

## TOLERANCIA DE *VICIA VILLOSA* ROTH AL EXCESO HÍDRICO EN UN SUELO PROVENIENTE DE LA CUENCA DEL RÍO SALADO (ARGENTINA)

Ana Deluca<sup>1</sup> e Ileana García<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> CONICET, Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Argentina

E-mail: igarcia@macn.gov.ar

Recibido: 11/04/2025  
Aceptado: 23/10/2025

### RESUMEN

La cuenca del Río Salado, en el centro-norte de la provincia de Buenos Aires, es una importante región ganadera afectada por inundaciones periódicas. El uso de especies forrajeras tolerantes al exceso hídrico mejoraría su sostenibilidad. Este estudio evaluó la tolerancia de *Vicia villosa* Roth al exceso hídrico y su simbiosis con hongos micorrícicos arbusculares (HMA). Para ello, se analizó el efecto de 20 días de exceso hídrico sobre el crecimiento, la nutrición fosforada y la asociación con HMA en plantas cultivadas en invernáculo 35 días desde la siembra en macetas que disponían de un suelo Natracuol típico de la cuenca. Las plantas control y las sometidas a exceso hídrico alcanzaron un nivel de biomasa aérea similar. Sin embargo, la biomasa radical disminuyó 40% y el largo radical específico aumentó 75% en plantas expuestas al exceso hídrico. La concentración de clorofila total y carotenos también fue menor bajo exceso hídrico. El fósforo en tejido y su absorción específica, así como la colonización micorrícica y la eficiencia de la simbiosis, no difirieron entre grupos de plantas. La eficiencia de tolerancia al exceso hídrico de las plantas de *V. villosa* fue del 70% en comparación con las plantas control. La estrategia de *V. villosa* para tolerar el exceso hídrico implicaría aumentar el largo radical específico y la superficie de absorción, lo que permitiría sostener la eficiencia de absorción de fósforo y la producción de biomasa aérea.

**Palabras clave:** estrés hídrico, hongos micorrícicos arbusculares, leguminosa, nutrición fosforada.

## TOLERANCE OF *VICIA VILLOSA* ROTH TO WATER EXCESS IN A SOIL FROM THE SALADO RIVER BASIN (ARGENTINA)

### ABSTRACT

The Salado River basin, in the north-central region of Buenos Aires province, is an important livestock area affected by periodic flooding. The use of forage species tolerant to waterlogging would improve its sustainability. This study evaluated the tolerance of *Vicia villosa* Roth to waterlogging and its symbiosis with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). The effect of 20 days of waterlogging on growth, phosphorus nutrition, and AMF association was analyzed in plants grown under greenhouse conditions for 35 days after sowing, in pots with typical Natracuol soil from the basin. Control plants and those subjected to waterlogging reached similar shoot biomass. However, root biomass decreased by 40% and specific root length increased by 75% in waterlogged plants. Total chlorophyll and carotenoid concentrations were also lower under waterlogging. Tissue phosphorus and its specific uptake, as well as mycorrhizal colonization and symbiosis efficiency, did not differ between groups. *V. villosa* showed a waterlogging tolerance efficiency of 70% compared to control plants. The strategy of *V. villosa* to tolerate waterlogging would involve increasing specific root length and absorption surface, allowing it to sustain phosphorus uptake efficiency and shoot biomass production.

**Key words:** legume, water stress, arbuscular mycorrhizal fungi, phosphorus nutrition.

## INTRODUCCIÓN

La cuenca del Río Salado es un extenso territorio con fisonomía de pastizal ubicado principalmente en el centro y norte de la provincia de Buenos Aires, Argentina (Sarafian, 2006). Esta región es importante para la economía provincial, siendo la ganadería la principal actividad de la zona (Soriano *et al.*, 1991). La actividad ganadera se basa mayoritariamente en la producción forrajera de sus pastizales, por lo que la calidad, diversidad y manejo de estos sistemas resultan determinantes para su sostenibilidad económica y ambiental.

La sostenibilidad de la cuenca del Río Salado se ve limitada por diferentes factores, tales como suelos con deficiencia de fósforo (P), problemas de salinidad y/o sodicidad, y una alta susceptibilidad a eventos climáticos, incluyendo inundaciones y sequías de variada duración e intensidad, cada vez más frecuentes en el actual contexto de cambio climático (Chaneton *et al.*, 1988; Sainz Rozas *et al.*, 2012; Antonelli *et al.*, 2016; García *et al.*, 2018). Este conjunto de factores, junto con una actividad ganadera poco controlada, impactan sobre el crecimiento vegetal y, por ende, sobre la producción de forraje de la zona (García *et al.*, 2018).

Otro factor que afecta la sostenibilidad de la cuenca es la escasa presencia de especies leguminosas en la composición florística de los pastizales, lo cual disminuye la cantidad y calidad del forraje disponible estacionalmente (Perelman *et al.*, 2001). Por ello, una de las posibles estrategias para aumentar la producción y disponibilidad forrajera, es la selección de especies de leguminosas capaces de tolerar y maximizar su crecimiento ante las condiciones de estrés arriba mencionadas. En particular, *Vicia villosa* Roth es una leguminosa de sumo interés agronómico debido a su gran aporte de nitrógeno (N) al suelo, su utilización como cultivo de cobertura y su calidad como forraje con alto contenido proteico (Seydeh *et al.*, 2010; Haffani *et al.*, 2013). Adicionalmente, es una especie que presenta buena adaptabilidad en zonas semiáridas y templado-húmedas a nivel mundial (Francis *et al.*, 2000; Yadollahi *et al.*, 2024).

Hoveland y Donnelly (1966) reportaron que las plantas de *V. villosa* son tolerantes a exceso hídrico con una duración máxima de cuatro días, pero se desconoce si esta especie es tolerante a inundación por períodos de tiempo mayores, similares a los que ocurren en los pastizales de la cuenca del Río Salado (Vázquez *et al.*, 2009). Por lo tanto, se desconoce la capacidad de esta especie para tolerar exceso hídrico durante períodos prolongados, así como tampoco se

han determinado hasta el momento los factores asociados a dicha tolerancia.

