



## Aneamiento y su efecto sobre la fisiología, crecimiento y rendimiento de trigo en zonas mediterráneas manejadas en cero labranza

### Waterlogging and its effect on the physiology, growth and yield of wheat in Mediterranean zones managed under no tillage

Romero, R.<sup>a</sup>, Silva, P.<sup>a</sup>, Seguel, O.<sup>b\*</sup>

<sup>a</sup> Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas, Departamento de Producción Agrícola.

<sup>b</sup> Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas, Departamento de Ingeniería y Suelos.  
Casilla 1004, Santiago, Chile

#### ARTICLE INFO

##### Keywords:

Hypoxia  
Clay soil  
Compaction  
Rainfall regime

Review Article,  
Soil Science

##### \*Corresponding author:

Rodrigo Romero, Óscar Seguel

##### E-mail address:

[oseguel@uchile.cl](mailto:oseguel@uchile.cl)

#### ABSTRACT

In the last years the use of no tillage has increased due to several benefits compared to conventional tillage, such as the reduction in farm fossil fuel use, decrease in soil erosion, and the enhancing of soil structure. However, it has been observed that crops on soils that have medium to fine textures and are managed under this system, show a decline in their yields in rainy years, compared with conventional tillage. The aim of this work was to collect the necessary information to analyze if the wheat yield decrease in the context of Mediterranean environments is associated with a waterlogging event, noting its main causes and effects on the crop. For this purpose, a review of scientific journals and books related to soil science, plant physiology and agronomy was carried out. According to the information gathered, no tillage in soils with medium to fine textures is linked with a surface compaction, a factor that negatively affects the soil hydrology, suggesting the possibility of waterlogging events during rainy seasons. This condition alters the soil oxygen diffusion, causing a reduction in its concentration and the increase of potentially toxic compounds for wheat. In the plant, waterlogging induces an energy crisis, diminishing the gas exchange and water and nutrients uptake, which leads to restricted growth and yield of the crop.

#### RESUMEN

En los últimos años ha aumentado el uso de la cero labranza, debido a que presenta una serie de beneficios comparada con la labranza convencional, tales como reducir el uso de combustibles fósiles, disminuir la erosión y mejorar la estructura de los suelos. Sin embargo, se ha observado que cultivos en suelos de texturas medias a finas, manejados bajo este sistema, disminuyen sus rendimientos en años lluviosos cuando se compara con la labranza convencional. El objetivo de este trabajo fue recopilar información necesaria para analizar si la disminución del rendimiento de trigo en el contexto de ambientes mediterráneos está relacionada a un evento de anegamiento, observando sus principales causas y efectos sobre el cultivo. Para esto se efectuó una recopilación y análisis de diversas revistas científicas y libros especializados vinculados a ciencias del suelo, fisiología vegetal y agronomía. Los antecedentes señalaron que el uso de la cero labranza en suelos de texturas medias a finas está asociado a un problema de compactación superficial, factor que afecta la hidrología del suelo, sugiriendo la posibilidad de eventos de anegamiento durante el periodo de lluvias. Esta condición altera la difusión del oxígeno en el suelo, provocando una disminución en su concentración y el aumento de compuestos potencialmente tóxicos para el cultivo. A nivel de planta, el anegamiento causa una crisis energética, con una disminución en el intercambio gaseoso y en la absorción de agua y nutrientes, que se traducen en una limitación del crecimiento y reducción del rendimiento en grano de trigo.

*Palabras clave:* hipoxia, suelo arcilloso, compactación, régimen de precipitaciones.

#### INTRODUCCIÓN

El trigo es un cultivo de amplia distribución a nivel mundial, siendo el cereal más relevante en términos de superficie utilizada, seguido del maíz, la soya y el sorgo (FAO, 2009). En Chile es el cultivo más importante, debido a su área de producción y distribución (Del Pozo et al., 2014), estimándose en 263.164 ha la superficie

cultivada y 14.823.101 los qqm producidos en la temporada 2014/2015 (Pradenas, 2015).

Existe una importante superficie sembrada con trigo en Chile manejada bajo cero labranza, práctica cuyo concepto principal es que los cultivos se siembran sin ningún movimiento previo del suelo, salvo una perturbación muy poco profunda (< 5 cm) que puede surgir por el paso de la sembradora y en donde el 30-100% de

la superficie permanece cubierta por residuos vegetales (Soane *et al.*, 2012). A nivel mundial, el uso de este sistema de laboreo del suelo ha aumentado considerablemente, contabilizándose 105 millones de hectáreas en 2009, significando un crecimiento del 233% a nivel mundial en 10 años (*Ibid*). Esto se debe a que otorga diversos beneficios, los cuales han sido expuestos por Trewavas (2004) y Karlen *et al.* (2013) como mejorar propiedades del suelo y del cultivo, además de favorecer en el ámbito económico. Sin embargo, algunos antecedentes mostrarían que el rendimiento de trigo y otros cereales en algunas ocasiones, puede llegar a ser menor en este sistema si se compara con la labranza convencional, observándose una interacción entre el sistema de labranza y el año, dependiendo del tipo de suelo y la cantidad y distribución de las precipitaciones (Alakukku *et al.*, 2009; Shertzer, 2013).

Los antecedentes mencionados permiten hipotetizar que la problemática podría estar asociada a un evento de anegamiento, definido como un exceso de agua en el suelo (Wei *et al.*, 2013). Este tipo de estrés ambiental, común en aquellas zonas que presentan por un lado altas precipitaciones y por otro una condición de mal drenaje del suelo, asociado a fluctuaciones del nivel freático (Shao *et al.*, 2013), puede considerarse como una de las principales restricciones para la agricultura mundial, después de la sequía (Araki *et al.*, 2012). En Chile, hay registro de numerosos casos de anegamiento que han impactado negativamente en la agricultura nacional, explicado principalmente por lluvias extremas (Aldunce y González, 2009), las cuales, dado el clima mediterráneo del país, se generan en periodos de baja demanda hídrica, cuando muchos de los cultivos anuales están en proceso de establecimiento (Bonilla y Vidal, 2011).

Dada esta realidad, es necesario conocer la relación que existe entre la cero labranza y el anegamiento y cuáles son los efectos de este estrés en el suelo, en la fisiología y en el rendimiento de los cultivos, en el contexto de climas mediterráneos, de manera de desarrollar estrategias agronómicas que permitan prevenir el problema.

## DESARROLLO

### Origen del anegamiento

El contenido de agua de un suelo está condicionado por el balance hídrico de éste, en donde las entradas al sistema están mediadas por las variables de riego y precipitaciones, mientras que las salidas, por escorrentía superficial, percolación profunda y evapotranspiración del cultivo (Bellot y Chirino, 2013). El anegamiento ocurre cuando la interacción de estos factores genera una saturación completa de los poros del suelo, con o sin una capa de agua por encima de su superficie, donde solo el sistema de raíces de la planta está siendo

afectado, mientras que los brotes están en condiciones atmosféricas normales (Striker, 2012). Su ocurrencia dependerá de la interacción de diversas variables, tanto bióticas como abióticas, destacando los factores climáticos, edáficos y del cultivo.

