

Efecto de la Hipoxia sobre el Crecimiento y Adquisición de Nutrientos en *Lolium multiflorum*¹

I.D. Kleiman*; D.H. Cogliatti**; G.E. Santa María***

ABSTRACT

Plants of *Lolium multiflorum* were grown in sand watered with a complete nutrient solution, under greenhouse conditions. Hypoxia was obtained flooding pots with a 3.5 cm level of nutrient solution. Hypoxia did not affect shoot and total biomass production, or net assimilation rate. However, oxygen deficiency decreased tillering, leaf area and root and growth. Shoot/root ratio increased. After 23 treatments, flooded plants showed shorter roots and a higher ratio of nodal to seminal roots. Furthermore, hypoxic plants had a higher percentage of gas spaces in nodal roots than the control plants. Specific absorption rate (SAR) of K and P was similar in both treatments for the whole experiment. However, the mean specific translocation rate (STR) for both nutrients was higher in flooded plants than in the control. On the other hand, both mean nitrogen SAR and STR were slightly lower in flooded plants. Finally, during the last part of the experiment (16 - 23 days), hypoxic plants showed higher P, N and K net absorption and translocation rates than the control plants. Transpiration, at the end of experiment, was higher in plants under hypoxia than in the controls. The relationship between *L. multiflorum* resistance to flooding, and its ability to absorb for nutrients and water through the presence of aerenchyma in the roots, is discussed.

INTRODUCCION

La inundación provoca condiciones de hipoxia, o anoxia, en los suelos, debido a restricción en el intercambio de oxígeno entre ellos y la atmósfera (4, 10, 18). Ambas condiciones afectan el crecimiento y el funcionamiento de las raíces en numerosas especies de plantas. Aparentemente, la disminución de la actividad metabólica en las células de la raíz, porque se tornan deficientes en oxígeno, sería una de las causas iniciales del daño, así como la posible acumulación de toxinas como resultado de la respiración anaeróbica (1, 10, 18).

COMPENDIO

Plantas de *Lolium multiflorum* fueron cultivadas en arena regada con solución nutritiva completa, en invernáculo. La hipoxia se obtuvo al inundar las macetas con una lámina de solución nutritiva de 3.5 centímetros. Esta no afectó la producción de biomasa de la parte aérea y total ni la tasa de asimilación neta de la planta. Sin embargo, la deficiencia de oxígeno provocó la disminución del macollaje y crecimiento del área foliar y raíces. Consecuentemente, la relación entre vástago y raíz aumentó en esas condiciones. Después de 23 d de tratamiento, las plantas inundadas mostraron raíces más cortas y mayor relación entre número de raíces nodales y de raíces seminales, así como mayor porcentaje de espacios aéreos en las raíces nodales respecto de las plantas de control. En el período experimental la SAR de K y P fue similar en ambos tratamientos. Sin embargo, la STR media, para ambos nutrientes, fue mayor en las plantas inundadas respecto de los controles. Por otro lado, la SAR media como la STR media de N fueron levemente menores en las plantas inundadas. Finalmente, en la última parte del experimento, las plantas hipóxicas mostraron mayores tasas de absorción y translocación neta de P, N y K que las de control. Al final del experimento la transpiración fue mayor en las plantas sometidas a hipoxia que en los controles. Se discute la relación entre resistencia de *L. multiflorum* a las inundaciones y su habilidad para absorber nutrientes y agua en esas condiciones, con presencia de espacios aéreos en sus raíces.

Como consecuencia, durante la hipoxia, las raíces muestran menos biomasa y longitud, disminución de la conductividad hidráulica y alteraciones en la absorción y transporte de iones (19, 20, 29). Además, el crecimiento del vástago también se ve afectado por la hipoxia, y en él aparecen diversos síntomas de estrés, tales como, marchitez, deficiencia de nutrientes, senescencia de hojas basales y cambios en el balance hormonal, los que con el tiempo pueden conducir a la muerte de la planta entera (22, 30, 32).

Sin embargo existen plantas que sobreviven a la falta de aireación de los suelos, ante la presencia de mecanismos de resistencia, cuya naturaleza depende de la especie considerada (3). Dichos mecanismos incluyen respuestas fisiológicas y anatómicas, de las cuales la más estudiada es el desarrollo de raíces con aerénquima. En ciertas especies como el maíz, el desarrollo de aerénquima es una respuesta estimulada por las condiciones de hipoxia (6), en tanto que en el arroz la aparición de este tejido ocurre tanto en condiciones de suministro adecuado de oxígeno, como

1 Recibido para publicación el 15 de julio de 1991.

* Becaria de Estudio. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, Arg.

** Facultad de Agronomía, UNCPBA, Azul, Prov. de Buenos Aires, Arg.

*** Centro de Ecofisiología Vegetal (CEVEG); Serrano 665, 1414 Capital Federal, UNLU, Cruce Ruta 5 y 7, Luján, Prov. de Buenos Aires, Arg.

cuando este se encuentra restringido (25). El aerénquima también puede desarrollarse en algunas especies en condiciones de aireación como respuesta a la deficiencia de nutrientes (12, 17).