El exceso hídrico modifica las propiedades del suelo y genera un ambiente anaeróbico, lo que reduce el crecimiento vegetal, principalmente del sistema radical, y la absorción de nutrientes (Striker y Colmer, 2017; Menon-Martinez *et al.*, 2024). A pesar de ello, hay evidencias que indican que con un adecuado nivel de fertilidad edáfica algunas plantas tolerantes al exceso hídrico pueden incrementar el crecimiento del tallo y la absorción de nutrientes (Colmer y Voesenek, 2009). La inundación también induce cambios morfológicos y anatómicos en la planta, como el desarrollo de raíces adventicias y la formación de tejido aerenquimático tanto en la biomasa aérea como en las raíces (Colmer y Voesenek, 2009; Steffens y Rasmussen, 2016). Por lo tanto, es importante estudiar el efecto del exceso hídrico durante períodos prolongados sobre el crecimiento de *V. villosa*, así como los cambios morfológicos y fisiológicos asociados, de forma tal de evaluar el potencial de esta especie como una alternativa para zonas anegables de la cuenca del Río Salado.

La asociación con microorganismos simbioses del suelo, tales como los hongos micorrícicos arbusculares (HMA) y los rizobios, es una estrategia que permite a las plantas sobrellevar diferentes condiciones de estrés (Smith y Read, 2008; Diagne *et al.*, 2020; Srivastava *et al.*, 2021). Por un lado, la colonización de raíces por HMA aumenta el volumen de suelo explorado por la planta debido a la extensión del micelio extrarradical y promueve la transformación de P y la captación de otros nutrientes de baja movilidad, lo que mejora la nutrición de la planta y favorece la tolerancia a distintos tipos de estrés (Smith y Read, 2008; Diagne *et al.*, 2020; Srivastava *et al.*, 2021). Además, en el caso de las leguminosas, la asociación simbiótica con rizobios que fijan N atmosférico, mejora la nutrición nitrogenada de la planta colonizada y de las plantas vecinas, y aumenta la dotación de N del suelo en general (Peoples *et al.*, 2009).

En relación con los efectos del exceso hídrico sobre los HMA, se ha observado que la colonización radical puede disminuir, suprimirse o bien no ser afectada, dependiendo de la extensión de la colonización establecida previa a la inundación (Miller y Sharitz, 2000; Mendoza *et al.*, 2005; Ipsilantis y Sylvia, 2007; Fusconi y Mucciarelli, 2018). Sin embargo, es escasa la información existente sobre el efecto del exceso hídrico en el desarrollo de la colonización por HMA y la permanencia

de este grupo fúngico en las raíces de leguminosas ante dicho estrés en suelos de la cuenca del Río Salado (García y Mendoza, 2008; García, 2021). Dado los elevados índices de colonización por HMA registrados en las raíces de *V. villosa* y el beneficio que representa esta interacción para el crecimiento de las leguminosas (Cofré *et al.*, 2018; Chippiano *et al.*, 2021; He *et al.*, 2022), se plantea la necesidad de estudiar a *V. villosa* ante condiciones de exceso hídrico y su potencial en la conservación de la comunidad de HMA en sus raíces en suelos de la cuenca.

Este trabajo tuvo como objetivo evaluar el efecto del exceso hídrico sobre el crecimiento, la nutrición fosforada y la colonización micorrícica arbuscular en las raíces de *V. villosa* crecida en un suelo de la cuenca del Río Salado. La hipótesis del trabajo plantea que *V. villosa* tolera las condiciones de exceso hídrico a partir de cambios anatómicos principalmente en raíz, mantiene la producción de biomasa aérea y conserva la colonización por HMA en sus raíces. La evaluación de la tolerancia de esta especie abre camino al desarrollo de futuros ensayos con el fin de analizar su posible expansión como especie forrajera en la zona bajo estudio, contribuyendo a la sostenibilidad de sus sistemas productivos.

## METODOLOGÍA

### Diseño experimental

Para cumplir los objetivos propuestos, se realizó un ensayo en invernáculo (34° 36' 25,5" S; 58° 26' 15,4" O). El 16 de agosto de 2023 se sembraron semillas pregerminadas de *V. villosa* en 15 macetas de 800 ml de capacidad y sin drenaje, las cuales contenían 740 g de suelo. La unidad muestral estuvo constituida por grupos de cinco macetas, que contenían muestras de suelo que se recolectaron en un pastizal natural ubicado en la Estación Experimental Manantiales (35° 43' 53" S; 58° 03' 09" O; Chascomús, provincia de Buenos Aires), entre los 2 y 12 cm de profundidad. El suelo fue clasificado como Natracuol típico (pH: 9,31; conductividad eléctrica: 3,45 dS m<sup>-1</sup>; carbono orgánico: 1,59%; nitrógeno orgánico: 0,15%; fósforo disponible: 5,83 mg kg<sup>-1</sup>; porcentaje de sodio intercambiable: 46,43%). Posteriormente, las muestras de suelo fueron secadas al aire, homogeneizadas y tamizadas con una malla de 2 mm de diámetro de poro.

En cada maceta se sembró un total de cinco semillas pregerminadas. Estas semillas fueron previamente esterilizadas de manera superficial con una solución de EtOH:H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (1:1) por 8 min, lavadas con agua destilada,

colocadas en burbujeo por 2 h, y luego en germinadores estériles por 24 h. Las macetas fueron regadas diariamente con agua desionizada a fin de mantener la humedad cercana a la capacidad de campo a partir del control del peso. Las macetas fueron dispuestas de manera aleatoria sobre mesadas móviles, siguiendo un diseño completamente aleatorizado (DCA), dentro del invernáculo con condiciones controladas de humedad (65 ± 9%) y temperatura (diurna 30 ± 3 °C, nocturna 20 ± 3 °C).

### Aplicación del tratamiento de exceso hídrico

Luego de un período inicial de 35 días desde la siembra se realizó la cosecha de cinco macetas (T0; 21/9/2023). Las 10 macetas restantes fueron divididas en dos grupos: un grupo de cinco macetas control, con un nivel hídrico cercano a capacidad de campo, y otro grupo de cinco macetas sometidas a exceso hídrico con agua desionizada, manteniendo constante su nivel hídrico en 1 cm por encima de la superficie del suelo por 20 días. Ambos grupos de plantas se cosecharon transcurridos los 20 días (Tiempo final; Tf: 10/10/2023).

### Obtención del material vegetal y medición de variables en tejido vegetal

A los 35 días desde la siembra (Cosecha T0) y transcurridos 20 días de la aplicación del exceso hídrico (Cosecha Tf), se cosechó el material vegetal y se separó la biomasa aérea de la biomasa radical (25 plantas en el caso de T0 y 50 plantas en el caso de Tf). La biomasa radical fue lavada con agua corriente para eliminar restos de suelo y finalmente enjuagada con agua destilada. Parte de la biomasa fresca aérea (hojas) fue cortada con tijera y empleada en la medición de pigmentos fotosintéticos. A su vez, una parte de la biomasa fresca radical fue empleada en la medición del largo radical (*i.e.* longitud del sistema radical), largo radical específico (*i.e.* longitud del sistema radical en función de la biomasa seca radical) y caracterización de la colonización por HMA (*i.e.* cuantificación de la colonización radical por arbusculos, vesículas e hifa). La biomasa aérea y radical remanente se secó en estufa a 70 °C por 48 h hasta peso constante, para obtener su peso seco con una balanza de precisión (Mettler, Suiza) y determinar la concentración de fósforo en ambos tejidos.

