

EFFECTOS DEL ANEGAMIENTO EN LOS FRUTALES. UNA REVISIÓN

EFFECTS OF WATERLOGGING ON FRUIT PLANTS. A REVIEW

Anderson Moreno C¹ y Gerhard Fischer²

Recibido para publicación: Octubre 12 de 2013 - Aceptado para publicación: Febrero 3 de 2014

RESUMEN

La lluvia excesiva, un mal o inexistente sistema de drenaje, y los suelos compactados son las causas principales del anegamiento que pueden generar reducción del crecimiento vegetal, cambios en el metabolismo de las plantas, menor absorción de agua y nutrientes, menor producción y la muerte completa de la planta iniciada desde sus órganos. La gravedad del anegamiento en las plantas estará determinada por el tiempo de exposición a este estrés y la tolerancia de éstas, siendo un motivo por el que las plantas pueden presentar modificaciones defensivas como vías alternas de respiración, mayor producción de antioxidantes y etileno, inducción de la epinastia y el cierre de estomas, además la formación de nuevas estructuras como el aerénquima, lenticelas hipertrofiadas y raíces adventicias. No obstante, la falta de oxígeno puede llevar a las plantas a la muerte. Existen medidas que siendo bien ejecutadas pueden ser de mucha utilidad para atenuar los efectos negativos de este estrés.

Palabras clave: inundación, oxígeno, fotosíntesis, respiración, tolerancia.

ABSTRACT

Excessive rain, a deficient drainage system, and compacted soils are the principal causes of waterlogging, which can generate a reduction in vegetative growth, changes in plant metabolism, low absorption of water and nutrients, low production, and the death of some organs or complete plants. The damage from waterlogging is major with extended stress and in less tolerant plants. Plants are more tolerant with defensive modifications such as alternate routes of respiration, increased production of antioxidants and ethylene, epinasty induction and the closing of stomata, and the formation of new structures such as aerenchyma, hypertrophied lenticels,

¹Ingeniero Agrónomo, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. amorenocu@unal.edu.co

²Ph.D., Profesor Asociado, Departamento de Agronomía, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. gfischer@unal.edu.co

and adventitious roots. Fruit trees suffer from lack of oxygen due to flooding. However, the lack of oxygen can lead to death of plants; well executed measures can be very useful to attenuate the negative effects of stress.

Key words: flooding, oxygen, photosynthesis, respiration, tolerance.

INTRODUCCIÓN

El estrés abiótico por anegamiento reduce la calidad de los suelos y la productividad de los cultivos (Singh et al. 2010) y afecta grandes áreas del mundo (Martínez-Alcántara et al. 2012). Wood et al. (2000) estiman que en América Latina unos 13,3% de las tierras cultivables muestran drenaje deficiente debido, principalmente, debido a la fisiografía que promueve inundación, niveles freáticos altos o aguas superficiales estancadas. Existe peligro en plantaciones cercanas de ríos grandes y también, de ríos pequeños que repetidamente pasan sus aguas sobre las orillas y que son fenómenos que no ocurren solamente por el cambio climático (Larcher 2003). Las plantaciones en los valles pueden sufrir el anegamiento durante la temporada de lluvia, especialmente en los casos de un deficiente drenaje, siendo esta situación muy perjudicial en especies como el aguacate (*Persea americana*), papaya (*Carica papaya*), lichi (*Litchi chinensis*) y la piña (*Ananas comosus*), en las cuales el agua estancada origina problemas severas de enfermedades en las raíces (Paull y Duarte 2011).

El término anegamiento se refiere a una inundación de un terreno agrícola ya sea por un aumento del nivel freático o por una irrigación excesiva (GreenFacts 2014).

lacona et al. (2012) clasifican las plantas como organismos aeróbicos que necesitan la disponibilidad de oxígeno para la absorción de nutrientes por lo cual el agua en exceso

alrededor de las raíces puede generar condiciones letales. Kozlowski y Pallardy (1997) mencionan los efectos más nocivos del anegamiento sobre las plantas leñosas: reducción del crecimiento del tallo y de las raíces, cambios en la toma de nutrientes y la traslocación de los carbohidratos, además el aumento de su senescencia y la mortalidad. Yetisir et al. (2006) atribuyen esta disminución en crecimiento y productividad de muchos cultivos sensibles al hecho de que en el agua los gases se mueven más despacio causando la deficiencia de oxígeno que es, un elemento crucial para la supervivencia de muchas plantas y microorganismos del suelo, a tal punto, que las pérdidas ocasionadas por este tipo de estrés ambiental, pueden llegar hasta el 40% del total de la producción (Aldana y García 2012).