### Factores climáticos

El clima define la distribución y productividad de los cultivos a nivel mundial, a partir de variables tales como radiación, temperatura, humedad relativa, velocidad del viento y pluviometría. Esta última es relevante en la ocurrencia de eventos de anegamiento, asociados a la intensidad y distribución temporal de las precipitaciones (Aldunce y González, 2009).

El anegamiento ocurre principalmente en zonas donde existen lluvias excesivas durante las épocas de crecimiento, características propias de climas tropicales y sub tropicales (Shao *et al.*, 2013). No obstante, en ecosistemas con climas mediterráneos también se pueden generar las condiciones para la ocurrencia de este estrés, en los cuales se experimentan dinámicas particulares, donde en el periodo más frío se observa la mayor parte de las precipitaciones, concentrándose hasta un 80 a 90% de la lluvia anual (generando momentos de sobre abundancia de agua), en cambio, el periodo cálido es seco y prolongado (Pérez-Ramos y Marañón, 2009). En este sentido, Bakker *et al.* (2010) señalan eventos de anegamiento en las regiones agrícolas de clima mediterráneo del oeste australiano, en tanto Pizarro *et al.* (2012) destacan la alta ocurrencia de eventos de precipitaciones extremas desde la zona semiárida hasta la zona subhúmeda en el país, siendo las mayores recurrencias en la zona mediterránea.

### Factores edáficos

Las características del suelo son relevantes en la generación del anegamiento, el que ocurre cuando el agua, proveniente de las lluvias o un riego excesivo, es mayor que la tasa de evapotranspiración del cultivo y el drenaje del suelo (Bramley, 2006). Además, se ha visto que la topografía es un componente importante para el desarrollo del anegamiento, como lo señalan Manjunatha *et al.* (2004) quienes demostraron que en zonas bajas se aumenta el riesgo de presentar dicho estrés.

A su vez, Shaxson y Barber (2005) establecen que la profundidad del suelo determina la capacidad de un suelo para contener una determinada cantidad de agua, donde suelos poco profundos tienen poca agua disponible y en años húmedos pueden ser incapaces de almacenar agua adicional, lo que sugiere que son más propensos a presentar eventos de anegamiento. Asimismo, suelos de texturas finas o con discontinuidades texturales presentan una permeabilidad lenta y una tendencia a formar niveles freáticos colgados, factor

que permitiría un exceso de agua en el suelo (Eastham y Gregory, 2000).

### Manejo del suelo

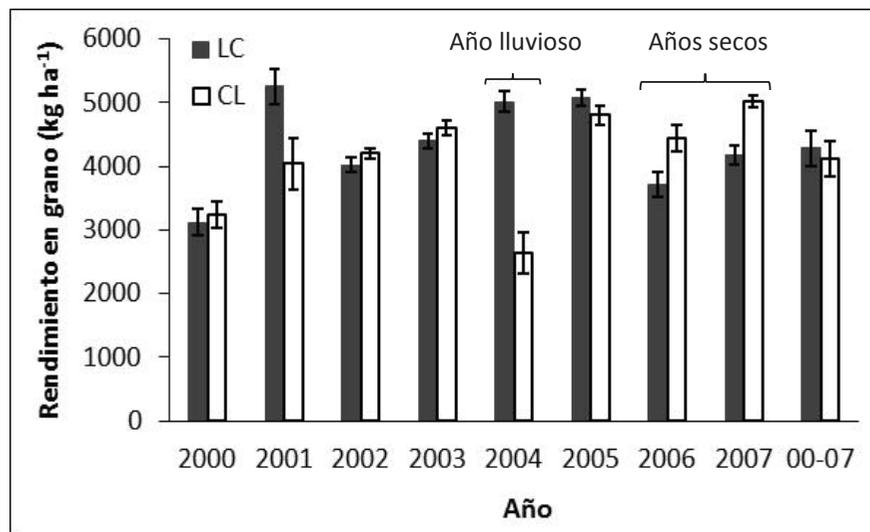
Otro aspecto importante es el laboreo del suelo a través de diferentes tipos de labranza, siendo la labranza convencional y la cero labranza las más relevantes. Esta última ha aumentado considerablemente en los últimos años (Soane *et al.*, 2012) por poseer una serie de beneficios en relación a la labranza convencional, de los cuales se destaca la reducción en los costos de producción, la disminución de la erosión, la acumulación de carbono y el mejoramiento de la nutrición, la estructura (Trewavas, 2004), el drenaje y la difusividad de gases en el suelo (Nakajima y Lal, 2014). No obstante, gran parte de los estudios realizados en sistemas de labranza han sido conducidos en suelos de texturas francas-gruesas. Se ha observado que en suelos arcillosos, los años lluviosos reducen el rendimiento de los cultivos manejados bajo cero labranza (Lal, 2007), particularmente en climas mediterráneos, donde el sistema radicular del cultivo se encuentra poco desarrollado (De Vita *et al.*, 2007). Rusinamhodzi *et al.* (2011) mediante un extenso meta-análisis sobre la producción de maíz en diversas zonas agroecológicas, concluyeron que el éxito de la implementación de la cero labranza en maíz está determinado por condiciones climáticas y edáficas, siendo perjudiciales para el rendimiento en suelos arcillosos y altos niveles de precipitaciones.

Otro antecedente es el presentado por Alakukku *et al.* (2009) quienes trabajando en el suroeste de Finlan-

dia, lograron establecer que el rendimiento de cebada cultivado sobre un suelo arcilloso manejado bajo cero labranza, disminuía durante años lluviosos comparado con labranza convencional (Figura 1).

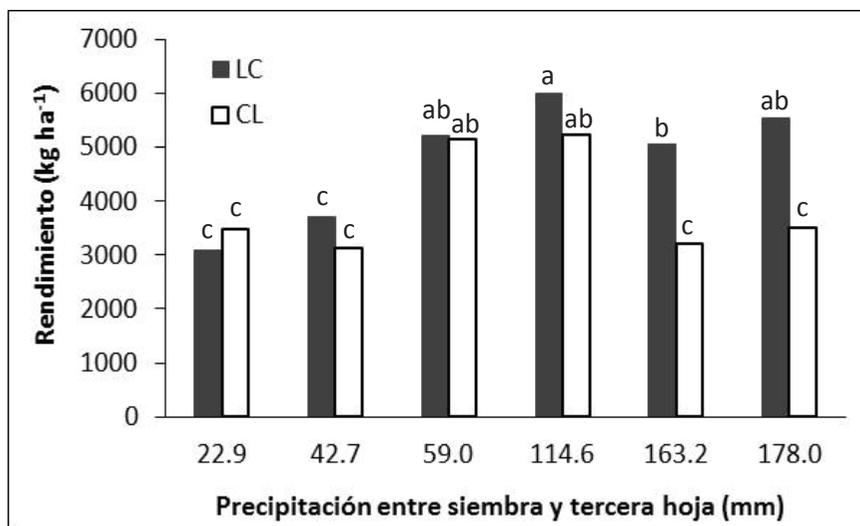
Los autores determinaron que los rendimientos en los dos sistemas de labranza no presentaron diferencias significativas cuando las precipitaciones fueron cercanas al promedio anual entre 1970-2000. Durante los periodos secos (2006 y 2007) se observaron valores de rendimiento significativamente mayores en cero labranza, lo que coincide con lo dicho por otros autores como Trewavas (2004). Por otro lado, en años lluviosos (2004) el rendimiento de trigo en cero labranza fue significativamente menor debido a que el exceso de humedad en el suelo impidió el normal crecimiento del cultivo, afectando el rendimiento. Por último, Alakukku *et al.* (2009) explicaron que la diferencia observada el año 2001 (Figura 1), se debió posiblemente a una siembra muy profunda que afectó la brotación en cero labranza. Lo anterior, es apoyado por los resultados de Shertzer (2013), quien determinó una disminución significativa en el rendimiento de trigo en cero labranza, respecto a labranza convencional, cuando aumentan las precipitaciones durante el periodo entre siembra y tercera hoja (Figura 2).