Por otro lado, con excepción del maíz, es escasa la información respecto de la adquisición y translocación de nutrientes en especies que desarrollan raíces con aerénquima, en condiciones de hipoxia (11).

L. multiflorum es una gramínea forrajera ampliamente distribuida en la depresión del Río Salado (Provincia de Buenos Aires, Arg), que puede vivir en zonas que se inundan periódicamente (26).

El objetivo de este trabajo fue estudiar el efecto de la hipoxia sobre el crecimiento y adquisición de nutrientes en esta especie y conocer los posibles mecanismos que le permiten resistir la inundación de los suelos.

MATERIALES Y METODOS

Cultivo de plantas y diseño experimental

Plántulas de *L. multiflorum*, diez días después de germinadas en cámara húmeda y oscura, se transplantaron a macetas de 800 ml de capacidad con arena húmeda lavada con agua desmineralizada. En cada maceta se colocaron cinco de dichas plántulas.

El experimento se realizó de setiembre a noviembre en condiciones de invernáculo, siendo la temperatura media máxima de $29.3^{\circ}\text{C} \pm 0.3^{\circ}\text{C}$ y la temperatura media mínima de $14.8^{\circ}\text{C} \pm 0.2^{\circ}\text{C}$, ambas calculadas sobre la base del registro continuo realizado por un termógrafo.

Las macetas fueron regadas diariamente con solución nutritiva completa (solución Hoagland) (21), con un volumen suficiente para renovar totalmente el contenido de las mismas; este procedimiento permitió asegurar la constancia del pH, el cual se ajustó a un valor de 6.05; y del suministro de nutrientes. Esta constancia en las condiciones de cultivo fue corroborada midiendo diariamente el pH y la concentración de fósforo por medio del método de Murphy y Riley (27) en las macetas, a lo largo del experimento.

Veinticuatro días después del trasplante, la mitad de las macetas fueron sometidas a inundación, con una lámina de solución nutritiva de 3.5 cm sobre el nivel de arena, que impidió el drenaje, y el resto quedó como control.

La solución de inundación se renovó diariamente y la concentración de oxígeno en ella se midió con un monitor de oxígeno YSI Modelo 53. En el tratamiento de inundación, la concentración de oxígeno fue de 0.51 0.072 ppm, mientras que en los controles la misma fue de 6.1 0.6 partes por millón.

Cinco macetas de cada tratamiento se cosecharon a los 0 d, 2 d, 4 d, 8 d, 16 d y 23 d de iniciada la inundación.

Medición de parámetros de crecimiento y nutrientes

En todas las cosechas se determinó el peso fresco de la parte aérea y la raíz, número de macollos, de hojas expandidas y área foliar. Esta última se midió con un medidor de área foliar Li-Cor Modelo 3050A. El número de hojas expandidas se cuantificó mediante el índice de desarrollo foliar, el cual es un número decimal en el cual la parte entera es el número de hojas totalmente expandidas, y la parte decimal indica el tamaño relativo de la última hoja en expansión con respecto a la anterior (7). En las dos últimas cosechas se midió, además, el número de raíces seminales y nodales, y la longitud de la raíz más larga de cada tipo.

El material vegetal cosechado fue secado a 80°C hasta obtener un peso seco constante; una vez pesado, fue digerido con ácido sulfúrico y agua oxigenada (28). En las muestras digeridas se determinó la concentración de P por el método de Murphy y Riley; la de N, por el método de Kjeldahl y la de K, por espectrofotometría de emisión.

A partir de las mediciones básicas de área foliar, peso seco y contenido de nutrientes en los distintos órganos, se calcularon los parámetros de crecimiento y absorción de nutrientes.

La tasa de crecimiento relativo (RGR) y la tasa de asimilación neta (NAR) se estimaron con las siguientes ecuaciones:

$$\ln W_t = \ln W_i + \text{RGR} \cdot t$$

$$\text{NAR} = \frac{W_f - W_i}{A_f - A_i} \cdot \frac{\ln A_f - \ln A_i}{t_f - t_i}$$

donde:

W_t es el peso seco total al tiempo t ;

W_i es el peso seco total inicial;

- t es el tiempo;
- W_r es el peso seco total al finalizar el período experimental;
- A_f es el área foliar al finalizar el período experimental;
- A_i es el área foliar inicial;
- $(t_f - t_i)$ es el período experimental.

