de células en la corteza de la raíz.

Los resultados descriptos son importantes para la ecofisiología y manejo de estas especies forrajeras cuando se busca el éxito en el establecimiento de las plántulas en suelos de pastizales naturales y pasturas que sufren de potenciales inundaciones. En zonas afectadas por eventos de inundación poco profunda, las respuestas observadas en *C. gayana*, las cuales involucran el aumento de aerénquimas y la ubicación de la mayoría de las hojas sobre el agua, permitirían mantener un crecimiento sustancial de las plántulas. En cambio, en áreas deprimidas en las cuales la inundación puede provocar la sumersión completa de las plántulas, *C. gayana* demostró ser capaz de ajustar sus respuestas de partición de carbono, promoviendo la elongación de sus hojas y priorizando el crecimiento aéreo, como las respuestas más importantes de su estrategia de “escape” de la sumersión.

### **Variabilidad de la tolerancia a la inundación.**

*C. gayana* presenta una gran variabilidad en términos de distribución ecológica, lo cual contribuyó al mejoramiento genético de la especie. Loch y Ferguson (1999) reportaron la existencia de 22 cultivares comerciales a partir de una encuesta mundial. Dentro de los materiales genéticos encontramos formas diploides y tetraploides. Los tetraploides son, por lo general, de origen tropical; mientras que los diploides poseen un origen subtropical, y por consiguiente tienden a ser más tolerantes al frío. Dentro de los diploides se diferencian tres grupos (Loch *et al.*, 2003), a) Grupo Pioneer: que incluye cultivares ampliamente utilizados como Pioneer, Nzoia, Bell y Top Cut; b) Grupo Katambora: denominación que aglomera materiales principalmente derivados de cv. Katambora, como Nemkat and Fine Cut y; c) Grupo Japonés: donde se encuentran los

|                                                                                  |                                                                                                     |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|--|
|  | <p align="center"><b>Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina<br/>1916 - 2016</b></p> |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|--|

cultivares Hatsunatsu y Asatsuyu. Los tetraploides pueden ser diferenciados en a) Grupo Giant: donde encontramos a Callide, Mpwapwa y Kongwa y; b) Grupo East África: son de origen africano (Kenia), como Masaba, Mbarara, Pokot, Boma, Elmba y Samford. Si bien el mejoramiento genético no estuvo orientado a obtener un material tolerante a inundación, algunos cultivares pueden mostrar una mejor adaptación ya originalmente fueron seleccionados a partir de comunidades ubicadas en sitios propensos a sufrir eventos de inundación, como márgenes de ríos o condiciones alternas de anegamiento (Went, 1952; Loch *et al.*, 2003).

Una reciente experiencia (Grimoldi *et al.*, 2015) evaluó la tolerancia a la sumersión completa de plántulas pertenecientes a diferentes cultivares (Fine Cut, Pionner, Tolga, Callide, Top Cut, Katambora, Épica) que consideró aspectos de supervivencia y acumulación de biomasa durante 14 días de sumersión y dos semanas de recuperación posterior. Durante la fase de sumersión no se evidenciaron diferencias entre cultivares ya que todas las plantas sobrevivieron y alcanzaron una biomasa similar (Figura 4). Los cultivares Fine Cut, Pionner, Callide y Épica INTA mostraron un mayor potencial de crecimiento bajo condiciones control. Sin embargo, durante la fase de recuperación existieron diferencias en términos de mortandad de plántulas y crecimiento. De los siete cultivares evaluados, cuatro sobrevivieron (Fine Cut, Pioneer, Tolga y Callide) mientras que en los otros tres se evidenció la muerte de la totalidad de las plántulas (Top Cut, Katambora, Épica INTA). Esta experiencia destaca la importancia de evaluar la recuperación de las plantas luego de un evento de estrés para determinar el verdadero potencial para superar dichas condiciones. Además, dos de los cultivares que sobrevivieron, Fine Cut y Pioneer, alcanzaron siempre la mayor biomasa acumulada tanto en condiciones control como en condiciones de sumersión previa.

|                                                                                  |                                                                                      |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|--|
|  | <p><b>Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina<br/>1916 - 2016</b></p> |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|--|