### Variabes morfológicas

En cada cosecha se registraron las siguientes características morfológicas de la biomasa aérea y radical para cada nivel hídrico:

- Biomasa aérea: el largo del tallo principal, el número de tallos planta<sup>-1</sup> y el número de hojas en el tallo principal.
- Biomasa radical: el largo radical y el largo radical específico, empleando el software ImageJ para el escaneo de raíces.
- Biomasa aérea/biomasa radical: a partir de los pesos secos obtenidos se calculó esta relación, dividiendo el peso seco de la biomasa aérea por el peso seco de la biomasa radical.

### Tasa de crecimiento relativo

La tasa de crecimiento relativa de la biomasa aérea y radical para las plantas control y las plantas ante exceso hídrico se calculó a partir del peso seco, según Kingsbury *et al.* (1984):

$$\text{Tasa de crecimiento relativa}_i = (\text{PSTf} - \text{PST0}) \times (\text{Tf} - \text{T0})^{-1}$$

[Ecuación 1]

donde *i* representa la variable analizada; Tf es el período de tiempo total (en días) desde la siembra (55 días); T0 es el período de crecimiento desde la siembra hasta la primera cosecha (35 días); PSTf es el peso seco de cada variable al final del ensayo; PST0 es el peso seco de cada variable al momento de la primera cosecha; (Tf - T0) es el tiempo entre la cosecha inicial (T0) y la cosecha final (Tf) (20 días). Para comparar los tratamientos se asumió que la tasa de crecimiento diaria fue constante durante el período de 20 días del ensayo.

### Fósforo en tejido

La biomasa aérea y radical remanente fue empleada en la determinación del fósforo en tejido por el método del ácido vanadomolibdofosfórico (Jackson, 1958). Se calculó el factor de traslocación, según Ye *et al.* (2022), dividiendo la concentración de fósforo en la biomasa aérea sobre la concentración de fósforo en raíz. También se calculó la eficiencia del uso del fósforo en la planta a partir de la Ecuación 2, según Mendoza *et al.* (2000) y la absorción específica de fósforo según Urlic *et al.* (2023) (Ecuación 3).

$$\text{Eficiencia del uso de P} = \text{PS biomasa aérea} \times (\text{contenido P total})^{-1}$$

[Ecuación 2]

donde PS es el peso seco de la biomasa aérea producida y el contenido P total es el fósforo total absorbido por la planta.

$$\text{Absorción específica de P} = \text{P biomasa aérea} \times (\text{L raíz})^{-1}$$

[Ecuación 3]

donde P es el contenido de fósforo en la parte aérea y L es el largo radical en m.

### Colonización por HMA

Parte de la biomasa fresca del sistema radical fue clarificada y coloreada, según Phillips y Hayman (1970), para cuantificar la colonización de las diferentes estructuras de HMA, según McGonigle *et al.* (1990). Se tomaron 30 fragmentos de raíz de 1,5 cm de largo por maceta y se observaron en microscopio óptico bajo un aumento de 200x para determinar las siguientes variables:

- Porcentaje de colonización micorrícica total (MC%): representa el largo radical total colonizado por HMA.
- Porcentaje de colonización por arbusculos (AC%): representa el largo radical colonizado por arbusculos.
- Porcentaje de colonización por vesículas (VC%): comprende al largo radical colonizado por vesículas.
- Porcentaje de colonización por hifas (HO%): representa el largo radical colonizado solo por hifas de HMA.
- Eficiencia de la simbiosis con HMA: se refiere al fósforo adquirido en función de la colonización por arbusculos. Se estimó como el cociente entre el contenido de fósforo en la biomasa aérea y el porcentaje de colonización por arbusculos (relación P/AC%), según DiBella *et al.* (2019).

### Pigmentos fotosintéticos

Parte de la biomasa aérea fresca se empleó en la determinación de la concentración de clorofila total, a, b y carotenos (Lichtenthaler, 1987). Los pigmentos fotosintéticos se extraen con acetona 80%, el extracto obtenido se centrifuga y posteriormente se mide absorbancia.

### Eficiencia de tolerancia al estrés e índice de susceptibilidad

La eficiencia de tolerancia al exceso hídrico se define como la capacidad de una planta de crecer ante estrés, la cual se estimó según García (2021) (Ecuación 4), y el

índice de susceptibilidad para todas las variables analizadas, se calculó según Hiler *et al.* (1972) (Ecuación 5).

Eficiencia de tolerancia al exceso hídrico (%) =  $PST_{trat} \times (PST_{control})^{-1} \times 100$

[Ecuación 4]

donde  $PST_{trat}$  es el peso seco total de las plantas expuestas al exceso hídrico (*i.e.* la suma de la biomasa seca aérea y radical);  $PST_{control}$  es el peso seco total de las plantas control.

Índice de susceptibilidad =  $1 - Variable_{trat} \times (Variable_{control})^{-1}$

[Ecuación 5]

El valor del índice es positivo cuando el tratamiento produce una disminución en el valor de la variable evaluada con respecto a su valor control, indicando así un efecto negativo en la planta frente al tratamiento. En cambio, el valor del índice es negativo cuando el tratamiento produce un aumento en el valor de la variable evaluada con respecto a su valor control, indicando un efecto positivo frente al tratamiento. De esta manera se evaluó la tolerancia de *V. villosa* ante exceso hídrico de manera general y para cada una de las variables mencionadas.