Esta reducción en el rendimiento se asocia a una mayor densidad aparente, mayor resistencia a la penetración y menor porosidad gruesa del suelo manejado bajo cero labranza cuando se compara con un suelo de labranza convencional manejado con arado de vertedera (Martínez *et al.*, 2008). Lo anterior concuerda con la revisión bibliográfica realizada por Kaiser *et al.* (2013),



**Figura 1.** Rendimiento de avena (2003) y cebada (2000-2002, 2004-2007) manejado bajo cero labranza (CL) y labranza convencional (LC) en un suelo arcilloso. Las barras indican el error estándar. Adaptado de Alakukku *et al.* (2009).

**Figure 1.** Oat (2003) and barley (2000-2002, 2004-2007) yield managed under no tillage (CL) and conventional tillage (LC) in a clay soil. The bars indicate the standard error. Adapted from Alakukku *et al.* (2009).



**Figura 2.** Efecto de las precipitaciones entre siembra y tercera hoja sobre el rendimiento de trigo en cero labranza (CL) y labranza convencional (LC) en la zona central de Chile. Letras distintas indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ) según la prueba de comparación múltiple de Duncan (Shertzer, 2013).

**Figure 2.** Effect of precipitation between sowing and third sheet on wheat yield under no tillage (CL) and conventional tillage (LC) in central Chile. Different letters indicate significant differences ( $p \leq 0.05$ ) according to the multiple comparison test of Duncan (Shertzer, 2013).

quienes establecen que la cero labranza, debido a la elevada presión ejercida por la sembradora al momento de establecer el cultivo, genera una compactación superficial, proceso definido como el incremento de la masa de suelo por unidad de volumen, como consecuencia de la acción de una fuerza, ya sea dinámica o puntual externa, que actuando sobre el suelo modifica su estructura (Alameda, 2010). La consecuencia más inmediata de esto es la disminución de la permeabilidad del suelo, que puede alterar tanto su hidrología como el flujo de gases y nutrientes, todo lo cual es por efecto de la pérdida de porosidad gruesa, redundando en un menor desarrollo de los cultivos (Kaiser *et al.*, 2013; Saqib *et al.*, 2004).

### Factores del cultivo

La evapotranspiración del cultivo es un componente relevante en el ciclo del agua (Campos *et al.*, 2013), que determina el movimiento de ésta desde el suelo hacia la atmósfera, devolviendo más del 60% del agua precipitada (Liu *et al.*, 2013). Este proceso varía por factores climáticos (radiación, temperatura del aire, humedad atmosférica y velocidad del viento), de manejo (fertilización, control de plagas y enfermedades, riego, laboreo del suelo, densidad de siembra, entre otros) y del cultivo (especie, variedad y etapa de desarrollo) (FAO, 2006), siendo menor en estados de desarrollo tempranos del cultivo y en periodos de bajas temperaturas. Si a esto se añaden precipitaciones intensas que excedan las tasas

de evapotranspiración del cultivo, se posibilita la ocurrencia de eventos de anegamiento (Bakker *et al.*, 2010).

### Efectos del anegamiento

#### Efectos en el suelo

El principal efecto que tiene el anegamiento sobre el comportamiento del suelo es la disminución de la concentración de oxígeno y un aumento del dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ) producto de la respiración biológica (Stepniewski y Stepniewska, 2009), y el impedimento al intercambio de gases, dado que la difusión de los gases en agua es  $10^4$  veces menor que en aire; bajo esta condición se genera el fenómeno conocido como hipoxia (Araki *et al.*, 2012; Colmer y Voesenek, 2009), en que se alcanzan niveles inferiores a  $50 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-3}$ , muy por debajo de los  $230 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-3}$  en condiciones normales (Grichko y Glick, 2000).

La alteración en la disponibilidad de los gases genera cambios electroquímicos en el suelo, inducidos por microorganismos que utilizan productos químicos oxidados como aceptores de electrones, aumentando la concentración de compuestos potencialmente tóxicos, como las formas reducidas de manganeso ( $\text{Mn}^{+2}$ ), hierro ( $\text{Fe}^{+2}$ ), ácido sulfhídrico ( $\text{H}_2\text{S}$ ) y azufre ( $\text{S}^{2-}$ ) (Araki *et al.*, 2012; Colmer y Voesenek, 2009). Además, se altera la dinámica de los nutrientes, favoreciendo la emisión de gases de efecto invernadero y las pérdidas de N por desnitrificación (Engelaar y Yoneyama, 2000; Phillips y Beerli, 2008).

## Efectos en el cultivo

**Efectos fisiológicos.** El principal efecto del anegamiento es la limitación en la tasa respiratoria de las células de las raíces. En términos fisiológicos, como el oxígeno es usado como aceptor terminal de electrones, en su ausencia se restringe el ciclo de Krebs y la cadena transportadora de electrones. Esta condición genera un bajo nivel de energía en la planta, conocido como crisis energética (Colmer y Voeselek, 2009; Oliveira y Sodek, 2012), junto con una acumulación de azúcares solubles (Ashraf, 2003), desencadenando un daño celular en las plantas debido al deterioro de los componentes celulares como membranas y a la acidosis citoplasmática en especies sensibles (Colmer y Voeselek, 2009).

La disminución de oxígeno en el suelo (y posteriormente en las raíces de la planta) genera una reducción en la absorción de agua debido a una menor permeabilidad de raíces y de su conductividad hidráulica, pudiéndose observar una disminución en el potencial hídrico a nivel de hoja en plantas (Hayashi *et al.*, 2013). Tournaire-Roux *et al.* (2003) identificaron en *Arabi-*

*dopsis* que el descenso en la permeabilidad es debido a la acidificación del citoplasma en células de las raíces, lo que disminuye la permeabilidad de canales proteicos –aquaporinas– en la membrana plasmática de esas células.