Con referencia al contenido de oxígeno en el suelo, Schaffer (2006) distingue entre normoxia (el contenido de oxígeno en el suelo es suficiente), anoxia (nada de oxígeno en el suelo, encharcamiento prolongado) e hipoxia (bajo contenido de oxígeno en el suelo, todas las plantas morirán eventualmente de anoxia, encharcamiento temporal debido a un drenaje pobre o lento del suelo).

En contraste a suelos alcalinos, en los cuales el estrés por anegamiento de corta duración puede ser favorable para la nutrición de las plantas, el anegamiento prolongado puede reducir la asimilación neta de dióxido de carbono, la conductancia estomática y la

absorción de nutrientes, ocasionando la disminución del crecimiento de tallos y raíces, el marchitamiento y posiblemente, la muerte de las plantas, dependiendo de su nivel de tolerancia que varía entre especies y variedades, además de estar influenciado por la temperatura y las condiciones medioambientales en general (Schaffer et al. 2006; Dwivedi y Dwivedi, 2012). La tolerancia al anegamiento no varía solamente entre las variedades sino en gran escala entre los patrones, por lo cual Schwarz et al. (2010) recomiendan el uso de los patrones que son capaces de reducir el efecto del estrés externo en un máximo sobre la variedad injertada, y no se usan solamente patrones de la misma especie, sino también de otras, como es el caso del ciruelo para ciertas variedades de duraznero (Orazem et al. 2011).

El objetivo de esta revisión de literatura es la recopilación de información más importante sobre el efecto del anegamiento en las especies frutales, para que sea una base en la elaboración de estrategias para evitar y solventar esa situación adversa para los cultivos.

EFFECTOS DEL ANEGAMIENTO SOBRE EL CRECIMIENTO DE LOS FRUTALES

Las consecuencias que puede ocasionar el anegamiento en cultivo y para el productor son el menor porcentaje de germinación, la disminución del desarrollo vegetativo y del número y tamaño de los frutos, así como el aumento en los niveles de plagas y enfermedades que finalmente causan los bajos rendimientos hasta la pérdida total de la cosechas, además de los sobrecostos que se derivan de esa situación (Pereira 2010). El crecimiento de las plantas frutales y la calidad de los frutos pueden ser afectados por el anormal

desarrollo de las raíces ya que se modifica el traslado del agua y nutrientes a la parte aérea, siendo más grave cuando las plantas tienen raíces de crecimiento superficial, como sucede en el caso de las plantas de duraznero que requieren de suelos sin excesos de humedad y buen drenaje (González et al. 2006).

La porosidad del suelo es una característica muy importante que se debe tener en cuenta, ya que es determinante en la disponibilidad de oxígeno para las raíces; cuando el suelo es inundando el agua ocupa los poros causando de inmediato una deficiencia del oxígeno y el poco oxígeno en el suelo está consumido por las raíces y los microorganismos en pocas horas (Kozlowski y Pallardy 1997). Los problemas que puede llevar consigo el anegamiento comienzan por los cambios a nivel del suelo como es la variación de la acidez, las relaciones entre cationes y la reducción del hierro, conllevando a deficiencias nutricionales, producción de sustancias tóxicas, además escaso o nulo contenido de oxígeno en este medio (González et al. 2006).

Existen diferencias en la tolerancia de las especies y, en menor grado, entre variedades al anegamiento (Fernández et al. 1997; Kozlowski y Pallardy 1997; Schaffer et al. 2009; Ezin et al. 2010) y esta situación puede ser ocasionada en parte porque los requerimientos de oxígeno de la raíz varían mucho entre cultivos y son mayores a medida que la temperatura del suelo y del agua aumentan, debido a que la solubilidad del oxígeno disminuye (Khondaker y Ozawa 2007).

Fischer y Orduz-Rodríguez (2012) reportan que el aguacate, al igual que el duraznero (*Prunus persica*), exige un 15% de O₂ en la

solución del suelo, mientras que otros, como el manzano (*Malus domestica*) y el peral (*Pyrus communis*), aguantan hasta solamente un 5%.