Dado que el contenido de los distintos nutrientes aumentó en forma exponencial, la tasa específica de absorción (SAR) media y la tasa de translocación neta (STR) media de todo el intervalo fueron calculadas como:

$$SAR = RAR_t \cdot Q_{it}/W_r \cdot e^{RAR_t t}$$

$$STR = RAR_{pa} \cdot Q_{ipa}/W_r \cdot e^{RAR_{pa} t}$$

donde RAR, tanto para la parte aérea (pa) como total (t), es la pendiente de regresión lineal: $\ln Q = \ln Q_i + RAR \cdot t$; Q_{it} es el contenido inicial total; Q_{ipa} es el contenido inicial en la parte aérea; t es el tiempo y W_r es el peso seco medio de la raíz. Entre los 16 d y 23 d de tratamiento la SAR y la STR fueron calculadas para los tres nutrientes como una medida independiente, por cosechas sucesivas, según las siguientes ecuaciones:

$$SAR = (Q_{tf} - Q_{ti}) \cdot (t_f - t_i)^{-1} \cdot W_r^{-1}$$

$$STR = (Q_{par} - Q_{pai}) \cdot (t_f - t_i)^{-1} \cdot W_r^{-1}$$

donde:

- Q_{tf} es el contenido total final;
- Q_{par} es el contenido final de la parte aérea;
- Q_{ti} es el contenido total inicial;
- Q_{pai} es el contenido inicial de la parte aérea;
- W_r es el peso seco medio de raíz;
- $(t_f - t_i)$ es el período experimental.

Cortes histológicos

Se realizaron cortes, a mano alzada, de las raíces nodales provenientes de plantas extraídas en la última cosecha. Los cortes se hicieron a diferentes distancias del ápice y luego teñidos con Sudán IV. Una vez

fijados, se observaron y se fotografiaron por medio de un microscopio óptico. A partir de las fotos se calcularon, para ambos tratamientos, los porcentajes de espacios aéreos en la corteza media de la raíz, siguiendo el método de Drew *et al.* (11).

Transpiración

La transpiración se estimó a los veintitrés días de inundación, durante un período determinado, como la disminución de peso de las macetas con plantas, menos la disminución de peso correspondiente a macetas sin plantas. Esta diferencia de peso se dividió por el área foliar.

RESULTADOS Y DISCUSION

Crecimiento de las plantas

Los resultados obtenidos mostraron que, en esta especie, la hipoxia no afectó la producción de biomasa seca total ni la tasa de asimilación neta (NAR) (Cuadro 1, Fig. 1). Esto sugiere que en *L. multiflorum*, la deficiencia de oxígeno en el medio de cultivo no afectó la eficiencia fotosintética de las plantas. Sin embargo, la partición de materia seca fue diferente en las plantas inundadas respecto de las control. La relación entre el vástago y la raíz de las plantas inundadas fue mayor a partir de los ocho días de tratamiento (Fig. 2).

Cuadro 1. Efecto de la hipoxia sobre la tasa de asimilación neta (NAR) y tasa de crecimiento relativo (RGR) de las plantas, entre 0 - 23 días de tratamiento.

	Hipoxia	Control
NAR mg cm ⁻² .d ⁻¹	0.552	0.613
RGR d ⁻¹	0.103	0.117

Este aumento fue consecuencia del menor crecimiento del sistema radical ya que, en condiciones de hipoxia, no se obtuvieron diferencias significativas en el crecimiento de la parte aérea de las plantas (Fig. 1). Las raíces de las plantas inundadas mostraron valores de peso seco, peso fresco y longitud de los ejes principales significativamente menores que las plantas de control (Cuadro 2, Fig. 1). La deficiencia de oxígeno podría provocar una disminución en la tasa de respiración, lo que resultaría en una menor disponibilidad de energía para el crecimiento (1, 18); a

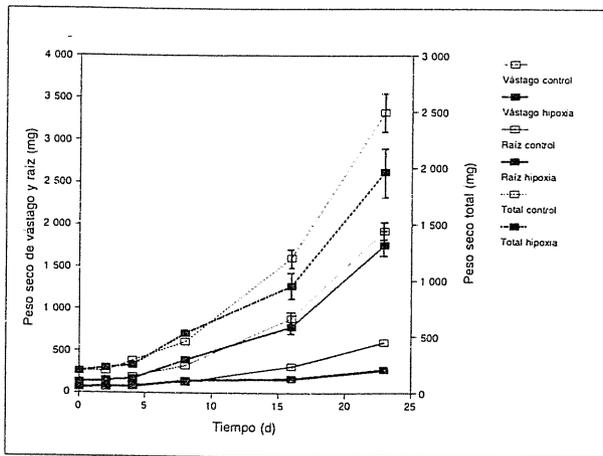


Fig. 1. Efecto de la hipoxia sobre la producción de materia seca (Peso seco de vástago, raíz y total): Promedio de cinco repeticiones con sus errores estándar.

esto podría agregarse la mortandad de raíces en las plantas inundadas, fenómeno también constatado por otros autores (29). Luego de 23 d de inundación, se advirtieron diferencias marcadas entre tratamientos, en el número de raíces nodales y seminales. Las plantas deficientes en oxígeno presentaron una relación de número de raíces nodales número de raíces seminales mayor que las plantas de control (Cuadro 2). Esto se debió tanto a un aumento en el número de raíces nodales como a la muerte de raíces seminales. Es importante