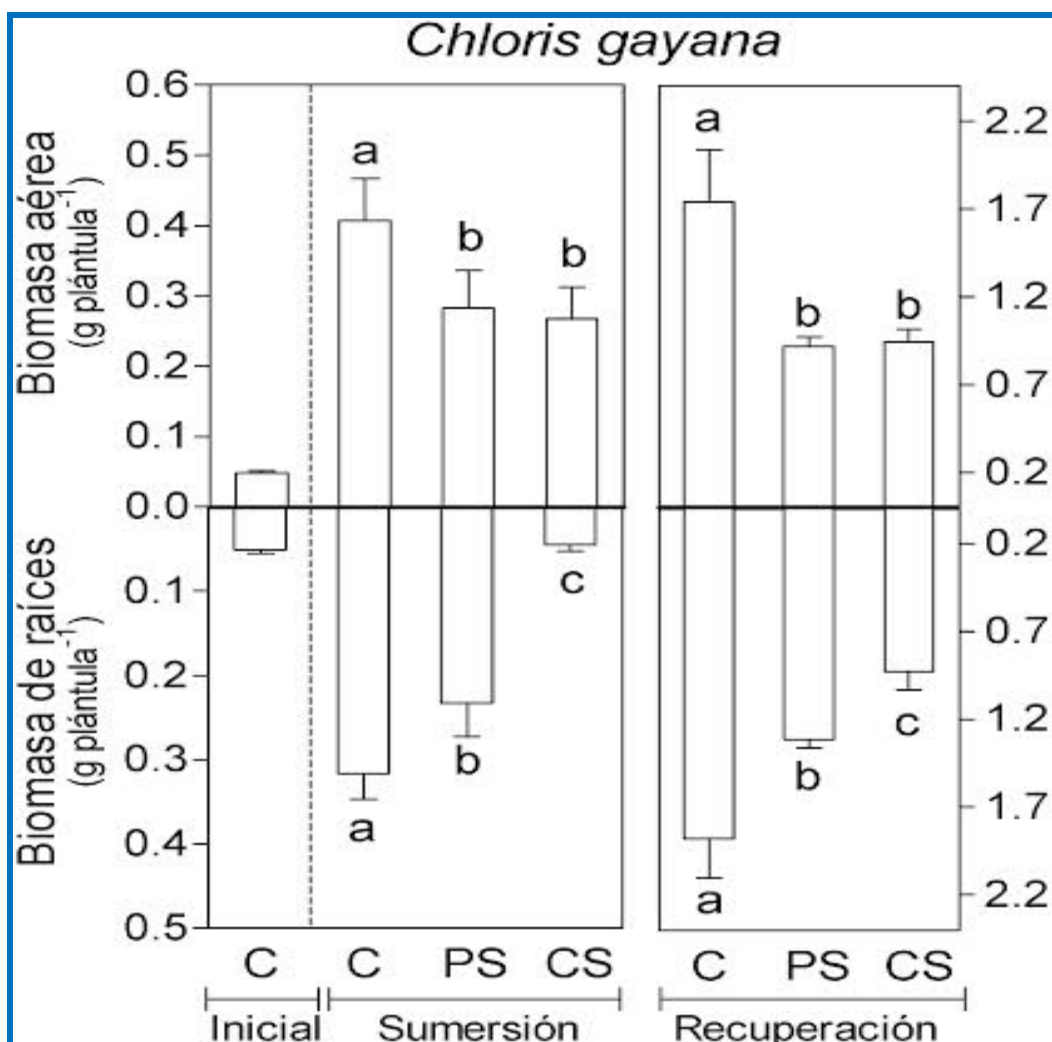
La experiencia descrita a continuación evaluó la tolerancia a inundación en plantas adultas de *C. gayana* (cv. Fine Cut) durante diferentes momentos del ciclo de crecimiento los cuales contemplaron una inundación invernal prolongada durante el reposo vegetativo y una inundación primaveral durante el rebrote. Con esta finalidad, plantas de 10 meses creciendo en macetas con arena y suelo (1:1 v/v) fueron sujetas a cuatro tratamientos, utilizando un diseño completamente aleatorizado (DCA=10): 1) Control no-inundado mantenido a capacidad de campo; 2) Inundación invernal por 50 días durante el período de reposo vegetativo; 3) Inundación primaveral por 20 días durante el rebrote y 4) Inundación continua por 70 días abarcando el reposo vegetativo y el rebrote primaveral. La intensidad de inundación fue de 8 cm de altura con respecto a la base las matas. Luego, las plantas se dejaron crecer por un período de 30 días en condiciones control durante la primavera para evaluar su recuperación.

Los resultados mostraron que la **inundación invernal (I)** de las plantas durante 50 días, redujo la acumulación de biomasa total (Figura 5). Esta reducción se generó a partir de una menor acumulación de biomasa de láminas+vainas en un 43% y la biomasa radical en un 57% con respecto a los controles no inundados. La biomasa de las bases (presumiblemente donde se alojan las reservas de carbohidratos) fue significativamente menor en plantas inundadas durante el invierno. El rebrote primaveral también se vio afectado por la inundación invernal. Aquellas plantas con historia previa de inundación invernal (I), pero creciendo sin inundación durante el rebrote, vieron reducida su acumulación de biomasa en un 20-23% con respecto a los controles. Cuando las plantas de *C. gayana* fueron inundadas solo en **primavera (P)**, la merma en la biomasa total fue del 21 %. En el escenario más estresante, es decir, cuando las plantas fueron inundadas tanto durante el invierno como durante la primavera (I+P: 70 días seguidos de inundación) las plantas produjeron 54% menos biomasa que los controles, y un 30% menos que las que fueron inundadas sólo en invierno o sólo en primavera, respectivamente. Con respecto a la biomasa de raíces, la inundación durante el período de rebrote determinó una menor biomasa de raíces, equivalente a un 32% de la biomasa radical lograda por las plantas control y cuando las plantas fueron inundadas tanto durante el invierno como la primavera, se observó un patrón de respuestas similar al observado para la inundación sólo primaveral. En este



## Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina 1916 - 2016

sentido, es importante destacar que una inundación primaveral de corta duración, produjo el mismo efecto que una inundación prolongada sobre el crecimiento radical.



**Figura 5:** Biomasa seca total, aérea, de bases y radical de plantas adultas de *Chloris gayana* sometidas a condiciones control (C), inundación invernal (I), inundación primaveral (P), inundación I+P. Los gráficos muestran los valores de biomasa (g planta<sup>-1</sup>) en el día 0 (inicial), en el día 50 (inundación invernal), en el día 70 (inundación primaveral) y en el día 100 (recuperación). Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) sobre la base de la prueba de Tukey en cada período. Los valores son medias  $\pm$  S.E de ocho a diez repeticiones.

Notablemente, al final del período de recuperación (día 100) las plantas lograron recuperarse completamente y alcanzar una performance equivalente a sus respectivos controles en términos de biomasa total, láminas+vainas y de raíces, independientemente del tratamiento de inundación al cual habían sido sujetas. La excepción a ello fue la biomasa de las bases, las cuales no exhibieron una

|                                                                                  |                                                                                                     |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|--|
|  | <p align="center"><b>Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina<br/>1916 - 2016</b></p> |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|--|

recuperación al igual que el resto de los compartimentos. En este sentido, trabajos realizados en especies de pasturas megatérmicas, dentro de las cuales se encuentra incluida *C. gayana*, muestran que la utilización de reservas asociadas a carbohidratos no estructurales ubicadas en la base de los tallos es una estrategia comúnmente utilizada con el objetivo de mantener la funcionalidad de los tejidos vegetales durante períodos de estrés o momentos del año donde el crecimiento es reducido o nulo (Soares Filho, 1991; De Visser, 1997).