### Análisis estadístico

Luego de verificar la normalidad y homogeneidad de la varianza, las medias de todas las variables determinadas se compararon a través de la prueba de T con un nivel de significancia de 0,05. La colonización por arbusculos debió ser transformada para su análisis y se utilizó una transformación de log10. Se utilizó el programa Infostat 2020 (Di Rienzo *et al.*, 2020) y GraphPad Prism 8.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las plantas de *V. villosa* sometidas a exceso hídrico durante 20 días produjeron una cantidad de biomasa aérea similar a la producida por las plantas control (0,30 g y 0,36 g, respectivamente) (Cuadro 1), habiendo, además, presentado valores similares de biomasa aérea (0,38 g) a los alcanzados por las plantas al inicio del tratamiento (*i.e.* Cosecha T0, a los 35 días desde la siembra). Además, la tasa de crecimiento relativa de la biomasa aérea fue negativa en el control y ante exceso

hídrico, y no se registraron diferencias significativas (Cuadro 1). Es necesario destacar que tanto en las plantas control como en las plantas sometidas a exceso hídrico se registró senescencia y abscisión de las hojas basales, lo que indicaría que la traslocación de nutrientes desde las primeras hojas desarrolladas habría contribuido a mantener el crecimiento de tallos y la formación de las hojas apicales. La pérdida de hojas basales durante el ciclo de vida de esta especie fue previamente descrita por Renzi y Cantamutto (2013). Por lo tanto, la ausencia de diferencias en la producción de biomasa aérea entre las plantas control y las expuestas a exceso hídrico con respecto a las plantas iniciales (T0) se encontraría en línea con los valores negativos de tasa de crecimiento relativa; dado que el número de hojas de las plantas iniciales (T0) (7,2 hojas) fue mayor a los valores registrados en las plantas control y en las sometidas a exceso hídrico (Tf) (1,52 y 1,84 hojas, respectivamente) ( $p < 0,0001$ ).

El exceso hídrico disminuyó la biomasa radical en un 40% en relación con las plantas control (Cuadro 1). El efecto del exceso hídrico sobre la producción de biomasa radical se vio reflejado también en el valor negativo de la tasa de crecimiento relativa, lo cual indicaría que las plantas expuestas al exceso hídrico perdieron tejido radical (Cuadro 1). Este resultado es consistente con estudios previos que muestran que la raíz es el órgano más afectado por la inundación debido a que la falta de oxígeno en el suelo provoca una disrupción en el metabolismo radical y dificulta su crecimiento, además de provocar la muerte radical (Sauter, 2013; Enkhbat *et al.*, 2021; Ugalde y Cardoso, 2023; Zhang *et al.*, 2025). En cuanto a la relación biomasa aérea/biomasa radical, aunque no se registraron diferencias entre grupos de plantas, dicha relación alcanzó un valor mayor a uno en aquellas expuestas a exceso hídrico (Cuadro 1), lo cual podría asociarse con la muerte del tejido radical y el mantenimiento de la biomasa aérea. Por lo tanto, las plantas de *V. villosa* sometidas a exceso hídrico alcanzaron 70% de eficiencia de tolerancia a dicho tratamiento. Dicha eficiencia estaría relacionada con la conservación de la biomasa aérea en detrimento del sistema radical.

Los resultados del presente trabajo coinciden en parte con los hallazgos publicados por Hoveland y Donnelly (1966). En la mencionada publicación, las plantas de *V. villosa* fueron sometidas a exceso hídrico durante 1, 2 y 4 d y se observó un efecto sobre las plantas que fue mayor ante el incremento de la duración de

la inundación. Estos autores registraron no solo una disminución de la biomasa radical (58%), sino también de la biomasa aérea (63%) en el período de mayor duración (4 d de inundación). En discrepancia con estos resultados previos, en el presente estudio donde el exceso hídrico se mantuvo por 20 d no se observó una disminución en la biomasa aérea y la reducción en la biomasa radical fue menor a la registrada por Hoveland y Donnelly (1966) (40% vs. 58%, respectivamente).

En cuanto a las variables morfológicas evaluadas, el largo y número de hojas del tallo principal no difirieron entre las plantas expuestas a exceso hídrico y las plantas control. Sin embargo, el número de tallos disminuyó 14% en el primer grupo de plantas en comparación con las plantas control (Cuadro 1). Estos resultados proporcionan información sobre la estrategia de *V. villosa* para tolerar el exceso hídrico, la cual implicaría direccionar hidratos de carbono desde la raíz hacia la biomasa aérea a fin de mantener el aérea fotosintética (tanto el largo de tallos como el número de hojas), sin la producción de nuevos tallos. Es importante destacar que no se observó la formación de raíces adventicias, así como tampoco la elongación de tallos en las plantas de *V. villosa* expuestas a exceso hídrico. Este tipo de adaptaciones fueron previamente registradas y se asociaron con el incremento de la tolerancia a la inundación (Mendoza *et al.*, 2005; Striker, 2012; Malik *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2025).

En relación con la anatomía del sistema radical, el largo radical no mostró diferencias entre grupos de plantas expuestas a exceso hídrico y plantas control; sin embargo, en el primer grupo de plantas el largo específico aumentó 75%, lo cual sugiere un menor diámetro radical en comparación con las raíces del segundo grupo. Las raíces más finas permiten aumentar la superficie de contacto con el suelo y, por ende, mejoran la accesibilidad y absorción de los nutrientes del medio ambiente edáfico (Checa-Córdoba *et al.*, 2024).

La concentración de fósforo en la biomasa aérea y radical no difirió entre grupos de plantas expuestas a exceso hídrico y plantas control. Asimismo, el factor de traslocación fue menor a uno en ambos grupos de plantas y tampoco difirió significativamente, lo que indicaría que en ambos casos la planta particionaría preferentemente el fósforo absorbido hacia raíz. De manera consistente con estos resultados, la eficiencia de producción de biomasa aérea en función del fósforo absorbido, así como la absorción específica de fósforo (mg P absorbido m<sup>-1</sup> de raíz) no difirieron entre grupos de plantas (Cuadro 2). El incremento en el largo específico de las raíces de *V. villosa* sometidas a exceso hídrico permitiría una mayor absorción de fósforo, lo que conlleva a mantener eficiencias de absorción similares entre grupos de plantas. Es importante mencionar que el exceso hídrico puede incrementar la disponibilidad de fósforo en el suelo (Mendoza *et al.*, 2005; García *et al.*, 2008; Tian *et*

**Cuadro 1.** Efecto del exceso hídrico sobre el crecimiento y la morfología vegetal en plantas de *Vicia villosa* Roth mantenidas en capacidad de campo (control) y exceso hídrico por 20 días en un suelo de la cuenca del Río Salado. PS: peso seco; TCR: tasa de crecimiento relativo. Valores medios  $\pm$  error estándar (n= 5). Índice de susceptibilidad =  $1 - \text{Variable}_{\text{trat}} \times (\text{Variable}_{\text{control}})^{-1}$ . Letras distintas indican diferencias significativas entre medias ( $p < 0,05$ ).