Especies como las pasifloráceas, especialmente la gulupa (*Passiflora edulis* Sims), son muy sensibles al anegamiento (Fischer et al. 2009), igualmente como las mencionadas aguacate, papaya, lichi y la piña (Paull y Duarte 2011), mientras que el cerezo (*Prunus avium*), ciruelo (*Prunus domestica* y *P. salicina*) y los cítricos (*Citrus spp.*) se clasifican como tolerantes intermedios a esta adversidad. La falta de tolerancia del aguacate a la asfixia radical es debida a la carencia de pelos absorbentes (Saavedra et al. 2012). Balerdi et al. (2003) clasifican algunos frutales, según las experiencias en La Florida, como muestra la tabla 1.

Con respecto a la diferencia entre variedades, en un estudio en La Florida, se encontró que la variedad de aguacate 'Beta', es más susceptible al anegamiento que la 'Hass' debido a su mayor pérdida de biomasa foliar y radical, al ser sometida a este tipo de estrés (Gil et al. 2007).

Sistema radical

El exceso de agua en el suelo crea deficiencias de oxígeno en la zona de la raíz pudiéndose disminuir su crecimiento normal (Khondaker y Ozawa 2007). En estas condiciones se puede detener el crecimiento de la raíz, dañar y morir sus ápices (Larcher 2003) y disminuir la

producción de nuevas raíces en frutales como el manzano (Fernández et al. 1997), por lo cual Fischer y Orduz-Rodríguez (2012) afirman que en un suelo saturado de agua se mueren primero las raíces finas y fibrosas.

En el follaje de las plantas sensibles se puede observar con mucha claridad que por el cambio en el metabolismo y la muerte de raíces a causa de la falta de oxígeno por anegamiento, la toma de agua y nutrientes disminuye de manera significativa (Kozłowski y Pallardy 1997), también por la afectación de la permeabilidad selectiva de las raíces (Rajendran et al. 2012).

Tallo

La inundación puede ocasionar el cambio en los patrones de crecimiento haciendo que, en algunos casos, se detenga el crecimiento de la parte superior de la planta o que se acelere o sea mayor en otros, gracias a los múltiples mecanismos de respuesta de los que disponen ciertas plantas (Blom y Voeselek 1996). En plantas adaptadas a la inundación, las partes del tallo inundadas pueden crecer más rápido para poner sus hojas y flores por encima del nivel del agua, debido a la acción del etileno (Schopfer y Brennicke 2010).

Sin embargo, en plantas menos adaptadas a esta adversidad, el crecimiento del tronco puede

Tabla 1. Clasificación de algunos frutales tropicales y subtropicales según su tolerancia al anegamiento, según Balerdi et al. (2003).

Tolerante	Moderada tolerancia	Ninguna tolerancia
<i>Psidium guajava</i>	<i>Litchi chinensis</i>	<i>Persea americana</i>
<i>Manilkara zapota</i>	<i>Dimocarpus longan</i>	<i>Pouteria sapota</i>
<i>Cocos nucifera</i>	<i>Citrus latifolia</i>	<i>Annona squamosa</i>
<i>Citrus sp.</i> (injertados)	<i>Pouteria campechiana</i>	<i>Carica papaya</i>
	<i>Mangifera indica</i>	<i>Passiflora edulis</i>
	<i>Averrhoa carambola</i>	<i>Artocarpus altilis</i>

resultar seriamente afectado por una inundación según lo reportan Robbaniet al. (2006). En plantas de papaya, Khondaker y Ozawa (2007) encontraron que tanto el crecimiento del diámetro del tallo como la altura de las plantas y el desarrollo de la raíz pueden quedar muy disminuidos por la inundación, siendo fatal para este tipo de plantas tan solo 48 horas de duración, teniendo en cuenta que este frutal es sumamente susceptible a la *Phytophthora* en suelos anegados (Reyes 2012). En plantas de uchuva (*Physalis peruviana*), anegadas hasta los 8 días, tratamientos de 0, 2 y 4 días no presentaron diferencias significativas, mientras que el anegamiento durante 6 y 8 días redujo el crecimiento longitudinal del tallo considerablemente (Aldana y García 2012).