También se ha observado que el anegamiento genera una disminución en la absorción de nutrientes por parte de las raíces (Oliveira y Sodek, 2012), generando un descenso en el contenido de macronutrientes y micronutrientes en hojas (Milroy *et al.*, 2009).

Adicionalmente, el exceso de agua en el suelo afecta negativamente el intercambio gaseoso de los cultivos (Ashraf, 2012). No obstante, Shao *et al.* (2013) observaron en trigo que el efecto del anegamiento sobre la tasa de asimilación neta de CO<sub>2</sub> (Pn), transpiración (E), conductancia estomática (gs), junto al rendimiento cuántico del fotosistema II (Fv/Fm), varía según la etapa de desarrollo del cultivo, afectando estas variables fisiológicas de forma significativa solo en estados de macollaje y bota, mientras que en floración y llenado de grano no presentaron diferencias significativas con las plantas desarrolladas en un suelo bien drenado (Cuadro 1).

**Cuadro 1.** Efecto de un anegamiento de 3 días aplicado en diferentes etapas de desarrollo de trigo (tratamiento) sobre el intercambio gaseoso (Pn: fotosíntesis neta; E: transpiración; gs: conductancia estomática), comparados con el control bien drenado (T5), en dos años. Adaptado de Shao *et al.* (2013).

**Table 1.** Effect of waterlogging during 3 days applied at different stages of development of wheat (treatment) on gas exchange (Pn: net photosynthesis; E: transpiration gs: stomatal conductance), compared with well-drainage control (T5) in two years. Adapted from Shao *et al.* (2013).

Año	Etapa de desarrollo	Tratamiento	1 día después de anegamiento		
			Pn	E	gs
2008	Macollaje	T1	20,33 b	2,93 b	0,32 b
	Control	T5	25,20 a	3,49 a	0,45 a
	Bota	T2	17,03 b	3,14 b	0,28 b
	Control	T5	21,23 a	3,77 a	0,35 a
	Inicio floración	T3	21,20 a	3,98 a	0,42 a
	Control	T5	23,77 a	4,34 a	0,46 a
	Grano lechoso	T4	13,20 a	2,07 a	0,22 a
	Control	T5	16,23 a	2,50 a	0,25 a
2009	Macollaje	T1	22,63 b	2,94 b	0,26 b
	Control	T5	24,50 a	3,04 a	0,38 a
	Bota	T2	20,70 a	2,28 a	0,21 b
	Control	T5	21,73 a	2,30 a	0,32 a
	Inicio floración	T3	18,55 a	2,74 a	0,22 a
	Control	T5	20,73 a	3,04 a	0,29 a
	Grano lechoso	T4	13,98 a	3,16 a	0,25 a
	Control	T5	14,88 a	3,23 a	0,26 a

Columnas con letras distintas indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ) entre el tratamiento y el control según la prueba de comparación múltiple LSD de Fisher.

Otro efecto del anegamiento es el estrés oxidativo generado por la excesiva concentración de especies reactivas de oxígeno (ROS) como radical superóxido e hidroxilo, peróxido de hidrógeno y oxígeno singulete (Houssain y Uddin, 2011). En el caso del radical superóxido, este es resultante de la acumulación de electrones en el complejo III de la mitocondria que reduce el  $O_2$ , generando daños moleculares en células y metabolitos, junto a una disminución de la fotosíntesis neta y de la eficiencia del fotosistema II (Colmer y Voeselek, 2009).

**Efecto en el crecimiento y rendimiento.** Araki *et al.* (2012) advirtieron que un anegamiento de ocho días genera una disminución significativa en el peso seco de brote y raíz. Asimismo, se ha observado que este efecto es más severo en las raíces, evidenciado por la disminución significativa en la razón entre masa de raíz y brote (Colmer y Voeselek, 2009; Oliveira y Sodek, 2012). Por otra parte, Shao *et al.* (2013) compararon plantas de trigo creciendo en condiciones de suelo anegado y no anegado durante las etapas vegetativas, observando en las plantas que crecieron en el suelo anegado una merma significativa en el largo del sistema radical, la materia seca de raíces, la relación de la materia seca de raíces/brotos y la materia seca total, sin alterar la materia seca de los brotes.

Sin duda, el principal efecto del anegamiento es su impacto sobre el rendimiento de los cultivos. Sin embargo, a pesar de estar extensamente estudiado en trigo, no existe concordancia entre los autores sobre cuáles son las etapas de desarrollo más sensibles frente a este estrés. Por un lado, De San Celedonio *et al.* (2014) determinaron que la magnitud de la reducción del rendimiento en grano producto del anegamiento varía de acuerdo al estado de desarrollo del cultivo. Estos autores establecieron que en etapas tempranas del ciclo de desarrollo (primera a séptima hoja) no se evidenciaron diferencias significativas en el rendimiento en grano en comparación al control bien drenado cuando se sometieron a un anegamiento de 15 días, debido a que en estos estados las plantas tenían la capacidad de recuperarse mediante diversos mecanismos, como la aparición de macollos de alto orden, capaces de compensar los otros macollos muertos durante el anegamiento, manteniendo así el número de espigas por planta. Otro factor al que le atribuyeron la menor incidencia del anegamiento fue a que el desarrollo del sistema radical de la planta en etapas tempranas es menor, por tanto genera una menor demanda de oxígeno, con lo que el agotamiento de este recurso en el suelo se alcanza posteriormente. Así mismo, lograron determinar que las etapas más sensibles eran desde séptima hoja hasta el inicio de la floración, cuantificando una reducción en el rendimiento entre el 27-74% en relación al tratamiento bien drenado, afectando principalmente el número de granos por espiga. No obstante, Shao *et*

*al.* (2013) establecieron que un anegamiento de 3 días disminuye significativamente el rendimiento en grano de trigo cuando el evento ocurre en cualquier etapa de crecimiento del cultivo, comparado con plantas desarrolladas en suelo bien drenado, observándose una reducción de 10,2% si el anegamiento ocurre en macollaje, 8,2% en estado de bota, 11,3% en floración y 5,6% en llenado de grano, debido a diferentes alteraciones a los componentes del rendimiento, como el número de espigas por planta en macollaje, el número de granos por espiga en bota y floración y el peso del grano en llenado de grano.