Variable	Control	Exceso hídrico	p	Índice de susceptibilidad	Efecto
PS biomasa aérea (g)	0,36 $\pm$ 0,05a	0,30 $\pm$ 0,07 a	0,21	0,17	
PS biomasa radical (g)	0,47 $\pm$ 0,13 b	0,28 $\pm$ 0,07 a	0,02	0,40	-
Biomasa aérea/biomasa radical	0,79 $\pm$ 0,12 a	1,10 $\pm$ 0,31 a	0,06	-0,39	
TCR biomasa aérea (día <sup>-1</sup> )	-0,001 $\pm$ 0,003 a	-0,004 $\pm$ 0,003 a	0,21	-3,00	
TCR biomasa radical (día <sup>-1</sup> )	0,007 $\pm$ 0,007 b	-0,002 $\pm$ 0,003 a	0,02	1,29	-
Largo tallo principal (cm)	16,53 $\pm$ 0,77 a	16,01 $\pm$ 1,13 a	0,46	0,03	
Nº hojas tallo principal	1,52 $\pm$ 0,48 a	1,84 $\pm$ 0,75 a	0,45	-0,21	
Nº tallos planta <sup>-1</sup>	2,92 $\pm$ 0,23 b	2,52 $\pm$ 0,27 a	0,03	0,14	-
Largo radical (m)	32,71 $\pm$ 15,1 2a	34,56 $\pm$ 7,04 a	0,81	-0,06	
Largo radical específico (m g <sup>-1</sup> )	71,38 $\pm$ 36,07 a	124,70 $\pm$ 13,34 b	0,01	-0,75	+

al., 2017). Esta mayor disponibilidad de fósforo en el suelo facilitaría la absorción de este nutriente por las plantas. Esto podría explicar, al menos en parte, por qué las plantas de *V. villosa* expuestas a exceso hídrico mantuvieron una concentración de fósforo en tejido similar al de las plantas control, así como la producción de biomasa aérea a pesar de la disminución de la biomasa radical.

El exceso hídrico provocó una disminución del orden del 25% en la concentración de los distintos pigmentos evaluados (i.e. clorofila a, clorofila b, clorofila total y carotenos) (Cuadro 3). Estos resultados son coincidentes con trabajos previos, en los cuales la disminución de los pigmentos fotosintéticos fue asociada con una reducción de la tasa fotosintética ante inundación (Xiaoling et al., 2011; Wang et al., 2019; Sola et al., 2021). Mishra et al. (2008) informaron que la disminución del contenido de clorofila en plantas de arroz inundadas afectó la eficiencia fotoquímica del fotosistema II, lo que provocó la degradación de los centros de reacción de los fotosistemas y una disminución neta de la actividad fotosintética. En el presente trabajo, la reducción de la concentración de clorofilas y carotenos podría disminuir

la capacidad fotosintética de las plantas de *V. villosa* ante exceso hídrico. Sin embargo, la biomasa aérea se mantiene ante esta condición de estrés en comparación con las plantas control. Por lo tanto, la estrategia de *V. villosa* ante exceso hídrico sería traslocar carbohidratos desde la raíz hacia la biomasa aérea fotosintética a fin de sostener dicha biomasa con la concomitante disminución de la biomasa radical.

En cuanto a la relación de *V. villosa* con microorganismos simbiotes, la colonización micorrícica total (MC%) no presentó cambios en las raíces de las plantas expuestas a exceso hídrico con respecto a las plantas control luego de 20 días de tratamiento (Cuadro 4). En relación a la morfología de la colonización, el exceso hídrico tuvo un efecto negativo del 61% sobre el nivel de colonización por arbusculos (AC%). Resultados semejantes fueron reportados en plantas de *Lotus tenuis* expuestas a exceso hídrico (Escudero y Mendoza, 2005; García et al., 2008). Respecto de la colonización por vesículas (VC%), se registraron niveles bajos en ambos grupos de plantas (0,68% y 0% en las plantas control y plantas expuestas a exceso hídrico, respectivamente), que no difirieron de forma significativa. Contrariamente,

**Cuadro 2.** Efecto del exceso hídrico sobre la nutrición fosforada en plantas de *Vicia villosa* Roth mantenidas en capacidad de campo (control) y exceso hídrico por 20 días en un suelo de la cuenca del Río Salado. PS: peso seco. Valores medios  $\pm$  error estándar (n= 5). Índice de susceptibilidad=  $1 - \text{Variable}_{\text{trat}} / \text{Variable}_{\text{control}}$ . Letras distintas indican diferencias significativas entre medias (p < 0,05).

Variable	Control	Exceso hídrico	p	Índice de susceptibilidad	Efecto
P biomasa aérea (%)	0,10 $\pm$ 0,01 a	0,10 $\pm$ 0,02 a	0,81	0,00	
P biomasa radical (%)	0,12 $\pm$ 0,02 a	0,11 $\pm$ 0,02 a	0,49	0,08	
Factor traslocación	0,85 $\pm$ 0,05 a	0,94 $\pm$ 0,11 a	0,12	-0,11	
PS biomasa aérea /contenido P total (g mg P <sup>-1</sup> )	0,39 $\pm$ 0,07 a	0,49 $\pm$ 0,08 a	0,09	-0,26	
Absorción específica de P (mg m <sup>-1</sup> )	0,01 $\pm$ 0,01 a	0,01 $\pm$ 0,00 a	0,29	0,00	

**Cuadro 3.** Efecto del exceso hídrico sobre los pigmentos fotosintéticos en plantas de *Vicia villosa* Roth mantenidas en capacidad de campo (control) y exceso hídrico por 20 días en un suelo de la cuenca del Río Salado. Valores medios  $\pm$  error estándar (n= 5). Índice de susceptibilidad=  $1 - \text{Variable}_{\text{trat}} / \text{Variable}_{\text{control}}$ . Letras distintas indican diferencias significativas entre medias (p < 0,05).

Variable	Control	Exceso hídrico	p	Índice de susceptibilidad	Efecto
Clorofila a (mg g <sup>-1</sup> )	7,78 $\pm$ 0,97 b	5,49 $\pm$ 0,44 a	0,00	0,29	-
Clorofila b (mg g <sup>-1</sup> )	2,92 $\pm$ 0,31 b	2,17 $\pm$ 0,25 a	0,00	0,26	-
Clorofila total (mg g <sup>-1</sup> )	10,69 $\pm$ 1,27 b	7,66 $\pm$ 0,67 a	0,00	0,28	-
Carotenos (mg g <sup>-1</sup> )	0,41 $\pm$ 0,05 b	0,33 $\pm$ 0,04 a	0,01	0,20	-

trabajos previos mostraron un incremento significativo en la colonización por vesículas ante exceso hídrico (Mendoza *et al.*, 2005; García *et al.*, 2008; Tuheteru *et al.*, 2015). La colonización por HMA, en el caso de las plantas control, estaría formada principalmente por arbusculos a diferencia de las plantas expuestas a exceso hídrico, en las cuales la colonización se encontraría formada principalmente por el desarrollo hifal intrarradicamente (HO%).