Hojas

En suelos de los huertos encharcados durante días, las hojas manifiestan clorosis por la absorción y el traslado deficiente de agua y nutrientes, luego las hojas y los frutos se caen progresivamente dependiendo de la especie frutal (Fischer y Orduz-Rodríguez 2012). También Kozlowski y Pallardy (1997) y Rajendran et al. (2012) mencionan que uno de los síntomas más visibles es el amarillamiento y la necrosis de las hojas seguido de su abscisión y en caso extremo, la muerte de la planta a medida que aumente el tiempo de exposición al estrés por inundación. El crecimiento foliar es afectado porque a diferencia de cómo lo harían en condiciones normales, las raíces dejan de tomar y transportar agua, incidiendo negativamente en la turgencia celular que es uno de los factores determinantes en la tasa de expansión celular y por ende, en el desarrollo del área foliar (Neuman 1993).

En las hojas de las plantas de arándano azul, el anegamiento es motivo de que las células en empalizada disminuyan de tamaño, generen muchos espacios intercelulares en el desorganizado mesófilo esponjoso y que haya una delgada capa de células epidérmicas (Vanden y Goffinet 2008). En manzanos anegados, Lenz (2009) observó que las hojas cayeron menos cuando los árboles se encontraron en plena fructificación comparado con aquellos sin frutos. Schaffer et al. (2006) encontraron en aguacate, creciendo en suelos con niveles deficientes de oxígeno, que la concentración de la mayoría de los elementos minerales en las hojas estuvo por debajo del nivel óptimo, las concentraciones foliares de N, P, K, Ca, Mn y Co fueron más bajas en un suelo con solamente 2% de oxígeno que en los árboles creciendo en suelos con 21% de O₂, mientras, al contrario, las de Fe resultaron incrementadas. En plántulas de aguacate 'Mexicola' Stolzy et al. (1967) observaron que el anegamiento aumentó los niveles foliares de Fe y Mn lo que atribuyeron a la forma reducida de estos dos elementos en suelos hipóxicos facilitando su absorción y metabolización por las plantas. En general, Kozlowski y Pallardy (1997) describen que la absorción de N, P y K en especies no-tolerantes al anegamiento disminuye en la medida en que la suma de energía se vuelve insuficiente para sostener la toma en cantidades necesarias para el crecimiento.

Flores y frutos

El desarrollo reproductivo de las plantas no tolerantes también puede resultar seriamente afectado, ya que se puede inhibir la formación de botones florales, anthesis, formación y crecimiento de frutos, además de que pueden caer las flores y frutos prematuramente debido a la inhibición de la fotosíntesis y el desbalance hormonal,

producido en las plantas bajo condiciones de anoxia (Kozlowski y Pallardy 1997).

También en el duraznero, Insausti y Gorjón (2013) encontraron que una inundación de 12 horas diarias durante 2 meses produjo frutos más pequeños, con una producción poscosecha de etileno y ablandamiento de la pulpa más temprano que los provenientes de árboles no anegados.

Teniendo en cuenta que el estrés por anegamiento tiene más que todo efectos negativos para el crecimiento de los frutales, en algunos casos, un estrés de corta duración (hipoxia) puede favorecer la solubilidad de micronutrientes en suelos alcalinos (por ejemplo la reducción de Fe^{3+} a Fe^{2+} en el suelo) que puede llegar hasta la estimulación de la producción de flores y frutos, como es el caso de la carambola (Schaffer et al. 2006; Schaffer 2006). También para el caso del mango (*Mangifera indica*) Zude-Sasse y Schaffer (2000) reportan que un anegamiento de corta duración en suelos alcalinos, puede ser favorable para el adecuado estado nutricional, debido a que con el cambio que se da en la respiración se generan cambios bioquímicos en las raíces con los que se incrementan los niveles de NADH, un compuesto que donándole un electrón al hierro favorece su reducción y lo convierte a una forma en la que es más disponible para las plantas.

EFFECTOS DEL ANEGAMIENTO SOBRE LA FISIOLOGÍA DE LOS FRUTALES

Los efectos fisiológicos y metabólicos del anegamiento se derivan principalmente del colapso de la respiración aeróbica mitocondrial de las raíces y la subsecuente privación del oxígeno (Martínez-Alcántara et al. 2012). De manera previa a la aparición de los síntomas visibles, el intercambio de gases en las hojas

sirve por ser un indicador natural y un efecto resultante del estrés por anegamiento (Schaffer et al. 2006).