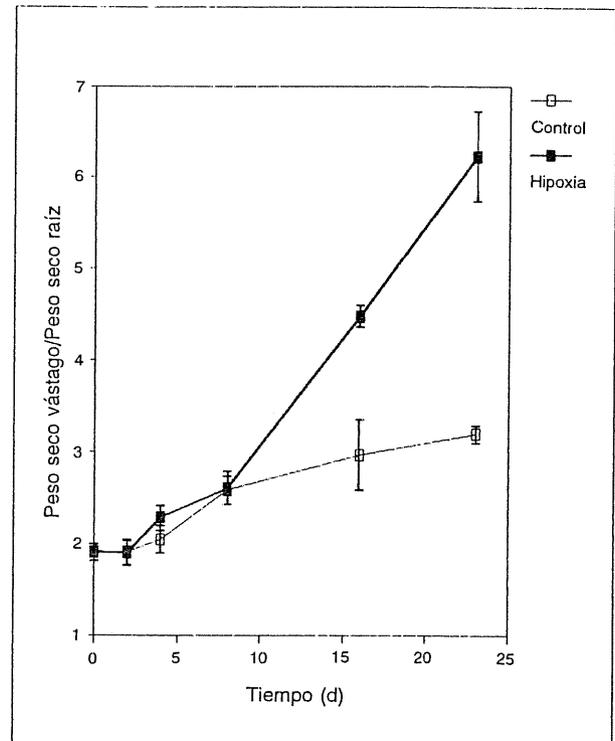


Fig. 2. Efecto de la hipoxia sobre la relación entre peso seco de vástago y peso seco de raíz: Promedios de cinco repeticiones con sus errores estándar.

Cuadro 2. Efecto de la hipoxia sobre el crecimiento del sistema radical. Promedios de cinco repeticiones con sus errores estándar.

	16 días		23 días	
	Hipoxia	Control	Hipoxia	Control
Peso fresco (mg)	2 242.8* ±287.9	4 312.6 ±306.1	4 169.6* ±336.1	7 257.8 ±596.7
Longitud raíces seminales (cm)			9.1* ±0.9	14.7 ±1.1
Longitud raíces nodales (cm)			8.6* ±0.6	11.5 ±0.9
Relación nodales seminales (núm.)	4.9* ±0.6	2.3 ±0.2	14.1 ±2.7	3.7 ±0.5

* Diferencias significativas entre tratamientos, P=0.05.

destacar que, en las últimas cosechas, las raíces nodales de las plantas hipóxicas mostraron ramificaciones laterales y mayor diámetro que las raíces nodales de las plantas de control (datos no mostrados).

Se observaron modificaciones en la anatomía de las raíces nodales debido a la inundación. Estas raíces presentaron numerosos espacios aéreos que ocuparon el $38\% \pm 3.1\%$ de la corteza media, a diferencia de las raíces nodales de las plantas de control, que si bien presentaron espacios aéreos, estos fueron del $27\% \pm 1.5\%$ (Figs. 3 y 4). En ambos tratamientos, el aerénquima se evidenció a partir de 2 cm a 3 cm del ápice radical. Las diferencias en el desarrollo del sistema sugieren que sumado al efecto directo de la hipoxia sobre el metabolismo de las raíces, podrían ocurrir cambios en el balance hormonal (32). Cabe preguntarse si son la causa de un aumento en los niveles endógenos de etileno. En maíz se observó que la rápida emergencia de raíces adventicias con formación de aerénquima pueden ser estimuladas por ese hecho.

En condiciones de inundación dicho aumento se debería a que el etileno queda atrapado alrededor de las raíces, en las capas de agua sin agitación y a una mayor síntesis de este gas provocada por la hipoxia (2, 9). Sin embargo, en arroz el aerénquima se formaría, aparentemente, sin la intervención del etileno y su desarrollo ocurre tanto en medios aeróbicos o anaeróbicos como parte de la diferenciación normal de las raíces (24). *L. multiflorum* representaría una situación intermedia en la que el etileno probablemente sintetizado y acumulado durante la inundación, aumentaría la emergencia de raíces nodales, el número de espacios aéreos existentes en la corteza de las mismas y provocaría la disminución de la elongación del sistema radical, como ha sido propuesto por distintos autores (9, 32).

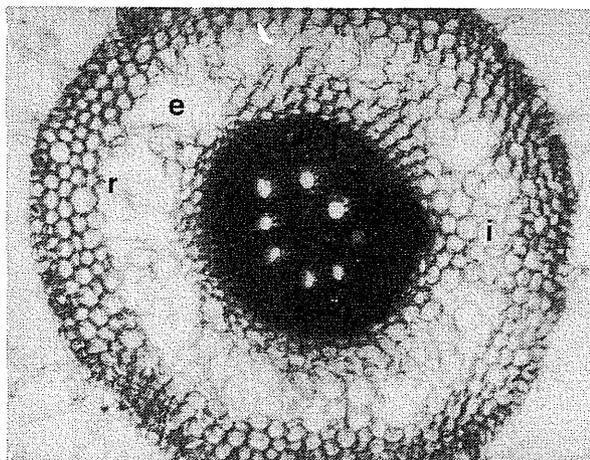


Fig. 3. Corte transversal de raíces nodales de plantas sometidas a 23 d de inundación; e: espacios aéreos, r: residuos de pared de células colapsadas, i: células intactas. Aumento microfotografía = 100x.