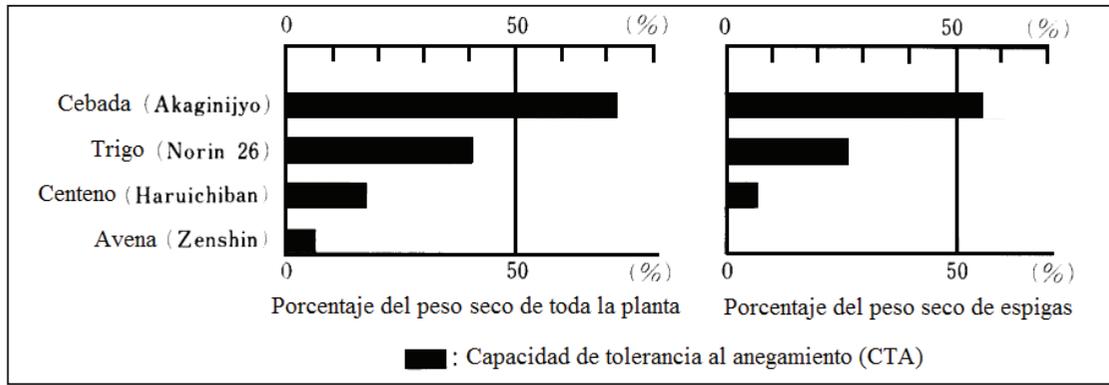
### Tolerancia del trigo al anegamiento

En referencia a la tolerancia de los cultivos frente a eventos de anegamiento, se han documentado diferencias interespecíficas. Ejemplo de esto es la investigación de Yamauchi *et al.* (1986), quienes determinaron la capacidad de tolerancia al anegamiento en distintos cereales, observando la variación porcentual del peso seco de toda la planta y espigas con plantas bien drenadas, estableciendo a la cebada como la más tolerante, seguida del trigo, centeno y finalmente avena (Figura 3).

Las diferencias encontradas entre los cereales se deben a la habilidad de formar tejido aerenquimático en las raíces, tolerar sustancias tóxicas y producir nuevas raíces adventicias cerca de la superficie del suelo, que aseguren mantener el funcionamiento de las raíces como la absorción de agua.

Por su parte, también existe variación genotípica de tolerancia al anegamiento dentro de la especie de trigo. Un ejemplo de esto es el estudio realizado por Hayashi *et al.* (2013), quienes advirtieron diferencias del daño producido por dicho estrés en tres cultivares de trigo. Houssain y Uddin (2011) explican tal variación por la existencia de genotipos de trigo tolerantes capaces de desarrollar rasgos de adaptación para la supervivencia, como también de genotipos de trigo intolerantes que carecen o tienen una baja expresión de los rasgos adaptativos.

Dentro de los rasgos adaptativos se encuentran adaptaciones morfológicas y metabólicas. Una modificación morfológica es la generación de raíces adventicias que permiten el mantenimiento de la entrada de agua y minerales a la planta (Ashraf, 2012). Malik *et al.* (2003) observaron que un anegamiento en los primeros 20 cm de profundidad del suelo, estimuló el desarrollo de un 26% más de materia seca de raíces adventicias en plantas de trigo, mientras que plantas de trigo en suelo completamente anegado tuvieron una disminución de 35% de materia seca de raíces adventicias. Esto fue debido a que el exceso de agua en el suelo promueve la generación de raíces adventicias por tallo, pero el anegamiento total provocó la muerte de macollos, disminuyendo las raíces adventicias por planta.



**Figura 3.** Tolerancia al anegamiento (CTA) de cebada, trigo, centeno y avena. Valores expresados en porcentaje del peso seco de toda la planta (izquierda) y peso seco de espigas (derecha) en relación a plantas bien drenadas. Adaptado de Yamauchi *et al.* (1986).

**Figure 3.** Waterlogging tolerance of barley, wheat, rye and oat. Values expressed in percentage of dry weight of the whole plant (left) and ears (right) compared to well-drained plants. Adapted from Yamauchi *et al.* (1986).

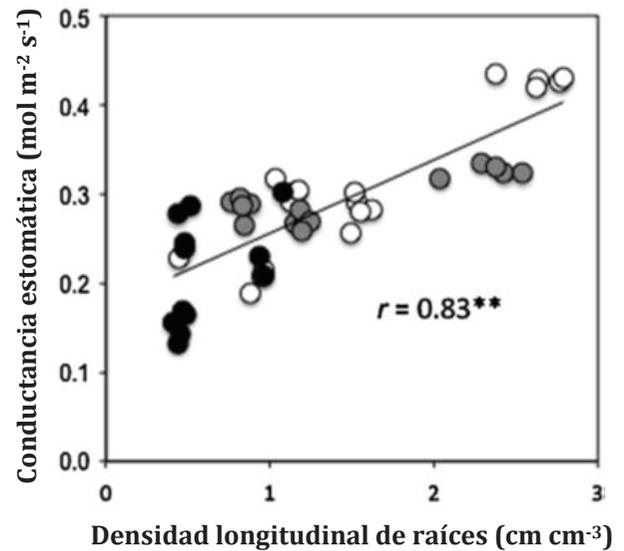
Además, se ha observado aerénquima en las raíces adventicias de plantas de trigo tolerantes al anegamiento. El aerénquima es un tejido que en el caso del trigo (y los cereales en general) es producido en la corteza de la raíz por la muerte y posterior lisis de las células, dejando un espacio rodeado por la pared celular que permite la difusión interna de oxígeno fotosintético y de la atmósfera a los tejidos anegados, manteniendo la respiración aeróbica (Houssain y Uddin, 2011; Malik *et al.*, 2003; Yamauchi *et al.*, 2013). Este aerénquima se forma debido a que el cultivo es capaz de censar la disminución de oxígeno, convirtiendo la S-Adenosilmetionina (Ado-Met), por medio de la enzima ACC sintasa, en 1-aminoaciclopropano-1-carboxilato (ACC), el que luego es oxidado por ACC oxidasa, produciendo CO<sub>2</sub>, cianuro de hidrógeno (HCN) y etileno. Este último promueve la muerte de las células del parénquima, convirtiéndose en aerénquima (Rajhi, 2011). Esta adaptación, además de ser variable entre especies, también lo es entre cultivares, lo cual fue advertido por Haque *et al.* (2012) en trigo.

Por otra parte, se ha observado en plantas de trigo una variación genotípica de tolerancia al anegamiento, asociada a la arquitectura del sistema radical, consistente en el mantenimiento de la densidad longitudinal de raíces frente a eventos de anegamiento, variable que está relacionada a la mayor conductancia estomática (Figura 4).

Los mismos autores señalaron que este mecanismo adaptativo permitía mantener la absorción de agua como también el potencial hídrico de la hoja y de la tasa fotosintética, contribuyendo a una menor disminución del peso seco de brotes y rendimiento en grano.

Por otra parte, dentro de las adaptaciones metabólicas en trigo, se ha observado la obtención de energía mediante otras rutas bioquímicas, como lo es el meta-

bolismo fermentativo (anaeróbico); sin embargo, con esta vía sólo se producen 2 moléculas de ATP por mol de glucosa, número muy bajo si se compara con las 36 obtenidas en la respiración aeróbica (Ashraf, 2012).



**Figura 4.** Relación entre la densidad longitudinal de raíces y la conductancia estomática en tres variedades de trigo, Nishikazekomugi (○), Iwainodaichi (●) y UNICULM (●), en condiciones de anegamiento desde etapa de bota hasta madurez fisiológica. Adaptado de Hayashi *et al.* (2013).

**Figure 4.** Relation between root length density and stomatal conductance in three varieties of wheat, Nishikazekomugi (○), Iwainodaichi (●) and UNICULM (●) in waterlogged conditions from boot stage to physiological maturity. Adapted from Hayashi *et al.* (2013).