La eficiencia de la simbiosis no difirió entre grupos de plantas (Cuadro 4). Por lo tanto, se podría hipotetizar que la colonización por hifas podría participar en el intercambio de fósforo entre el hongo y la planta en forma conjunta con los arbusculos remanentes en simbiosis con lo descrito por Ryan *et al.* (2003). Esto habría permitido a las plantas de *V. villosa* expuestas a exceso hídrico mantener valores similares de eficiencia de

la simbiosis micorrícica en comparación con las plantas control. Cabe mencionar que en el presente trabajo no se observaron nódulos en las raíces de *V. villosa* del grupo control como en el caso de las plantas expuestas a exceso hídrico, lo que sugeriría que esta especie no logró establecer una relación simbiótica con los rizobios nativos presentes en el suelo utilizado. Contrariamente, Renzi *et al.* (2023) informaron una buena nodulación en las raíces de *V. villosa* ante la incorporación del inoculante específico en un ensayo llevado a campo en la provincia de Buenos Aires. Teniendo en cuenta los resultados del presente trabajo y los registrados por Renzi *et al.* (2023) se plantea a futuro la evaluación de la tolerancia de *V. villosa* ante exceso hídrico empleando semillas previamente inoculadas con bacterias fijadoras de nitrógeno atmosférico.

**Cuadro 4.** Efecto del exceso hídrico sobre la colonización por hongos micorrícicos arbusculares en plantas de *Vicia villosa* Roth mantenidas en capacidad de campo (control) y exceso hídrico por 20 días en un suelo de la cuenca del Río Salado. Log: transformación logarítmica de los datos. MC: colonización micorrícica total; AC: colonización por arbusculos; VC: colonización por vesículas; HO: colonización por hifa. Valores medios  $\pm$  error estándar (n= 5). Índice de susceptibilidad=  $1 - \text{Variable}_{\text{trat}} \times (\text{Variable}_{\text{control}})^{-1}$ . Letras distintas indican diferencias significativas entre medias ( $p < 0,05$ ).

Variable	Control	Exceso hídrico	p	Índice de susceptibilidad	Efecto
MC (%)	34,66 $\pm$ 11,89 a	25,81 $\pm$ 6,36 a	0,18	0,26	
AC (%) log	19,52 $\pm$ 10,86 b	7,71 $\pm$ 2,95 a	0,04	0,61	-
VC (%)	0,68 $\pm$ 0,94 a	0,00 $\pm$ 0,00 a	0,14	1,00	
HO (%)	14,78 $\pm$ 5,93 a	18,1 $\pm$ 5,5 a	0,39	-0,22	
Cont. P biom. aérea AC% <sup>-1</sup>	0,02 $\pm$ 0,02 a	0,04 $\pm$ 0,01 a	0,08	-1,00	

## CONCLUSIÓN

Los resultados obtenidos sugieren que las plantas de *V. villosa* tolerarían el exceso hídrico por un período de 20 días en un suelo Natracuol típico de la cuenca del Río Salado. Esta tolerancia se asociaría principalmente a su capacidad de mantener la producción de biomasa aérea en detrimento de la biomasa radical con el concomitante incremento del largo radical específico. Esto sería sostenido por el aumento del área de absorción de sus raíces, lo que permitiría mantener la absorción de fósforo ante exceso hídrico. Asimismo, bajo las condiciones experimentales del presente estudio, la eficiencia de la simbiosis y los niveles de colonización de HMA se mantuvieron en niveles similares entre

grupos de plantas tratadas y plantas control. Estos resultados constituyen el punto de partida a fin de establecer futuros ensayos que evalúen la tolerancia de *V. villosa* ante exceso hídrico empleando diferentes suelos oriundos de la cuenca del Río Salado, ante condiciones controladas como a campo, así como su capacidad de establecer relaciones simbióticas eficientes con HMA y rizobios.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue subsidiado por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, Argentina (PICT 2020-01901) y por CONICET (PIP 0670).