La investigación demuestra que *C. gayana* es capaz de tolerar la inundación invernal y primaveral sin exhibir muerte de plantas. Sin embargo, el grado de tolerancia, en términos de crecimiento, varía ligeramente según el momento de inundación. La inundación invernal disminuyó el crecimiento aéreo y radical, mientras que durante la primavera, cuando las plantas comenzaron a rebrotar, los individuos de ambas especies con historia previa de inundación (I) tuvieron menos biomasa. Las plantas que fueron inundadas solo durante el rebrote (P) mostraron una leve mejor tolerancia a nivel de biomasa aérea. Ambos períodos de inundación combinados (I+P) provocaron un efecto aditivo de reducción en el crecimiento. Sin embargo, a pesar de la reducción de biomasa evidenciada, las plantas fueron capaces de recuperarse ante la situación de estrés mostrando un crecimiento vigoroso pos-inundación bajo condiciones térmicas en incremento durante la primavera.

En base a estos resultados obtenidos, es posible evaluar algunas alternativas para el manejo de pasturas establecidas de *C. gayana* sujetas a eventuales inundaciones; a) la utilización mediante pastoreo durante períodos de inundación podría no solo acentuar las reducciones en la biomasa forrajera, sino que también comprometer los mecanismos de recuperación al estrés evidenciados durante el rebrote; b) la utilización de pasturas inundadas en crecimiento podría ser más perjudicial que la utilización durante el reposo vegetativo; ya que, un período de inundación casi tres veces menor durante el rebrote produjo similares efectos sobre la performance de plantas inundadas durante el reposo vegetativo; c) la utilización de pasturas luego de un período de crecimiento activo pos-inundación podría, por un lado, permitir la total recuperación de las plantas; y por otro lado, contribuir a un mejor aprovechamiento del forraje sin comprometer el desempeño posterior.

|                                                                                  |                                                                                      |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|--|
|  | <p><b>Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina<br/>1916 - 2016</b></p> |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|--|

## Comentarios finales

El conocimiento actual acerca de la tolerancia a inundación de *Chloris gayana* sugiere que la especie posee adaptaciones funcionales de índole morfológicas, fisiológicas y anatómicas que le permiten sobrevivir e incluso alcanzar un crecimiento vigoroso bajo condiciones de inundación. Sin embargo, los escenarios de sumersión completa, como así también las inundaciones prolongadas (especialmente durante el crecimiento vegetativo) pueden afectar negativamente el crecimiento radical, la producción de biomasa aérea y hasta provocar la muerte de plantas. *Chloris gayana* muestra una buena adaptación a situaciones de inundaciones temporarias de distinta intensidad, y por otro lado, no persiste en escenarios de inundación semi-permanentes o permanentes, en especial aquellos asociados a condiciones de salinidad elevadas.

Es importante destacar la influencia que poseen factores climáticos y agronómicos sobre la capacidad de tolerar eventos de inundación. De este modo, la selección del material genético adecuado, prácticas agronómicas que favorezcan una buena implantación como así también el manejo del pastoreo o corte directo, determinan la persistencia de la especie en condiciones de exceso hídrico.

## BIBLIOGRAFIA

1. Akman, M.; A. V. Bhikharie; E. H. MacClean; A. Boonman; E. J. W. Visser; M. Schranz y P. H. van Tienderen. 2012. Waitor escape? Contrasting submergence tolerance strategies of *Rorippa amphibia*, *Rorippa sylvestris* and their hybrid. *Annals of Botany* 109:1263-1276. doi:10.1093/aob/mcs059.
2. Anderson, E. R. 1972. Flooding tolerance of *Panicum coloratum*. *Queensland Journal of Agricultural and Animal Sciences* 29: 173–179.
3. Anderson, E. R. 1974. Flooding tolerance of *Cenchrus ciliaris* cultivars. *Queensland Journal of Agricultural and Animal Sciences* 8: 33-40.
4. Anderson, J. A. y C. M. Taliaferro. 1995. Laboratory freeze tolerance of field-grown forage bermudagrass cultivars. *Agronomy Journal* 87:1017-1020.
5. Anderson, J. A.; C. M. Taliaferro y D. L. Martin. 2002. Freeze tolerance of Bermuda grasses; vegetatively propagated cultivars intended for fairway and putting green use, and seed-propagated cultivars. *Crop Science* 42:975-977.
6. Armstrong, J. y W. Armstrong. 2005. Rice: sulphide-induced barriers to root radial oxygen loss, Fe<sup>2+</sup> and water uptake, and lateral root emergence. *Annals of Botany* 96: 625–638.
7. Armstrong, J.; R. E. Jones y W. Armstrong. 2006. Rhizome phyllosphere oxygenation in *Phragmites* and other species in relation to redox potential,

|                                                                                  |                                                                                      |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|--|
|  | <p><b>Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina<br/>1916 - 2016</b></p> |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|--|