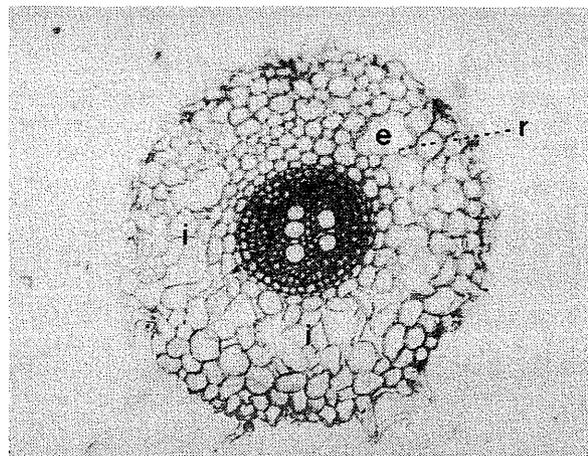


Fig. 4. Corte transversal de raíces nodales de plantas control; e: espacios aéreos, r: residuos de pared de células colapsadas i: células intactas. Aumento microfotografía = 100x.

En la mayoría de las especies no palustres, estudiadas en condiciones de inundación, se observó una disminución del crecimiento de la parte aérea de las plantas (22, 29). Sin embargo, en *L. multiflorum* la acumulación de biomasa en la parte aérea no fue afectada (Fig. 1). Pues, en estas condiciones, se produjo una distribución diferente de asimilados, lo que favoreció el desarrollo de las vainas en relación con las láminas (Cuadro 3), así como una disminución en el número de macollos (Fig. 5).

Paralelamente, estas plantas produjeron menor área foliar respecto de los controles (Fig. 6). Si bien las hojas basales de las plantas sometidas a hipoxia mostraron síntomas de senescencia, el número de hojas expandidas no mostró diferencias significativas con las plantas control (Fig. 7).

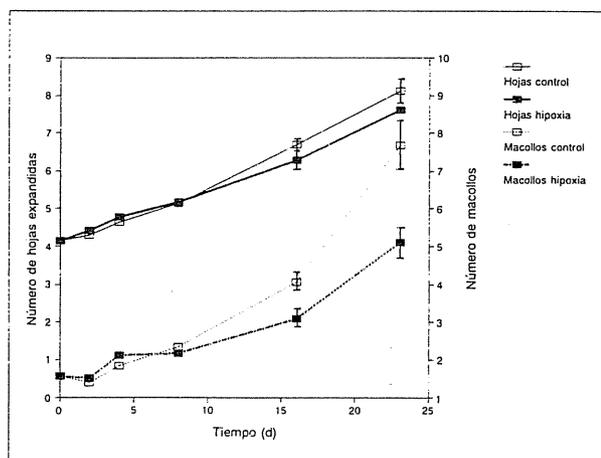


Fig. 5. Efecto de la hipoxia sobre el número de macollos y número de hojas expandidas: Promedios de cinco repeticiones con sus errores estándar.

Cuadro 3. Efecto de la hipoxia sobre la relación peso seco vainas/peso seco láminas; relación peso fresco/peso seco de la parte aérea; y tasa de transpiración de las plantas. Promedios de cinco repeticiones con sus errores estándar.

	16 días		23 días	
	Hipoxia	Control	Hipoxia	Control
P.S. vainas/	0.853*	0.596	0.869*	0.752
P.S. láminas	± 0.06	± 0.03	± 0.05	± 0.01
Peso fresco/	6.834	7.145	6.385	6.300
Peso seco	± 0.09	± 0.04	± 0.06	± 0.03
Transpiración ml.cm ⁻² h ⁻¹			0.025*	0.017
			± 0.006	± 0.002

* Diferencias significativas entre tratamientos, P=0.05.

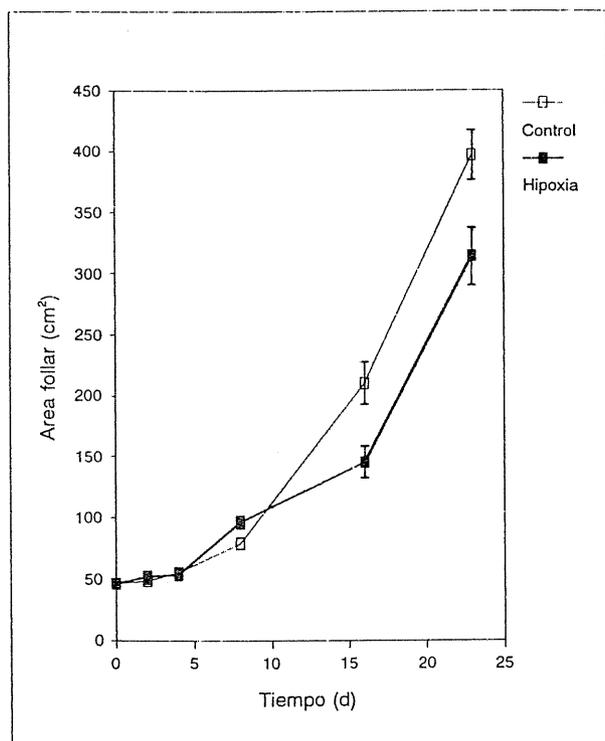


Fig. 6. Efecto de la hipoxia sobre la producción de área foliar: Promedios de cinco repeticiones con sus errores estándar.