## BIBLIOGRAFÍA

- Antonelli, C. J., Calzadilla, P. I., Escaray, F. J., Babuin, M. F., Campestre, M. P., Rocco, R., Bordenave, C. D., Perea García, A., Nieva, A. S. y Ruiz, O. A. (2016). *Lotus* spp.: Biotechnological strategies to improve the bioeconomy of lowlands in the Salado River Basin (Argentina). *AGROFOR International Journal*, 1(2), 43-47. <http://dx.doi.org/10.7251/AGRENG1602043A>
- Chaneton, E., Facelli, J. y León, R. (1988). Floristic changes induced by flooding on grazed lowland grasslands in Argentina. *Journal of Range Management*, 41(6), 495-499. <http://dx.doi.org/10.2307/3899525>
- Checa-Cordoba, E., Esteban, E. J., Emilio, T., Lira-Martins, D., Schietti, J., Pinto, J. P., Tomasella, J. y Costa, F. R. (2024). Soil water regime and nutrient availability modulate fine root distribution and biomass allocation in amazon forests with shallow water tables. *Plant and Soil*, 510(1), 1013-102. <https://doi.org/10.1007/s11104-024-06972-5>
- Cofré, N., Urcelay, C., Wall, L. G., Domínguez, L. y Becerra, A. (2018). El potencial de colonización micorrízico-arbuscular varía entre prácticas agrícolas y sitios en diferentes áreas geográficas de la región pampeana. *Ecología Austral*, 28(3), 581-592. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.3.0.696>
- Colmer, T. D. y Voesenek, B. (2009). Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Functional Plant Biology*, 36, 665-681. <https://doi.org/10.1071/fp09144>
- Diagne, N., Ngom, M., Djighaly, P. I., Fall, D., Hocher, V., y Svistoonoff, S. (2020). Roles of arbuscular mycorrhizal fungi on plant growth and performance: Importance in biotic and abiotic stressed regulation. *Diversity*, 12(10), 370. <https://doi.org/10.3390/d12100370>
- Di Bella, C. E., García-Parisi, P. A., Lattanzi, F. A., Druille, M., Schnyder, H. y Grimoldi, A. A. (2019). Grass to legume facilitation in saline-sodic steppes: influence of vegetation seasonality and root symbionts. *Plant and Soil*, 443(1-2), 509-523. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04247-y>
- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., Gonzalez, L., Tablada, M. y Robledo C. W. (2020). *InfoStat versión 2020*. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Enkhat, G., Ryan, M. H., Foster, K. J., Nichols, P. G., Kotula, L., Hamblin, A., Inukai, Y. y Erskine, W. (2021). Large variation in waterlogging tolerance and recovery among the three subspecies of *Trifolium subterraneum* L. is related to root and shoot responses. *Plant and Soil*, 464(1-2), 467-487. <https://doi.org/10.1007/s11104-021-04959-0>
- Escudero, V. y Mendoza, R. (2005). Seasonal variation of arbuscular mycorrhizal fungi in temperate grasslands along a wide hydrologic gradient. *Mycorrhiza*, 15(4), 291-299. <https://doi.org/10.1007/s00572-004-0332-3>
- Francis, C. M., Enneking, D. y Abd El Moneim, A. M. (2000). When and where will vetches have an impact as grain legumes? En: *Linking Research and Marketing Opportunities for Pulses in the 21st Century* (pp. 375-384). Springer Netherlands.
- Fusconi, A. y Mucciarelli, M. (2018). How important is arbuscular mycorrhizal colonization in wetland and aquatic habitats? *Environmental and Experimental Botany*, 155, 128-141. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.06.016>
- García, I. (2021). *Lotus tenuis* and *Schedonorus arundinaceus* co-culture exposed to defoliation and water stress. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias UNCuyo*, 53(2), 100-108. <https://doi.org/10.48162/rev.39.044>
- García, I. (2025). *Lotus tenuis* in association with *Arbuscular Mycorrhizal Fungi* is more tolerant to partial submergence than to high-intensity defoliation. *Plant Biology*, 16, 47. <https://doi.org/10.3390/ijpb16020047>
- García, I., Mendoza, R. y Pomar, M. C. (2008). Deficit and excess of soil water impact on plant growth of *Lotus tenuis* by affecting nutrient uptake and arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil*, 304(1-2), 117-131. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9526-8>
- García, P. E., Badano, N. D., Menéndez, A. N., Bert, F., García, G., Podestá, G., Rovere, S., Verdin, A., Rajagopalan, B. y Arora, P. (2018). Influencia de los cambios en el uso del suelo y la precipitación sobre la dinámica hídrica de una cuenca de llanura extensa. Caso de estudio: cuenca del Río Salado, Buenos Aires, Argentina. *Ribagua*, 5(2), 92-106. <http://dx.doi.org/10.1080/23863781.2018.1495990>
- García, I. y Mendoza, R. (2008). Relationships among soil properties, plant nutrition and arbuscular mycorrhizal fungi-plant symbioses in a temperate grassland along hydrologic, saline and sodic gradients. *Federation of European Microbiological Societies*, 63(3), 359-371. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2008.00441.x>
- Haffani, S., Mezni, M., Slama, I., Ksontini, M. y Chaibi, W. (2013). Plant growth, water relations and proline content of three vetch species under water-limited conditions. *Grass and Forage Science*, 69(2), 323-333. <https://doi.org/10.1111/gfs.12034>
- He, W. X., Wu, Q. S., Hashem, A., Abd Allah, E. F., Muthuramalingam, P., Al-Arjani, A. B. y Zou, Y. N. (2022). Effects of symbiotic fungi on sugars and soil fertility and structure-mediated changes in plant growth of *Vicia villosa*. *Agriculture*, 12(10), 1523. <https://doi.org/10.1111/gfs.12034>
- He, W. X., Sun, Q. F., Hashem, A., Abd Allah, E. F., Wu, Q. S. y Xu, Y. J. (2023). Sod culture with *Vicia villosa* alters the diversity of fungal communities in walnut orchards for sustainability development. *Sustainability*, 15(13), 10731. <https://doi.org/10.3390/su151310731>
- Hiler, E. A., van Babel, C. H., Hossain, M. M. y Jordan, W. R. (1972). Sensitivity of southern peas to plant water deficit at three growth stages. *Agronomy Journal*, 64(1), 60-64. <https://doi.org/10.2134/agronj1972.00021962006400010020x>
- Hoveland, C. S. y Donnelly, E. D. (1966). Response of *Vicia* genotypes to flooding. *Agronomy Journal*, 58(3), 342-345. <https://doi.org/10.2134/agronj1966.00021962005800030029x>
- Ipsilantis, I. y Sylvia, D. M. (2007). Interactions of assemblages of mycorrhizal fungi with two Florida wetland plants. *Applied Soil Ecology*, 35, 261-271. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2006.09.003>
- Jackson, M. L. (1958). *Soil chemical analysis. Method of soil analysis, Part 2* (pp. 801). Chemical and Microbiological Properties.
- Kingsbury, R. W., Epstein, E. y Peary, R. W. (1984). Physiological responses to salinity in selected lines of wheat. *Plant Physiology*, 74, 417-423. <https://doi.org/10.1104/pp.74.2.417>
- Lichtenthaler, H. K. (1987). Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*, 148, 350-382. [http://dx.doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](http://dx.doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)