- convective gas flow, submergence and aeration pathways. *New Phytologist* 172: 719–731.
8. **Armstrong, W.** 1979. Aeration in higher plants. *Advances in Botanical Research* 7: 225–332.
  9. **Armstrong, W. y P. M. Beckett.** 1985. Root aeration in unsaturated soil: A multi-shelled model of oxygen distribution and diffusion with and without sectoral blocking of the diffusion path. *New Phytologist* 100: 293–311.
  10. **Armstrong, W. y M. C. Drew.** 2002. Root growth and metabolism under oxygen deficiency. En: Y. Waisel, A. Eshel and U. Kafkafi (Eds.), *Plant roots. The hidden half*. M. Dekker, New York: 729–761.
  11. **Arnell, N. y C. Liu.** 2001. Climatic Change 2001: hydrology and water resources. Report from the Intergovernmental Panel on Climate Change. <http://www.ipcc.ch/> [Verified 28 July 2011].
  12. **Ashraf, M.** 2003. Relationships between leaf gas exchange characteristics and growth of differently adapted populations of Blue panic grass (*Panicum antidotale* Retz.) under salinity or waterlogging. *Plant Science* 165–75. doi:10.1016/S0168-9452(03)001286.
  13. **Bailey-Serres, J. y L. A. C. J. Voesenek.** 2008. Flooding stress: acclimations and genetic diversity. *Annual Review of Plant Biology* 59: 313–339.
  14. **Bailey-Serres, J.; T. Fuka; P. Ronald; A. Ismail; S. Heuer y D. Mackill.** 2010. Submergence tolerant rice: SUB1's journey from landrace to modern cultivar. *Rice* 3: 138–147.
  15. **Bailey-Serres, J. y L. A. C. J. Voesenek.** 2010. Life in the balance: a signaling network controlling survival of flooding. *Current Opinion in Plant Biology* 13: 489–494.
  16. **Baruch, Z.** 1994. Responses to drought and flooding in tropical forage grasses. Biomass allocation, leaf growth and mineral nutrients. *Plant and Soil* 164: 97–105. doi:10.1007/BF00010115.
  17. **Bogdan, A. V.** 1958. A revised list of Kenya Grasses. Government Printer. Nairobi.
  18. **Bogdan, A. V.** 1969. *Chloris gayana* without antocynain colouration. *Herbage Abstracts Hurley Berks* 39, 1–13.
  19. **Bogdan, A. V.** 1977. Tropical Pasture and Fodder Plants (Grasses and Legumes). *Tropical Agriculture Series*. Longman, London.
  20. **Boschma, S. P.; G. M. Lodge y S. Harden.** 2008. Herbage mass and persistence of pasture legumes and grasses at two potentially different saline and waterlogging sites in northern New South Wales. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 48: 553–567. Doi:10.1071/EA07115.
  21. **Chippindall, L. K. A.** 1955. Part 1-A guide to the identification of grasses in South Africa. p. 1–527. En: D. Meredith (Ed.) *The grasses and pastures of South Africa*. Central News Agency, Cape Town, S. Africa.
  22. **Clayton, W. D.; S. M. Phillips y S. A. Renvoize.** 1974. Flora of Tropical East Africa. Gramineae (Part 2). Crown Agents, London.
  23. **Colmer, T. D.** 2003a. Aerenchyma and an inducible barrier to radial oxygen loss facilitate root aeration in upland, paddy and deep water rice (*Oryza sativa* L.). *Annals of Botany* 91: 301–309.



**Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina  
1916 - 2016**

24. **Colmer, T. D.** 2003b. Long-distance transport of gases in plants: a perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant, Cell and Environment* 26: 17–36.
25. **Colmer, T. D. y H. Greenway.** 2005. Oxygen transport, respiration, and anaerobic carbohydrate catabolism in roots in flooded soils. In: *Plant respiration: from cell to ecosystem*. Lambers, H y M. Rivas-Carbo. (Eds.) Springer. The Netherlands, pp. 137–158.
26. **Colmer, T. D. y O. Pedersen.** 2008. Underwater photosynthesis and respiration in leaves of submerged wetland plants: gas films improve CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> exchange. *New Phytologist* 177: 918–926.
27. **Colmer, T. D. y L. A. C. J. Voesenek.** 2009. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Functional Plant Biology* 36: 665–681.
28. **Cook, B. G.; B. C. Pengelly; S. D. Brown; J. L. Donnelly; D. A. Eagles; M. A. Franco; J. Hanson; B. F. Mullen; I. J. Partridge; M. Peters y R. Schultze-Kraft.** 2005. Tropical Forages: an interactive selection tool. [CD-ROM], CSIRO, DPI&F(Qld), CIAT and ILRI, Brisbane, Australia. <http://www.tropicalforages.info>.
29. **Crawford, R. M. M.** 1992. Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution. *Advances in Ecological Research* 23: 93–185.
30. **Crawford, R. M. M.** 2003. Seasonal differences in plant responses to flooding and anoxia. *Canadian Journal of Botany* 81: 1224–1246. Doi: 10.1139/ b03-127.
31. **Davies, C. L.; D. W. Turner y M. Dracup.** 2000a. Yellow lupin (*Lupinus luteus*) tolerates waterlogging better than narrow-leafed lupin (*L. angustifolius*). II Leaf gas exchange, plant water status, and nitrogen accumulation. *Australian Journal of Agricultural Research* 51: 701-709.
32. **Davies, C. L.; D. W. Turner y M. Dracup.** 2000b. Yellow lupin (*Lupinus luteus*) tolerates waterlogging better than narrow-leafed lupin (*L. angustifolius*). III Comparisons under field conditions. *Australian Journal of Agricultural Research* 51: 721-727.
33. **Dear, B. S.; K. F. M. Reed y A. D. Craig.** 2008. Outcomes of the search for new perennial and salt tolerant pasture plants for southern Australia. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 48: 578–588. doi: 10.1071/EA07118.
34. **De Boeck, H. J.; C. M. H. M. Lemmens; C. Zavalloni; B. Gielen; S. Malchair; M. Carnol; R. Merck; J. Van den Berge; R. Ceulemans e I. Nijs.** 2008. Biomass production in experimental grasslands of different species richness during three years of climate warming. *Biogeosciences* 5: 585–594. Doi: 10.5194/bg-5-585-2008.
35. **De Visser, H.** 1997. Nutrient Fluxes in Splanchnic Tissue of Dairy Cows: Influence of Grass Quality. *Journal of Dairy Science* 80:1666-1673. [http://dx.doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(97\)76098-3](http://dx.doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(97)76098-3)
36. **Dias-Filho, M. B.** 2005. Opções forrageiras para áreas sujeitas a inundação ou alagamento temporário. En: Pedreira, C.G.S.; J. C.de Moura; S. C. Da Silva; V. P. de Faria (Eds.). 22º Simpósio sobre manejo de pastagem. Teoria e prática da produção animal em pastagens. Piracicaba: FEALQ, p.71-93.
37. **Duru, M. y H. Ducrocq.** 2000. Growth and senescence of the successive grass leaves on a tiller. Ontogenic development and effect of temperature. *Annals of Botany* 85: 635–643. doi:10.1006/anbo.2000.1116.



## Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina 1916 - 2016

38. **Ehleringer, J. R. y R. K. Monson.** 1993. Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation. *Annual Review of Ecology and Systematic* 24:411-439.
39. **Fukao, T. y J. A. Bailey-Serres.** 2004. Plant responses to hypoxia. Is survival a balancing act? *Trends in Plant Science* 9: 1403–1409.
40. **Fukao, T.; K. Xu; P. C. Ronald y J. A. Bailey-Serres.** 2006. Variable cluster of ethylene response factor-like genes regulates metabolic and developmental acclimation responses to submergence in rice. *Plant Cell* 18: 2021–2034.
41. **Fukao, T. y J. A. Bailey-Serres.** 2008. Submergence tolerance conferred by Sub1A is mediated by SLR1 and SLRL1 restriction of gibberellin responses in rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 105: 16814–16819.
42. **Gibbs, J. y H. Greenway.** 2003. Mechanisms of anoxia tolerance in plants. I. Growth, survival and anaerobic catabolism. *Functional Plant Biology* 30: 1–47.
43. **Grimoldi, A. A.; P. Insausti; G. G. Roitman y A. Soriano.** 1999. Responses to flooding intensity in *Leontodon taraxacoides*. *New Phytologist* 141: 119–128.
44. **Grimoldi, A.A.; P. Insausti; V. Vasellati y G. G. Striker.** 2005a. Constitutive and plastic root traits and their role in differential tolerance to soil flooding among coexisting species of lowland grassland. *International Journal of Plant Sciences* 166: 805–813. doi:10.1086/431805.
45. **Grimoldi, A. A.; M. Kavanova; F. A. Lattanzi y H. Schnyder.** 2005b. Phosphorus nutrition-mediated effects of arbuscular mycorrhiza on leaf morphology and carbon allocation in perennial ryegrass. *New Phytologist* 168: 435–444. doi:10.1111/j.1469-8137.2005.01500.x
46. **Haffar, I. y G. Alhadrami.** 1997. Effect of various bale treatments on physical quality and chemical composition of Rhodes grass (*Chloris gayana*) hay. *Grass and Forage Science* 52: 199-206.
47. **Hassad, M. H.** 2000. Establecimento do capim Setaria cv. Kazungula em condicoes de inundacao. *Revista Brasileira de Zootecnia* 43: 205-2012.
48. **Hsiao, A. I. y W. Z. Huang.** 1989. Effects of flooding on rooting and sprouting of isolated stem segments and on plant growth of *Paspalum distichum* L. *Weed Research* 29: 335– 344.
49. **Imaz, J. A.** 2008. Sobreviviencia y crecimiento de matas de Grama Rhodes después de períodos de inundación. Congreso Argentino de Fisiología Vegetal 2008. Rosario. Argentina.
50. **Imaz, J. A.** 2009. Implantación de forrajeras subtropicales en bajos salinos – sódicos de la Cuenca del Salado. Congreso de la Red Argentina de Salinidad 2009. Córdoba, Argentina.
51. **Imaz, J. A.; D. O. Giménez; A. A. Grimoldi y G. G. Striker.** 2012. The effects of submergence on anatomical, morphological and biomass allocation responses of tropical grasses *Chloris gayana* and *Panicum coloratum* at seedling stage. *Crop and Pasture Science* 63:1145-1155 (2012, doi:10.1071/CP12335).
52. **Imaz J. A.; D. O. Giménez; A. Grimoldi y G. G. Striker.** 2015. High recovery ability overrides the negative effects of flooding on growth of tropical grasses *Chloris gayana* and *Panicum coloratum*. *Crop and Pasture Science* 66: 100–106. doi.org/10.1071/CP14172



**Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina  
1916 - 2016**

53. **Insausti, P.; E. J. Chaneton y A. Soriano.** 1999. Flooding reverted grazing effects on plant community structure in Mesocosms of lowland grassland. *Oikos* **84**: 266–276.
54. **Insausti, P.; A. A. Grimoldi; E. J. Chaneton y V. Vasellati.** 2001. Flooding induces a suite of adaptive plastic responses in the grass *Paspalum dilatatum*. *New Phytologist* **152**: 291–300.
55. **Jackson, M. B. y M. Drew.** 1984. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. En: Flooding and plant growth. T.T. Koslowski (Ed). *Academic Press Inc.*, Orlando, Florida, pp. 47–128.
56. **Jackson, M. B.; T. M. Fenning; M. C. Drew y L. R. Saker.** 1985. Stimulation of ethylene production and gas-space (aerenchyma) formation in adventitious roots of *Zea mays* L. by small partial pressures of oxygen. *Planta* **165**: 486–492.
57. **Jackson, M. B. y W. Armstrong.** 1999. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. *Plant Biology* **1**: 274–287.
58. **Jackson, M. B. y P.C. Ram.** 2003. Physiological and molecular basis of susceptibility and tolerance of rice plants to complete submergence. *Annals of Botany* **91**: 227–241.
59. **Justin, S. H. F. W. y W. Armstrong.** 1987. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. *New Phytologist* **106**, 465–495.
60. **Kozlowski, T. T. y S. G. Pallardy.** 1984. Effects of flooding on water, carbohydrate and mineral relations. In Flooding and plant growth. T.T. Koslowski (ed). *Academic Press Inc.*, Orlando, Florida, pp. 165–193.
61. **Kretschmer, A. E. y J. Wilson.** 1995. Cool season grown and quality of Callide Rhodesgrass. *Soil and Crop and Society of Florida* **54**: 24–28.
62. **Kreyling, J.** 2010. Winter climate change: a critical factor for temperate vegetation performance. *Ecology* **91**: 1939 – 1948. doi:10.1890/09-1160.1.
63. **Laan, P.; M. J. Berrevoets; S. Lythe; W. Armstrong y C. Blom.** 1989a. Root morphology and aerenchyma formation as indicators of the flood tolerance of *Rumex* species. *Journal of Ecology* **77**: 693–703.
64. **Laan, P.; A. Smolders; C. W. P. M. Blom y W. Armstrong.** 1989b. The relative roles of internal aeration radial oxygen losses, iron exclusion and nutrient balances in flood tolerance of *Rumex* species. *Acta Botanica Neerlandica* **38**: 131–145.
65. **Laan, P. y C. W. P. M. Blom.** 1990. Growth and survival responses of *Rumex* species to flooded and submerged conditions: The importance of shoot elongation, underwater photosynthesis and reserve carbohydrates. *Journal of Experimental Botany* **41**: 775–783.
66. **Laan, P.; M. Tosserams; C. W. P. M. Blom y B. W. Veen.** 1990. Internal oxygen transport in *Rumex* species and its significance for respiration under hypoxic conditions. *Plant and Soil* **122**: 39–46.
67. **Lenssen, J. P. M.; H. M. Van de Steegy H. de Kroon.** 2004. Does disturbance favour weak competitors? Mechanisms of altered plant abundance after flooding. *Journal of Vegetation Science* **15**, 305–314.
68. **Loch, D. S. y G. L. Harvey.** 1999. *Chloris gayana* in Australia. P. 341–349. En D. S. Loch y J. E. Ferguson (Eds). Forage seed production. 2. Tropical and Subtropical species. Wallingford, Oxon, UK.

|                                                                                  |                                                                                                     |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|--|
|  | <p align="center"><b>Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina<br/>1916 - 2016</b></p> |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|--|

69. **Loch, D. S.; S. W. Adkins; M. R. Heslehurst; M. F. Paterson y S. M. Bellairs.** 2004. Seed formation, development, and germination. P. 95-144. En LE Moser et al. (ed) Warm season (C<sub>4</sub>). *Agronomy Monograph* 45.ASA.CSSA and SSSA. Madison, WI.
70. **Long, S. P.** 1999. Environmental responses. P. 215-249. En: R. F. Sage y A. Monson. (ed) C<sub>4</sub> plant biology. *Academic Press*, New York.
71. **Ludlow, M. M.** 1980. Stress physiology of tropical pasture plants. *Tropical Grasslands* 14: 136–145.
72. **Lynn, D. E. y S. Waldren.** 2003. Survival of *Ranunculus repens* L. (creeping buttercup) in an amphibious habitat. *Annals of Botany* 91: 75–84.
73. **Malik, A. I.; T. D. Colmer; H. Lambers y M. Schortemeyer.** 2001. Changes in physio- logical and morphological traits of roots and shoots of wheat in response to different depths of waterlogging. *Australian Journal of Plant Physiology* 28: 1121–1131.
74. **Malik, A. I.; T. D. Colmer; H. Lambers; T. L. Setter y M. Schortemeyer.** 2002. Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat. *New Phytologist* 153: 225–236. doi:10.1046/ j.0028-646X.2001.00318x.
75. **Manzur, M.E.; A. A. Grimoldi; P. Insausti y G. G. Striker.** 2009. Escape from water or remain quiescent? *Lotus tenuis* changes its strategy depending on depth of submergence. *Annals of Botany* 104: 1163–1169.
76. **Mayer, A. M. y A. Poljakoff-Mayber.** 1989. The germination of seeds. 4<sup>th</sup> Ed. Pergamon Press, New York.
77. **Mollard, F.P. O.; G. G. Striker; E. L. Ploschuk; A. S. Vega y P Insausti.** 2008. Flooding tolerance of *Paspalum dilatatum* (Poaceae: Paniceae) from upland and lowland positions in a natural grassland. *Flora* 203: 548–556.
78. **Mollard, F. P. O.; G. G. Striker; E. L. Ploschuk y P. Insausti.** 2010. Subtle topographical differences along a floodplain promote different plant strategies among *Paspalum dilatatum* subspecies and populations. *Austral Ecology* 35: 189–196.
79. **Mommer, L.; O. Pedersen y E. J. W. Visser.** 2004. Acclimation of a terrestrial plant to submergence facilitates gas exchange under water. *Plant Cell Environ.* 27: 1281–1287.
80. **Mommer, L. y E. J. W. Visser.** 2005. Underwater photosynthesis in flooded terrestrial plants: a matter of leaf plasticity. *Annals of Botany* 96: 581–589.
81. **Mommer, L.; T. L. Pons y E. J. W. Visser.** 2006. Photosynthetic consequences of phenotypic plasticity in response to submergence: *Rumex palustris* as a case study. *Journal of Experimental Botany* 57: 283–290.
82. **Monti, M.; G. Delgado; M. Correa Luna y D. Josami.** 2013. Introducción de la Grama Rhodes para el aumento de la oferta forrajera en bajos alcalinos del sur de Santa Fe. En: Información técnica de forrajeras megatérmicas. Jornada Forrajeras Tropicales 2013. EEA INTA Rafaela. Pág.11-19.
83. **Moser, L. E.; B. L. Burson y L. E. Sollenberger.** 2004. Warm-Season (C<sub>4</sub>) Grasses. American Society of Agronomy Number 45 in the series Agronomy Madison, Wisconsin, USA Publishers.
84. **Murata, Y.; J. Iyana y T. Honma .** 1965. Studies on the photosynthesis of forage crops. 4. Influence of air-temperature upon the photosynthesis and respiration of



## Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina 1916 - 2016

- alfalfa and several southern-type forage crops. *Proceedings of the crop science society of Japan* 34:154-158.
85. **Naidoo, G. y S. Naidoo.** 1992. Waterlogging responses of *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth. *Oecologia* 90:445-450.
  86. **Naidoo, G. y S. G. Mundree.** 1993. Relationship between morphological and physiological responses to waterlogging and salinity in *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth. *Oecologia* 93: 360–366.
  87. **Newsome, R. E.; T. T. Kozlowski y Z. E. Tang.** 1982. Responses of *Ulmus americana* seedlings to flooding of soil. *Canadian Journal of Botany* 60: 1688-1695.
  88. **Noble, A. D. y P. Nelson.** 2000. Sustainability of *Stylosanthes* Based Pasture Systems in Northern Australia: Managing Soil Acidity. Final Report on Project NAP3. 218. Meat and Livestock Australia, Sydney, Australia.
  89. **Oesterheld, M. y S. J. McNaughton.** 1991a. Interactive effect of flooding and grazing on the growth of Serengeti grasses. *Oecologia* 88: 153–156.
  90. **Oesterheld, M. y S. J. McNaughton.** 1991b. Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia* 85: 305–313.
  91. **Otondo, J.; M. A. Cicchino y E. M. Melani.** 2011. Experiencias con megatérmicas en bajos alcalinos de la Cuenca del Salado. Planteos Ganaderos. Aapresid. ISSN 1850- 0633. Pág. 77-80.
  92. **Perelman, S. B.; R. J. C. León y M. Oesterheld.** 2001. Cross-scale vegetation patterns of flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology* 89: 562–577.
  93. **Peréz, R.; C. Rossi; J. Otondo; E. Torra y A. Bidart.** 2007. Implantación de gramíneas subtropicales en bajos alcalino-sódicos del pastizal de la cuenca del Salado. IV Congreso Nacional y I del Mercosur de la Asociación para el Manejo de Pastizales Naturales.
  94. **Pierik, R.; J. M. van Aken y L. A. C. J. Voesenek.** 2009. Is elongation-induced leaf emergence beneficial for submerged *Rumex* species? *Annals of Botany* **103**: 353–357.
  95. **Ponnamperuma, F. N.** 1984. Effects of flooding on soils. En: Flooding and Plant Growth. T.T. Kozlowski (Ed). pp 9–45. *Academic Press*. Orlando, Florida.
  96. **Ram, P. C.; B. B. Singh; A. K. Singh; P. Ram; P. N. Singh; H. P. Singh; I.Boamfa; F. Harren; E. Santosa; M. B. Jackson; T. L. Setter ; J. Reuss; L. J. Wade; V. Pal Singh y R. K. Singh.** 2002. Submergence tolerance in rainfed lowland rice: Physiological basis and prospects for cultivar improvement through marker–aided breeding. *Field Crops Research* 76: 131 -152.
  97. **Re, A. E.** 2013. Forrajeras megatérmicas, alternativas de uso en la Provincia de Entre Ríos. En: Información técnica de forrajeras megatérmicas. Jornada Forrajeras Tropicales 2013. EEA INTA Rafaela. Pág. 1-10.
  98. **Royo Pallares, O. y S. M. Altuve,** 2000. Forrajeras subtropicales para la provincia de Corrientes. Noticias y Comentarios nº 337. EEA INTA Mercedes, Corrientes. ISSN 0327-3059.
  99. **Rosenzweig, C. E.; F. Tubiello; R. Goldberg; E. Mills y J. Bloomfield.** 2002. Increased crop damage in the U.S. from excess precipitation under climate change. *Global Environment Change A*, 12, 197-202, doi:10.1016/S0959-3780(02)00008-0.
  100. **Sachs, J. A.** 1882. A text book of botany. Oxford, UK: Oxford University Press.



**Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina  
1916 - 2016**

101. **Sachs, M. M.** 1996. A flooding-induced xyloglucanendo-transglycosylase homolog in maize is responsive to ethylene and associated with aerénquima. *Plant Physiology* 112:385-391.
102. **Sala, O. E.; M. Oesterheld; R. J. C. León y A. Soriano.** 1986. Grazing effects upon plant community structure in sub-humid grasslands of Argentina. *Vegetation* 67: 27–32.
103. **Schnyder, H. y R. de Visser.** 1999. Fluxes of reserve-derived and currently assimilated carbon and nitrogen in perennial ryegrass recovering from defoliation. The regrowing tiller and its component functionally distinct zones. *Plant Physiology* 119: 1423–1435.
104. **Seago, J. L. Jr; L. C. Marsh; K. J. Stevens; A. Soukup; O. Votrubová y D. E. Enstone.** 2005. A reexamination of the root cortex in wetland flowering plants with respect to aerenchyma. *Annals of Botany* 96: 565–579.
105. **Setter, T. L. y E. V. Laureles.** 1996. The beneficial effect of reduced elongation growth on submergence tolerance of rice. *Journal of Experimental Botany* 47: 1551–1559.
106. **Smirnoff, N. y R. M. M. Crawford.** 1983. Variation in the structure and response to flooding of root aerenchyma in some wetland plants. *Annals of Botany* 51: 237–249.
107. **Soares Filho, C. V.** 1991. Variação sazonal de parâmetros bioquímico-fisiológicos em braquiária decumbens estabelecida em pastagem. Piracicaba. Dissertação (Mestrado) Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo.
108. **Soriano, A.** 1991. Río de la Plata Grasslands. In: Coupland RT, ed. *Ecosystems of the world 8A. Natural grasslands Introduction and Western Hemisphere*. Amsterdam: Elsevier, 367–407.
109. **Striker, G. G.** 2012. Time is on our side: the importance of considering a recovery period when assessing flooding tolerance in plants. *Ecological Research*. 27: 983–987.
110. **Striker, G. G.; P. Insausti; A. A. Grimoldi; E. L. Ploschuk y V. Vasellati.** 2005. Physiological and anatomical basis of differential tolerance to soil flooding of *Lotus corniculatus* L. and *Lotus glaber* L. *Plant and Soil* 276: 301–311.
111. **Striker, G. G.; P. Insausti; A. A. Grimoldi y A. S. Vega.** 2007. Trade-off between root porosity and mechanical strength in species with different types of aerenchyma. *Plant, Cell and Environment* 30: 580–589.
112. **Striker, G. G.; P. Insausti y A. A. Grimoldi.** 2008. Flooding effects on plant recovery from defoliation in the grass *Paspalum dilatatum* and the legume *Lotus tenuis*. *Annals of Botany* 102: 247–254.
113. **Striker, G. G.; R. F. Izaguirre; M. E. Manzur y A. A. Grimoldi.** 2011b. Different strategies of *Lotus japonicus*, *L. corniculatus* and *L. tenuis* to deal with complete submergence at seedling stage. *Plant Biology* (doi:10.1111/j.1438–8677.2011.00493.x).
114. **Striker, G. G.; M. E. Manzur y A. A. Grimoldi.** 2011a. Increasing defoliation frequency constrains regrowth of *Lotus tenuis* under flooding. The role of crown reserves. *Plant & Soil* 343: 261–272.



**Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina  
1916 - 2016**

115. **Striker, G. G.; F. P. O. Mollard; A. A. Grimoldi; R. J. C. León y P. Insausti.** 2010. Trampling enhances the dominance of graminoids over forbs in flooded grassland mesocosms. *Applied Vegetation Science* 14: 95–106.
116. **Taboada, M. A. y R. S. Lavado.** 1986. Características del régimen ácuico de un Natracuol de la Pampa Deprimida. *Ciencia del Suelo* 4: 66–71.
117. **Teakle, N. L.; J. Armstrong; E. G. Barrett-Lennard y T. D. Colmer.** 2011. Aerenchymatous phellem in hypocotyl and roots enables O<sub>2</sub> transport in *Melilotus sicalus*. *New Phytologist* 190: 340–350.
118. **Tischler, C. R. y W. R. Ocumpaugh.** 2004. Kleingrass, Blue Panic, and Vine Mesquite. Warm-Season (C4) Grasses *American Society of Agronomy*. Number 45 in the series Agronomy. Madison. Wisconsin, USA Publishers.
119. **Van der Sman, A. J. M.; L. A. C. J. Voesenek; C. W. P. M. Blom; F. J. M. Harren y J. Reuss.** 1991. The role of ethylene in shoots elongation with respect to survival and seed output of flooded *Rumex maritimus* L. plants. *Functional Ecology* 5: 304–313.
120. **Van Eck, W. H. J. M.; J. P. M. Lenssen; H.M. Van de Steeg; C. W. P. M. Blom y H. De Kroon.** 2006. Seasonal dependent effects of flooding on plant species survival and zonation: A comparative study of 10 terrestrial grassland species. *Hydrobiologia* 565: 59–69.
121. **Vignolio, O. R.; N. O. Maceira y O. N. Fernandez.** 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.
122. **Vignolio, O. R.; O. N. Fernández y N. O. Maceira.** 1999. Flooding tolerance in five populations of *Lotus glaber* Mill. (Syn. *Lotus tenuis* Waldest. et. Kit.). *Australian Journal of Agricultural Research* 50: 555-559.
123. **Visser, E. J. W.; J. D. Cohen; G. W. M. Barendse; C. W. P. M. Blom y L. A. C. J. Voesenek.** 1996. An ethylene-mediated increase in sensitivity to auxin induces adventitious root formation in flooded *Rumex palustris* Sm. *Plant Physiology* 112: 1687–1692.
124. **Visser, E. J. W.; T. D. Colmer; C. W. P. M. Blom y L. A. C. J. Voesenek.** 2000. Changes in growth, porosity and radial oxygen loss from adventitious roots of selected mono- and dicotyledonous wetland species with contrasting types of aerenchyma. *Plant, Cell and Environment* 23: 1237–1245.
125. **Visser, E. J. W. y L. A. C. J. Voesenek.** 2004. Acclimation to soil flooding – sensing and signal transduction. *Plant and Soil* 254: 197–214.
126. **Voesenek, L. A. C. J.; F. J. Harren; G. M. Bögemann; C. W. P. M. Blom y J. Reuss.** 1990. Ethylene production and petiole growth in *Rumex* plants induced by soil waterlogging: The application of a continuous flow system and a laser driven intracavity photoacoustic detection system. *Plant Physiology* 94: 1071–1077.
127. **Voesenek, L. A. C. J.; J. Rijnders; A. J. M. Peeters; H. M. V. VandeSteeg y H. De Kroon.** 2004. Plant hormones regulate fast shoot elongation under water: from genes to communities. *Ecology* 85: 16–27.
128. **Voesenek, L. A. C. J.; T. D. Colmer; R. Pierik; F. F. Millenaar y A. J. M. Peeters.** 2006. How plants cope with complete submergence. *New Phytologist* 170: 213–226.

|                                                                                  |                                                                                      |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|--|
|  | <p><b>Grama Rhodes: Centenario de su liberación en Argentina<br/>1916 - 2016</b></p> |  |
|----------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|--|

129. **Xu, K.; X. Xu; T. Fukao; P. Canlas; R. Marghirang–Rodríguez; S. Heuer; A. M. Ismail; J. Bailey–Serres; P. C. Ronald y D. J. Mackill.** 2006. *Sub1A* is an ethylene–response–factor Like gene that confers submergence tolerance to rice. *Nature* 442: 705–708.