Transpiración

El estado de hidratación de la parte aérea no se vio modificado por la hipoxia, ya que la relación entre peso fresco y peso seco fue similar en ambos tratamientos (Cuadro 3). En muchas especies estudiadas en con-

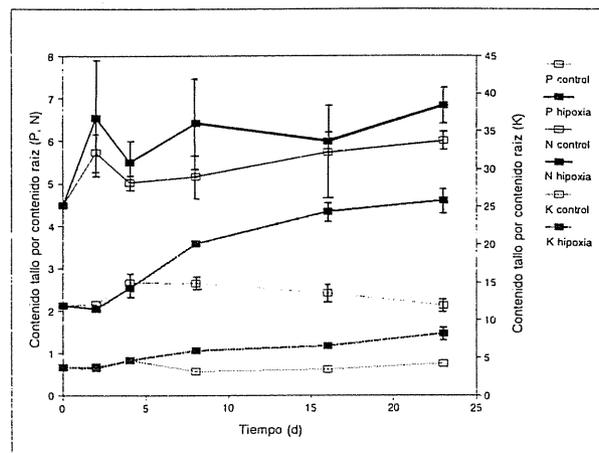


Fig. 7. Efecto de la hipoxia sobre la relación entre contenido del vástago y contenido de la raíz para fósforo, nitrógeno y potasio: Promedios de cinco repeticiones con sus errores estándar.

diciones de inundación, el potencial de agua en las hojas permanece igual o aumenta de acuerdo con los controles debido al cierre de los estomas, probablemente ocasionado por el aumento de los niveles de ABA en las hojas (23). Por otro lado, luego de 23 d de tratamiento, la tasa de transpiración en las plantas hipóxicas fue mayor que en las plantas control (Cuadro 3).

Estos datos difieren de los encontrados en otros trabajos donde se vio que la inundación provocaba la disminución de la conductividad hidráulica de las raíces y la conductividad estomática, con la consecuente disminución de la tasa de transpiración (5).

Adquisición de nutrimentos

Con frecuencia las plantas sometidas a inundación muestran una menor concentración de nutrimentos (11, 30). En *L. multiflorum*, las concentraciones de P, N y K, en las plantas hipóxicas, no mostraron, a lo largo del experimento, un comportamiento definido; aunque en algunos momentos fueron significativamente menores, tanto en vástago como en raíz, respecto de los controles (Cuadro 4).

Las tasas de absorción neta media (SAR) de P y K no fueron afectadas por la deficiencia de O₂ en la solución de cultivo, sin embargo existió una ligera disminución en la absorción de N (Cuadro 5). La causa de este hecho podría ser que, durante la hipoxia, las plantas desarrollaron numerosas raíces nodales con abundante aerénquima cuya tasa de absorción de nutrimentos sería suficiente para compensar la incapacidad de las raíces seminales afectadas. Es conocido que el aerénquima permite una tasa de respiración normal en los tejidos de la raíz, facilitando la difusión

de O₂ desde la parte aérea (31). En maíz, las raíces con aerénquima presentaron altos valores en el contenido de ATP y en la relación ATP/ADP. El estado energético de estas raíces en un medio anaeróbico fue similar al de las raíces aeróbicas, debido al transporte interno de oxígeno a través de distancias de al menos 210 mm (14).

Las tasas de translocación neta media (STR) de P y K fueron un poco más altas para las plantas inundadas, no así la de N que fue ligeramente más baja respecto de los controles (Cuadro 5). En maíz se determinó que la disminución en el número de células corticales de la raíz no afecta el movimiento radial de iones hacia el xilema y que este ocurriría por las células intactas que unen la epidermis con la endodermis (15). Probablemente que una situación similar haya ocurrido en las raíces de *L. multiflorum*.

Es importante destacar que entre los 16 d y 23 d de tratamiento, las plantas hipóxicas mostraron,

Cuadro 4. Efecto de la hipoxia sobre las concentraciones de fósforo, nitrógeno y potasio, en vástago y raíz. Promedios de cinco repeticiones con sus errores estándar.

		8 días		16 días		23 días	
		Hipoxia	Control	Hipoxia	Control	Hipoxia	Control
Concentración en vástago ($\mu\text{moles.g}^{-1}$)	P	225.57 ± 7.89	236.25 ± 7.44	217.52* ± 10.00	241.96 ± 8.25	275.99 ± 15.19	283.52 ± 10.46
	N	3 182.95* ± 114.57	3 885.25 ± 104.31	2 653.34* ± 123.65	3 741.13 ± 86.49	2 488.26* ± 83.26	3 097.38 ± 125.88
	K	3 439.94 ± 85.51	3 465.96 ± 22.19	3 286.56* ± 73.73	3 657.93 ± 39.78	3 113.48* ± 42.75	3 392.74 ± 52.73
Concentración en raíz ($\mu\text{moles.g}^{-1}$)	P	167.47* ± 10.09	231.22 ± 11.32	226.29* ± 7.78	294.34 ± 21.56	270.14 ± 10.51	293.51 ± 13.96
	N	1 429.03* ± 176.99	1 990.89 ± 148.56	1 983.00 ± 38.04	2 034.19 ± 109.28	2 409.92* ± 68.91	1 657.51 ± 82.92
	K	1 552.52 ± 97.24	2 866.89 ± 193.87	2 241.06* ± 60.84	3 097.67 ± 66.11	2 498.15 ± 28.09	2 632.65 ± 164.36