Junto a esto, se han determinado altos niveles de compuestos antioxidantes y el incremento de la actividad de enzimas antioxidantes en plantas de trigo anegadas, en comparación a otras bien drenadas, que sirven de sistema de defensa contra las especies reactivas de oxígeno (ROS) formados durante eventos de exceso de agua en el suelo (Houssain y Uddin, 2011).

### Observaciones finales

El anegamiento, a pesar de ser un estrés ambiental común en zonas con gran pluviometría como las tropicales y subtropicales (Shao *et al.*, 2013), también se puede presentar en climas mediterráneos (Bakker *et al.*, 2010). Además, dada la naturaleza de éstos, que junto con presentar un periodo lluvioso poseen otro que es cálido, seco y prolongado (Pérez-Ramos y Marañón, 2009), es común observar sequías estivales que afectan a los cultivos (Aldunce y González, 2009). Ante este escenario, Dickin y Wright (2008) demostraron que el anegamiento de invierno y la sequía estival disminuyen el rendimiento de trigo por sí solos, pero la ocurrencia del primero no aumenta la vulnerabilidad de las plantas ante el segundo estrés. Esto es debido a que a pesar de que el anegamiento disminuye el tamaño del sistema radical, que se traduce en una menor capacidad de absorber agua, también reduce el follaje de la canopia y con ello el área transpirable.

Se ha observado que el anegamiento genera efectos adversos, tanto edáficos como a nivel de planta. En esta última, los daños se pueden identificar gracias a diferentes metodologías. Shao *et al.* (2013) y Ashraf (2003) recomiendan la evaluación de parámetros fisiológicos sensibles al estrés por exceso de agua, como la fluorescencia de las clorofilas, herramienta eficiente para detectar daños del fotosistema II, como también la conductancia estomática, transpiración y fotosíntesis neta. Hayashi *et al.* (2013) proponen también la evaluación del estado energético del agua, por medio del potencial hídrico a nivel de hoja.

Además, como el anegamiento genera una excesiva concentración de especies reactivas de oxígeno (ROS) en los tejidos sumergidos (Colmer y Voesenek, 2009), se puede analizar la concentración de estos o, por otro lado, observar el deterioro de la membrana a través de su permeabilidad (Schmitt *et al.*, 2014). Otros autores observan también una alta correlación entre el anegamiento con la disminución significativa en la materia seca de raíces, longitud radical, relación materia seca de raíz/brote y materia seca total, cuando se evalúan etapas vegetativas del cultivo (Araki *et al.*, 2012; Shao *et al.*, 2013).

En lo que respecta a cómo incide el anegamiento sobre el rendimiento de trigo según la etapa de desarrollo, no existe una concordancia de los autores analizados en esta monografía. Según Shao *et al.* (2013),

todas las etapas de desarrollo son sensibles, mientras que De San Celedonio *et al.* (2014) demostraron que el rendimiento disminuye significativamente sólo cuando el anegamiento ocurre desde la séptima hoja verdadera a antesis. Esta discrepancia puede ser debido al uso de distintos cultivares, por el tiempo de exposición de las plantas al anegamiento, por las condiciones particulares de suelo o por las condiciones climáticas propias de cada localidad de estudio, como el déficit de presión de vapor y la temperatura, que al aumentar, incrementan la transpiración del cultivo, generando un rápido agotamiento del oxígeno en el suelo, acentuado el estrés del cultivo.

Un factor relevante en la generación del anegamiento es el laboreo del suelo, donde destacan la labranza convencional y la cero labranza. Esta última ha aumentado en los últimos años a nivel mundial (Soane *et al.*, 2012) debido a una serie de beneficios, donde se destaca la reducción en la erosión y la mejora en el drenaje del suelo, lo que disminuye las probabilidades de anegamiento e inundación (Nakajima y Lal, 2014). Sin embargo, mucho de esos estudios se han hecho en suelos de texturas livianas y no en suelos de texturas más finas. En zonas con suelos pesados bajo cero labranza, se han observado disminuciones del rendimiento de trigo cuando las precipitaciones son altas (Alakukku *et al.*, 2009; De Vita *et al.*, 2007; Lal, 2007). También se ha visto en la zona central de Chile, que el aumento de las precipitaciones entre siembra y tercera hoja genera una disminución significativa en el rendimiento de trigo en cero labranza comparado con labranza convencional (Shertzer, 2013). Esto se asocia a un problema de compactación (Martínez *et al.*, 2008) que restringe el movimiento de agua en el suelo (Saqib *et al.*, 2004) y coincide con los primeros estados del cultivo, el cual experimenta bajos niveles de evapotranspiración (FAO, 2006), posibilitando la ocurrencia de eventos de anegamiento (Bakker *et al.*, 2010).

Sin embargo, a pesar de existir antecedentes bibliográficos que sugieren al anegamiento como el factor limitante en el crecimiento y rendimiento de trigo manejados bajo cero labranza durante años lluviosos, no existen estudios específicos que demuestren concretamente dicha hipótesis, por lo que se hace necesario profundizar la investigación en este punto.

Ante un eventual problema de anegamiento, se recomienda el uso de variedades de trigo adaptadas a condiciones de exceso de agua, que sean capaces de mantener la densidad longitudinal de raíces (Hayashi *et al.*, 2013) y de generar tejido aerenquimático (Yamauchi *et al.*, 2013); manejos agronómicos como aplicaciones foliares exógenas de nutrientes y hormonas (Ashraf, 2012), elección del sistema de laboreo del suelo (Alakukku *et al.*, 2009; Shertzer, 2013), utilización de camellones (Rusinamhodzi *et al.*, 2011), instalación de drenes y soluciones mecánicas para la compactación, como el subsolado (Martínez *et al.*, 2012).

## CONCLUSIONES

De acuerdo al análisis de la información recopilada sobre el anegamiento y su efecto sobre la fisiología, crecimiento y rendimiento de trigo en zonas mediterráneas manejadas en cero labranza realizado en esta monografía, se concluye que:

- El anegamiento se puede producir en ecosistemas mediterráneos, donde las precipitaciones se concentran en los meses de invierno, periodo en el que el cultivo presenta una baja demanda evapotranspiratoria.

- El anegamiento genera efectos adversos en el suelo y en la fisiología, anatomía, morfología, crecimiento y rendimiento en el cultivo de trigo.

- El efecto del anegamiento en el rendimiento de trigo depende de la etapa de crecimiento, el tiempo de exposición al estrés, el cultivar utilizado y factores climáticos. Sin embargo, no existe claridad de los estados de crecimiento más sensibles.

- Se ha observado una disminución en el rendimiento de trigo en cero labranza comparado con labranza convencional cuando aumentan las precipitaciones, ya sea en el periodo completo o durante siembra y tercera hoja, lo que se asocia a un problema de compactación.

- Existe la hipótesis que suelos de texturas medias o finas manejados en cero labranza en ambientes mediterráneos pueden presentar eventos de anegamiento durante años lluviosos que reducen el rendimiento de trigo.