- Malik, A. I., Ailewe, T. I. y Erskine, W. (2015). Tolerance of three grain legume species to transient waterlogging. *AoB Plants*, 7. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv040>
- McGonigle, T. P., Miller, M. H., Evans, D.H., Fairchild, G. L. y Swan, J. A. (1990). A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *The New Phytologist*, 115(3), 495-501. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00476.x>
- Mendoza, R. E., Escudero, V. y García, I. (2005). Plant growth, nutrient acquisition and mycorrhizal symbioses of a waterlogging tolerant legume (*Lotus glaber* Mill.) in a saline-sodic soil. *Plant Soil*, 275, 305-315. <https://doi.org/10.1007/s1104-005-2501-3>
- Mendoza, R. E., Pagani, E. A. y Pomar, M. C. (2000). Population variation of *Lotus glaber* and its relationship with P uptake from the soil. *Ecologia Austral*, 10(1), 3-14.
- Menon-Martínez, F. E., Grimoldi, A. A., Striker, G. G. y Di Bella, C. E. (2024). Changes in morphological traits associated with waterlogging, salinity and saline waterlogging in *Festuca arundinacea*. *Functional Plant Biology*, 51: FP23140. <https://doi.org/10.1071/fp23140>
- Miller, S. P. y Sharitz, R. R. (2000). Manipulation of flooding and arbuscular mycorrhiza formation influences growth and nutrition of two semi-aquatic grass species. *Functional Ecology*, 14(6), 738-748. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.00481.x>
- Mishra, S. K., Patro, L., Mohapatra, P. K. y Biswal, B. (2008). Response of senescing rice leaves to flooding stress. *Photosynthetica*, 46(2), 315-317. <https://doi.org/10.1007/s11099-008-0058-0>
- Peoples, M. B., Brockwell, J., Herridge, D. F., Rochester, I. J., Alves, B. J. R., Urquiaga, S., Boddey, R. M., Dakora, F. D. y Jensen, E. S. (2009). The contributions of nitrogen-fixing crop legumes to the productivity of agricultural systems. *Symbiosis*, 48(1-3), 1-17. <https://doi.org/10.1007/BF03179980>
- Perelman, S. B., León, R. J. C. y Oesterheld, M. (2001). Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology*, 89, 562-577.
- Phillips, J. M. y Hayman, D. S. (1970). Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society*, 55(1), 158-161. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(70\)80110-3](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(70)80110-3)
- Renzi, J. y Cantamutto, M. (2013). *Vicias: bases agronómicas para el manejo en la Región Pampeana*. Ediciones INTA.
- Renzi, J. P., Garayalde, A. F., Brus, J., Pohankova, T., Smýkal, P. y Cantamutto, M. A. (2023). Environmental and agronomic determinants of hairy vetch (*Vicia villosa* Roth) seed yield in rainfed temperate agroecosystems. *European Journal of Agronomy: The Journal of the European Society for Agronomy*, 147(126822), 126822. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2023.126822>
- Ryan, M. H., McCully, M. E. y Huang, C. X. (2003). Location and quantification of phosphorus and other elements in fully hydrated, soil-grown arbuscular mycorrhizas: a cryo-analytical scanning electron microscopy study. *The New Phytologist*, 160(2), 429-441. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00884.x>
- Sainz Rozas, H., Echeverría, H. y Angelini, H. (2012). Fósforo disponible en suelos agrícolas de la región pampeana y extrapampeana argentina. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 38(1), 33-39.
- Sarafian, P. (2006). *Cuenca del Río Salado de Buenos Aires*. Portal Oficial del Estado Argentino.
- Sauter, M. (2013). Root responses to flooding. *Current Opinion in Plant Biology*, 16(3), 282-286. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2013.03.013>
- Seyedeh, H. D., Kashani, A., Paknejad, F., Jafary, H., Al-Ahmadi, M. J., Tookaloo, M. R. y Lamei, J. (2010). Evaluation of hairy vetch (*Vicia villosa* Roth) in pure and mixed cropping with barley (*Hordeum vulgare* L.) to determine the best combination of legume and cereal for forage production. *American Journal of Agricultural and Biological Sciences*, 5(2), 169-176.
- Smith, S. E. y Read, D. J. (2008). *Mycorrhizal symbiosis* (3ª ed). Academic Press.
- Šola, I., Stić, P. y Rusak, G. (2021). Effect of flooding and drought on the content of phenolics, sugars, photosynthetic pigments and vitamin C, and antioxidant potential of young Chinese cabbage. *European Food Research and Technology*, 247(8), 1913-1920. <https://doi.org/10.1007/s00217-021-03759-1>
- Soriano, A., León, R. J., Sala, O. E., Lavado, R. S., Deregiibus, V. A. et al. (1991). Rio de la Plata grasslands. *Ecosystems of the world*, 8(a), 367-407.
- Srivastava, A. K., Kashyap, P. L., Santoyo, G. y Newcombe, G. (2021). Plant microbiome: Interactions, mechanisms of action, and applications. *Frontiers in Microbiology*, 12.
- Steffens, B. y Rasmussen, A. (2016). The physiology of adventitious roots. *Plant Physiology*, 170(2), 603-617. <https://doi.org/10.1104/pp.15.01360>
- Striker, G. (2012). Flooding stress on plants: Anatomical, morphological And physiological responses. *Botany*, 1(1), 3-28. <https://doi.org/10.5772/32922>
- Striker, G. y Colmer, T. D. (2017). Flooding tolerance of forage legumes. *Journal of Experimental Botany*, 68(8), 1851-1872. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw239>
- Tian, J., Dong, G., Karthikeyan, R., Li, L. y Harmel, R. (2017). Phosphorus dynamics in long-term flooded, drained, and reflooded soils. *Water*, 9(7), 531. <https://doi.org/10.3390/w9070531>
- Tuheteru, F. D., Cecep, K., Mansur, I. y Iscandar. (2015). Response of Lonkida (*Nauclea orientalis* L.) towards mycorrhizal inoculum in waterlogged condition. *Biotropia*, 22(1). <https://doi.org/10.11598/btb.2015.22.1.416>
- Ugalde, J. M. y Cardoso, A. A. (2023). When roots talk to shoots about flooding. *Plant Physiology*, 193(3), 1729-1731. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiad464>
- Urlić, B., Dumičić, G., Radić, T., Goreta Ban, S. y Romić, M. (2023). Phosphorus use efficiency of leafy *Brassica* sp. Grown in three contrasting soils: Growth, enzyme activity and phosphorus fractionation. *Plants*, 12(6). <https://doi.org/10.3390/plants12061295>

- Vázquez, P., Cabria, F., Rojas, M. D. y Calandroni, M. (2009). Riesgo de anegamiento: estimaciones para la cuenca baja del Río Salado. *Ciencia del suelo*, 27(2), 237-246.
- Wang, J., Sun, H., Sheng, J., Jin, S., Zhou, F., Hu, Z. y Diao, Y. (2019). Transcriptome, physiological and biochemical analysis of *Triarrhena sacchariflora* in response to flooding stress. *BMC Genetics*, 20(1), 88. <https://doi.org/10.1186/s12863-019-0790-4>
- Xiaoling, L., Ning, L., Jin, Y., Fuzhou, Y., Faju, C. y Fangqing, C. (2011). Morphological and photosynthetic responses of riparian plant *Distylium chinense* seedlings to simulated autumn and winter flooding in Three Gorges Reservoir Region of the Yangtze River, China. *Sheng Tai Xue Bao*, 31(1), 31-39. <http://dx.doi.org/10.1016/j.chnaes.2010.11.005>
- Yadollahi, P., Eshghizadeh, H. R., Razmjoo, J., Zahedi, M., Majidi, M. M. y Gheysari, M. (2024). Drought stress tolerance in vetch plants (*Vicia* sp.): agronomic evidence and physiological signatures. *The Journal of Agricultural Science*, 163(1), 13-26. <https://doi.org/10.1017/S0021859624000522>
- Ye, D., Xie, M., Zhang, X., Huang, H., Yu, H., Zheng, Z., Wang, Y. y Li, T. (2022). Evaluation for phosphorus accumulation and removal capability of nine species in the Polygonaceae to excavate amphibious superstars used for phosphorus-phytoextraction. *Chemosphere*, 308(2), 136361. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2022.136361>
- Zhang, Y., Chen, X., Geng, S. y Zhang, X. (2025). A review of soil waterlogging impacts, mechanisms, and adaptive strategies. *Frontiers in Plant Science*, 16, 1545912. <https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1545912>