* Diferencias significativas entre tratamientos, P = 0.05.

por unidad de peso de raíz, una absorción y translocación de P, N y K mayor que las plantas de control (Cuadro 5). Estos resultados podrían deberse al cambio en la relación entre el vástago y la raíz señalada en las últimas cosechas; el aumento relativo de la biomasa aérea podría ejercer un efecto regulatorio sobre la absorción y transporte de iones, mediante un aumento en la demanda ejercida sobre un sistema radical empobrecido (13).

Como el crecimiento del sistema radical fue severamente afectado por la hipoxia, la parte aérea de las

plantas representó, además, el destino más importante para los nutrientes, aumentando el porcentaje de N, P y K absorbido y translocado al vástago (Fig. 7, Cuadro 5).

Se puede concluir que *L. multiflorum* es una especie resistente a las condiciones de hipoxia, en las cuales mantiene la eficiencia fotosintética, la capacidad de adquisición de nutrientes y agua. La resistencia a condiciones de inundación estaría estrechamente relacionada con la emergencia de raíces nodales con abundante aerénquima.

Cuadro 5. Efecto de la hipoxia sobre la tasa de absorción neta (SAR); tasa de translocación neta (STR), y porcentaje de transporte, de fósforo, nitrógeno y potasio.

		Fósforo	Nitrógeno	Potasio
SAR media $\mu\text{moles mg}^{-1}\text{día}^{-1}$	H	0.291	2.979	4.437
	C	0.308	3.686	4.642
SAR media $\mu\text{moles mg}^{-1}\text{día}^{-1}$	H	0.269	2.681	4.315
	C	0.209	3.142	3.665
Porcentaje de transporte	H	92.46	89.99	97.25
	C	67.90	85.24	78.95
SAR 16-23 días $\mu\text{moles mg}^{-1}\text{día}^{-1}$	H	0.132	1.647	1.970
	C	0.076	0.966	1.251
SAR 16-23 días $\mu\text{moles mg}^{-1}\text{día}^{-1}$	H	0.110	1.493	1.897
	C	0.049	0.866	1.064

H = Hipoxia; C = Control.