## REFERENCIAS

- Alakukku, L., Ristolainen, A., Salo, T., 2009. Grain yield and nutrient balance of spring cereals in different tillage systems. Triennial Conference Proceedings; International Soil Tillage Research Organization (ISTRO) 18<sup>th</sup>, June 2009, Izmir, Turkey, pp. 1-7.
- Alameda, D., 2010. Journey to the center of the soil: ecophysiological implications of soil compaction on plant development, Doctoral thesis. Córdoba, España: Facultad de Ciencias, Universidad de Córdoba. 165 p.
- Aldunce, P., González, M., 2009. Desastres asociados al clima en la agricultura y medio rural en Chile. Departamento de Ciencias Ambientales y Recursos Naturales Renovables, Universidad de Chile. Santiago, Chile.
- Araki, H., Hossain, M., Takahashi, T., 2012. Waterlogging and hypoxia have permanent effects on wheat root growth and respiration. *Journal of Agronomy and Crop Science* 198(4), 264-275. doi:10.1111/j.1439-037X.2012.00510.x
- Ashraf, M., 2003. Relationships between leaf gas exchange characteristics and growth of differently adapted populations of blue panicgrass (*Panicum antidotale* Retz.) under salinity or waterlogging. *Plant Science* 165, 69-75. doi:10.1016/S0168-9452(03)00128-6
- Ashraf, M., 2012. Waterlogging stress in plants: A review. *African Journal of Agricultural Research* 7(13), 1976-1981. doi:10.5897/AJARX11.084
- Bakker, D., Hamilton, G., Hetherington, R., Spann, C., 2010. Salinity dynamics and the potential for improvement of waterlogged and saline land in a Mediterranean climate using permanent raised beds. *Soil and Tillage Research* 110, 8-24. doi:10.1016/j.still.2010.06.004
- Bellot, J., Chirino, E., 2013. Hydrobal: An eco-hydrological modeling approach for assessing water balances in different vegetation types in semi-arid areas. *Ecological Modelling* 266, 30-41. doi:10.1016/j.ecolmodel.2013.07.002
- Bonilla, C., Vidal, K., 2011. Rainfall erosivity in Central Chile. *Journal of Hydrology* 410, 126-133.
- Bramley, H., 2006. Water flow in the roots of three crop species: the influence of root structure, aquaporine activity and waterlogging, Doctoral thesis. Perth, Australia: Faculty of Science, University of Western Australia. 250 p.
- Campos, I., Villodre, J., Carrara, A., Calera, A., 2013. Remote sensing-based soil water balance to estimate Mediterranean holm oak savanna (dehesa) evapotranspiration under stress conditions. *Journal of Hydrology* 494, 1-9. doi:10.1016/j.jhydrol.2013.04.033
- Colmer, T., Voesenek, A., 2009. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Functional Plant Biology* 36, 665-681. <http://dx.doi.org/10.1071/FP09144>
- Del Pozo, A., Matus, I., Serret, M., Araus, J., 2014. Agronomic and physiological traits associated with breeding advances of wheat under high-productive Mediterranean conditions. The case of Chile. *Environmental and Experimental Botany* 103, 180-189. doi:10.1016/j.envexpbot.2013.09.016
- De San Celedonio, R., Abeledo, L., Miralles, D., 2014. Identifying the critical period for waterlogging on yield and its components in wheat and barley. *Plant and Soil* 378, 265-277. doi:10.1007/s11104-014-2028-6
- De Vita, P., Di Paolo, E., Fecondo, G., Di Fonzo, N., Pisante, M., 2007. No-tillage and conventional tillage effects on durum wheat yield, grain quality and soil moisture content in southern Italy. *Soil and Tillage Research* 92(1-2), 69-78. doi:10.1016/j.still.2006.01.012
- Dickin, E., Wright, D., 2008. The effects of winter waterlogging and summer drought on the growth and yield of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *European Journal of Agronomy* 28, 234-244. doi:10.1016/j.eja.2007.07.010
- Eastham, J., Gregory, P., 2000. The influence of crop management on the water balance of lupine and wheat crops on a layered soil in a Mediterranean climate. *Plant and Soil* 221, 239-251. <http://www.jstor.org/stable/42950753>
- Engelaar, W. M., Yoneyama, T., 2000. Combined effects of soil waterlogging and compaction on rice (*Oryza sativa* L.) growth, soil aeration, soil N transformations and N discrimination. *Biology and Fertility of Soils* 32, 484-493. doi:10.1007/s003740000282
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), 2006. Evapotranspiración del cultivo: guías para la determinación de los requerimientos hídricos de agua de los cultivos. Roma, Italia.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), 2009. Agribusiness handbook: wheat floor. Roma, Italia.
- Grichko, P., Glick, B., 2000. Ethylene and flooding stress in plants. *Plant Physiology and Biochemistry* 39, 1-9. doi:10.1016/S0981-9428(00)01213-4