LITERATURA CITADA

1. ARMSTRONG, W.; GAYNARD, T.J. 1976. The critical oxygen pressure for respiration in intact plants. *Physiologia Plantarum* 37:200-206.
2. ATWELL, B.J.; DREW, M.C.; JACKSON, M.B. 1988. The influence of oxygen deficiency on ethylene synthesis, 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid levels and aerenchyma formation in roots of *Zea mays*. *Physiologia Plantarum* 72:15-22.
3. BARCLAY, A.M.; CRAWFORD, R.M.M. 1982. Plant growth and survival under strict anaerobiosis. *Journal of Experimental Botany* 33(134):541-549.
4. BLACKWELL, P.S. 1979. Methods of studying the aeration of soil in lysimeters. In *Agricultural Research Council, Letcombe Laboratory Annual Report* p. 29-31.
5. BRADFORD, K.K.; HSHIAO, I.C. 1982. Stomatal behavior and water relation of waterlogged tomato plants. *Plant Physiology* 70:1508-1513.
6. CAMPBELL, R.; DREW, M.C. 1983. Electron microscopy of gas space (aerenchyma) formation in adventitious roots of *Zea mays* L. subjected to oxygen shortage. *Planta* 157:350-357.
7. COOPER, D.H. 1986. Uptake, assimilation and circulation of nitrogen compounds in cereals. Ph.D. Thesis. Oxford, Brasenose College.
8. DAHIA, S.C. 1985. Simultaneous and intermittent measurements of K, Ca and NO₃ ion absorption by intact bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.) in aerobic and anaerobic condition. *Plant and Soil* 84:193-199.
9. DREW, M.C.; JACKSON, M.B.; GIFFARD, S. 1979. Ethylene promoted rooting and development of cortical air spaces (aerenchyma) in roots may be adaptive responses to flooding in *Zea mays* L. *Planta* 147:83-88.
10. DREW, M.C.; LYNCH, J.M. 1980. Soil anaerobiosis, microorganisms, and root function. *Annual Review of Phytopathology* 18:37-66.
11. DREW, M.C.; CHAMEL, A.; GARREC, J.P.; FOURCY, A. 1980. Cortical air spaces (aerenchyma) in roots of corn subjected to oxygen stress: Structure and influence on uptake and translocation of ⁸⁶Rubidium ions. *Plant Physiology* 65:506-511.
12. DREW, M.C.; SAKER, I.R. 1982. Induction of aerenchyma formation by nutrient deficiency in well aerated maize roots. In *Agricultural Research Council, Letcombe Laboratory Annual Report* p. 41-42.
13. DREW, M.C.; SAKER, I.R. 1984. Uptake and long distance transport of phosphate, potassium and chloride in relation to internal ion concentrations in barley: Evidence of non-allosteric regulation. *Planta* 160:500-507.
14. DREW, M.C.; SAGLIO, P.H.; PRADEI, A. 1985. Larger adenylate energy charge and ATP/ADP ratios in aerenchymatous roots of *Zea mays* in anaerobic media as a consequence of improved internal oxygen transport. *Planta* 165:51-58.
15. DREW, M.C.; FOURCY, A. 1986. Radial movement of cations across aerenchymatous roots of *Zea mays* measured by Electron Probe X-Ray Microanalysis. *Journal of Experimental Botany* 37(179):823-831.
16. DREW, M.C.; SAKER, I.R. 1986. Ion transport to the xylem in aerenchymatous roots of *Zea mays* L. *Journal of Experimental Botany* 37(174):22-23.
17. DREW, M.C.; HE, C.J.; MORGAN, P.W. 1989. Decreased ethylene biosynthesis, and induction of aerenchyma, by nitrogen- or phosphate- starvation in adventitious roots of *Zea mays* L. *Plant Physiology* 91:266-271.
18. DREW, M.C. 1990. Sensing soil oxygen. *Plant, Cell and Environment* 13:681-693.
19. EVERARD, J.D.; DREW, M.C. 1981. Water and nutrient fluxes across oxygen-deficient roots of maize. In *Agricultural Research Council, Letcombe Laboratory Annual Report* p. 33-34.
20. EVERARD, J.D.; DREW, M.C. 1987. Mechanisms of inhibition of water movement in anaerobically treated roots of *Zea mays* L. *Journal of Experimental Botany* 38(192):1154-1165.
21. HOAGLAND, D.R.; ARNON, D.I. 1950. The water culture method for growing plants without soil. *California Agricultural Experimental Station Circular no. 347*.
22. JACKSON, M.B. 1979. Rapid injury to peas by soil waterlogging. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 30:143-152.
23. JACKSON, M.B.; HALL, K.C. 1983. Stomatal closure by endogenous abscisic acid in the absence of a water deficit. In *Agricultural Research Council, Letcombe Laboratory Annual Report* p. 54.
24. JACKSON, M.B.; TREVOR, M.F.; JENKINS, W. 1985. Aerenchyma (gas space) formation in adventitious roots of rice (*Oryza sativa* L.) is not controlled by ethylene or small partial pressures of oxygen. *Journal of Experimental Botany* 36(171): 1566-1572.
25. JOHN, C.D. 1977. The structure of rice roots grown in aerobic and anaerobic environments. *Plant and Soil* 47:269-274.
26. LEON, R. 1975. Las comunidades herbáceas de la región Castelli-Pila. In *Productividad primaria neta de sistemas herbáceos. I Monografía*. Buenos Aires, Comisión de Investigaciones Científicas.
27. MURPHY, J.; RILEY, J.P. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Annals of Chemistry Acta* 27:31-36.
28. NOVOZONSKY, I. 1983. A novel digestion technique for multielement plant analysis. *Communication in Soil Science Plant Annals* 14:239-248.
29. TROUGHT, M.C.I.; DREW, M.C. 1980. The development of waterlogging damage in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.). I. Shoot and root growth in relation to

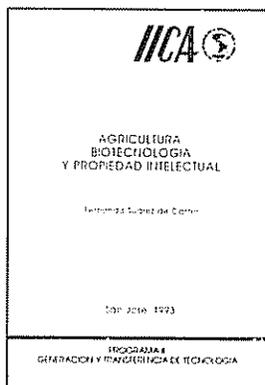
changes in the concentrations of dissolved gases and solutes in the soil solution. *Plant and Soil* 54:77-94.

30. TROUGHTI, M C T ; DREW, M.C. 1980. The development of waterlogging damage in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.). II. Accumulation and redistribution of nutrients by the shoot. *Plant and Soil* 56:187-199.
31. WILLIAMS, W. I.; BARBER, D A. 1961. The functional significance of aerenchyma in plants. In *Mechanisms in*

biological competition. Symposium of Society of Experimental Biology 15:132-144.

32. WRIGHT, S.T.C. 1978. Phytohormones and stress phenomena. In *Phytohormones and related compounds: A comprehensive treatise*. D.S. Lethman, P.B. Goodwin, T.J.V. Higgins (Eds). Amsterdam, Elsevier v.2, p. 497-505.

LIBRO RECOMENDADO



US\$6.00

Agricultura, Biotecnología y Propiedad Intelectual. Fernando Suárez de Castro. Programa II. 136 p. Serie Publicaciones Misceláneas (ISSN 0534-5391) AI/SC-93-05.

Importante contribución a la protección de las innovaciones tecnológicas. Se discute ampliamente el desarrollo, su relevancia actual y el potencial de las nuevas agrobiotecnologías. Además enfoca los aspectos técnicos y legales de la evolución de estas tecnologías.

Ver lista de publicaciones disponibles para la venta y boleta de solicitud en la última sección de la revista Turrialba.