- Haque, M., Oyanagi, A., Kawaguchi, K., 2012. Aerenchyma formation in the seminal roots of Japanese wheat cultivars in relation to growth under waterlogged conditions. *Plant Production Science* 15(3), 164-173. <http://dx.doi.org/10.1626/pp.s.15.164>
- Hayashi, T., Yoshidab, T., Fujii, K., Mitsuyaa, S., Tsuji, T., Okadaa, Y., 2013. Maintained root length density contributes to the waterlogging tolerance in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Research* 152, 27-35. doi:10.1016/j.fcr.2013.03.020
- Houssain, M., Uddin, S., 2011. Mechanisms of waterlogging tolerance in wheat: Morphological and metabolic adaptations under hypoxia or anoxia. *Australian Journal of Crop Science* 5(9), 1094-1101.
- Kaiser, D., Fernandes, M., Reichert, J., Reinert, D., Horn, R., Fleige, H., Brandt, A. 2013. Regional soil degradation studies under various climatic and land use system: Soil physical capacity and intensity properties for achieving sustainable agriculture in the subtropics and tropics: A review, in: Krümmelbein, J., Horn, R., Pagliai, M. (Eds.), *Advances in Geocology: Soil Degradation*. *Advances in Geology*. N° 42. Reiskirchen, Germany, pp. 282-339.
- Karlen, D., Kovar, J., Cambardella, A., Colvin, T., 2013. Thirty-year tillage effects on crop yield and soil fertility indicators. *Soil and Tillage Research* 130, 24-41. <http://dx.doi.org/10.1016/j.still.2013.02.003>
- Lal, R., 2007. Constraints to adopting no-till farming in developing countries. *Soil and Tillage Research* 94(1), 1-3. doi:10.1016/j.still.2007.02.002
- Liu, Y., Zhuang, Q., Chen, M., Pan, Z., Tchebakova, N., Sokolov, A., 2013. Response of evapotranspiration and water availability to changing climate and land cover on the Mongolian Plateau during the 21st century. *Global and Planetary Change* 108, 85-99. doi:10.1016/j.gloplacha.2013.06.008
- Malik, A., Colmer, T., Lambers, H., Schortemeyer, M., 2003. Aerenchyma formation and radial O<sub>2</sub> loss along adventitious roots of wheat with only the apical root portion exposed to O<sub>2</sub> deficiency. *Plant, Cell & Environment* 26, 1713-1722. doi:10.1046/j.1365-3040.2003.01089.x
- Manjunatha, M., Oosterbaan, R., Gupta, S., Rajkumar, H., Jansen, H., 2004. Performance of subsurface drains for reclaiming waterlogged saline lands under rolling topography in Tungabhadra irrigation project in India. *Agricultural Water Management* 69, 69-82. doi: 10.1016/j.agwat.2004.01.001
- Martínez, E., Fuentes, J., Silva, P., Valle, S., Acevedo, E. 2008. Soil physical properties and wheat root growth as affected by no-tillage and conventional tillage systems in a Mediterranean environment of Chile. *Soil and Tillage Research* 99(2), 232-244. doi:10.1016/j.still.2008.02.001
- Martínez, I., Prat, C., Ovalle, C., Del Pozo, A., Stolpe, N., Zagal, E., 2012. Subsoiling improves conservation tillage in cereal production of severely degraded Alfisols under Mediterranean climate. *Geoderma* 189-190, 10-17. doi:10.1016/j.geoderma.2012.03.025
- Milroy, P., Bange, M., Thongbai, P., 2009. Cotton leaf nutrient concentrations in response to waterlogging under field conditions. *Field Crops Research* 113, 246-255. doi:10.1016/j.fcr.2009.05.012
- Nakajima, T., Lal, L., 2014. Tillage and drainage management effect on soil gas diffusivity. *Soil and Tillage Research* 135, 71-78. doi:10.1016/j.still.2013.09.003
- Oliveira, H., Sodek L., 2012. Effect of oxygen deficiency on nitrogen assimilation and amino acid metabolism of soybean root segments. *Amino Acids* 44(2), 743-755. doi:10.1007/s00726-012-1399-3
- Pérez-Ramos, I., Marañón, T., 2009. Effects of waterlogging on seed germination of three Mediterranean oak species: ecological implications. *Acta Oecologica* 35, 422-428. doi:10.1016/j.actao.2009.01.007
- Phillips, R., Beerli, O., 2008. The role of hydrogeological vegetation zones in greenhouse gas emissions for agricultural wetland landscapes. *Catena* 72, 386-394. doi:10.1016/j.catena.2007.07.007
- Pizarro, R., Valdés, R., García-Chevesich, P., Vallejos, C., Sangüeza, C., Morales, C., Balocchi, F., Abarza, A., Fuentes, R., 2012. Latitudinal analysis of rainfall intensity and mean annual precipitation in Chile. *Chilean Journal of Agricultural Research* 72(2), 252-261. doi.org/10.4067/S0718-58392012000200014
- Pradenas, J., 2015. *Agropecuarias, Informe Anual 2014*. (Inf. Tec.), Instituto Nacional de Estadísticas (INE). Santiago, Chile.
- Rajhi, I., 2011. Study of aerenchyma formation in maize roots under waterlogged conditions. Doctoral thesis. Tokyo: Japan. Faculty of Agriculture, University of Tokyo, 102 p.
- Rusinamhodzi, L., Corbeels, M., Van Wijk, M., Rufino, M., Nyamangara, J., Giller, K., 2011. A meta-analysis of long-term effects of conservation agriculture on maize grain yield under rain-fed conditions. *Agronomy for Sustainable Development* 31, 657-673. doi: 10.1007/s13593-011-0040-2
- Saqib, M., Akhtar, J., Qureshi, R., 2004. Pot study on wheat growth in saline and waterlogged compacted soil. I. Grain yield and yield components. *Soil and Tillage Research* 77, 169-177. doi:10.1016/j.still.2003.12.004
- Schmitt, F., Renger, G., Friedrich, T., Kreslavski, V., Zharmukhamedov, S., Los, D., 2014. Reactive oxygen species: re-evaluation of generation, monitoring and role in stress-signaling in phototrophic organisms. *Biochimica et Biophysica Acta* 1837, 835-848. doi:10.1016/j.bbabi.2014.02.005
- Shao, G., Lan, J., Yu, S., Liu, N., Guo, R., She, D., 2013. Photosynthesis and growth of winter wheat in response to waterlogging at different growth stages. *Photosynthetica* 51(3), 429-437. doi:10.1007/s11099-013-0039-9
- Shaxson, F., Barber, R., 2005. Optimización de la humedad del suelo para la producción vegetal. FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). Bol. N° 79. Roma, Italia.
- Shertzter, G., 2013. Estudio comparativo de sistemas de labranza y rotaciones de cultivos y sus efectos en el rendimiento de trigo y la productividad del suelo. Tesis Magíster en Ciencias Agropecuarias, Mención en Producción de Cultivos. Santiago, Chile: Facultad de Ciencias Agronómicas, Universidad de Chile. 70 p.
- Soane, B., Ball, B., Arvidsson, J., Basch, G., Moreno, M., Roger-Estrade, J., 2012. No-till in northern, western and south-western Europe: A review of problems and opportunities for crop production and the environment. *Soil and Tillage Research* 118, 66-87. doi:10.1016/j.still.2011.10.015

- Stepniewski, W., Stepniewska, Z., 2009. Selected oxygen-dependent process-response to soil management and tillage. *Soil and Tillage Research* 102, 193-200. doi:10.1016/j.still.2008.07.006
- Striker, G., 2012. Flooding stress on plants: anatomical, morphological and physiological responses. *Botany*. John Mworira, Buenos Aires, Argentina.
- Tournaire-Roux, C., Sutka, M., Javot, H., Gout, E., Gerbeau, P., Luu, D., 2003. Cytosolic pH regulates root water transport during anoxic stress through gating of aquaporins. *Nature* 425, 393-397. <http://www.nature.com/nature/journal/v425/n6956/full/nature01853.html>
- Trewavas, A., 2004. A critical assessment of organic farming-and-food assertions with particular respect to the UK and the potential environmental benefits of no-till agriculture. *Crop Protection* 23(9), 757-781. doi:10.1016/j.cropro.2004.01.009
- Wei, W., Li, D., Wang, L., Ding, X., Zhang, Y., Gao, Y., Zhang, X., 2013. Morpho-anatomical and physiological responses to waterlogging of sesame (*Sesamum indicum* L.). *Plant Science* 208, 102-111. doi:10.1016/j.plantsci.2013.03.014
- Yamauchi, A., Kono, Y., Tatsumi, J., Ingaki, N., 1986. Comparison of the capacities of waterlogging and drought tolerance among winter cereals. *Japan Journal Crop Science* 57, 163-173. <http://doi.org/10.1626/jcs.57.163>
- Yamauchi, T., Shimamura, S., Nakazono, M., Mochizuki, T., 2013. Aerenchyma formation in crop species: a review. *Field Crops Research* 152, 8-16. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2012.12.008>