Respiración

La respiración de las raíces es efectuada en forma normal cuando el oxígeno es escaso o nulo, como ocurre en suelos que están poco o nada aireados, en donde la velocidad a la que se mueve este elemento es casi 10.000 veces menor en comparación con el aire, por lo que se considera a esta situación en la que la respiración radical pasa de ser aeróbica a ser anaeróbica, muy negativa para el desarrollo de los frutales (Gil et al. 2007).

El hecho de que la respiración pase de ser aeróbica a la de la vía de la glicolisis, ocasiona que las plantas pasen de obtener 36 moléculas de ATP por molécula de glucosa a obtener nada más que 2 moléculas de ATP por molécula de glucosa, siendo aun así, la manera en que las plantas tolerantes pueden mantener su nivel energético (Ashraf 2012).

La respiración que utilizan las plantas cuando hay problemas de oxígeno es menos eficiente respecto a la respiración en estado de normoxia por lo que se genera un déficit energético que se contrarresta con el agotamiento de las reservas de carbohidratos, en consecuencia de la aceleración de la glicolisis (Parent et al. 2008).

En condiciones limitantes de oxígeno, la reducción del nitrato puede ser una vía respiratoria alterna, crucial para la homeostasis de la energía de la célula y mantener el redox, gracias a que sirve como un aceptor terminal de electrones sustituto (Parent et al. 2008). La hemoglobina no simbiótica y el óxido nítrico se consideran una alternativa a la fermentación

y muy importantes en la señalización y tolerancia frente al estrés anaeróbico por su capacidad de mantener la relación NADH/NAD en un nivel bajo que es la que indica el potencial redox (Sairam et al. 2008).

El anegamiento puede llegar a provocar hasta la muerte celular debido a la acidificación citológica que se puede presentar como efecto de la acumulación de ácido láctico que se da como resultado de la respiración anaeróbica (Jiménez et al. 2012), así como la acumulación de otras sustancias tóxicas, entre las que están el etanol, acetaldehído y compuestos cianogénicos, así mismo la disminución de la energía necesaria para el metabolismo, como el ATP, fuente energética importante para las plantas (Gil et al. 2007). En plantas anegadas de manzano se incrementó la producción de sustancias dañinas como el acetaldehído que puede ser muy tóxico y el lactato que puede destruir tanto el tonoplasto como las estructuras mitocondriales que puede ser un motivo para que haya acidificación citoplasmática (Li et al. 2010).

El etanol es otra de las sustancias tóxicas para las plantas que se pueden producir en la respiración cuando hay estrés por anegamiento y que pueden causar daños importantes aunque pueden ser contrarrestados, de manera muy efectiva, con micorrizas en los frutales como se observó en el melocotón (Rutto et al. 2001).

Fotosíntesis

La menor actividad de enzimas fotosintéticas, el disparejo transporte de fotoasimilados, el bajo potencial hídrico y la conductancia estomática, además del menor contenido de clorofilas, son los factores que atribuyen a la disminución de la actividad fotosintética en condiciones de anegamiento (Taiz y Zeiger 2010; Kozłowski y Pallardy 1997).

El crecimiento adecuado de las plantas depende mucho de la efectividad que exista en la captación de recursos, tanto de la parte aérea como subterránea por lo que en situaciones de estrés, como el anegamiento, la interrumpida toma de agua por parte de las raíces puede ocasionar que se cierren los estomas y que de esa manera se afecte la fotosíntesis, así como también se interrumpa la producción de azúcares en las hojas que normalmente se utilizan en cantidades significativas para el mismo crecimiento de las raíces (Neuman 1993).

Condiciones climáticas desfavorables, como en el caso de las plantas de uva sometidas al estrés por anegamiento, potencializaron aún más la disminución de la actividad fotosintética (Herralde et al. 2005). Sin embargo, en la mirtácea *Eugenia uniflora*, Mielke y Schaffer (2010) encontraron que una pre-aclimatación durante 55 días a radiación solar plena ($44 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) aumentó el efecto negativo del anegamiento sobre la tasa fotosintética y la acumulación del peso seco comparado con plantas que recibieron solamente $12 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ de radiación.

Por efecto del anegamiento también puede disminuirse el contenido de clorofilas y el área foliar (Aldana y García 2012; Kozłowski y Pallardy 1997), al igual que la tasa fotosintética debido al cierre estomático que origina, en muchos casos, la senescencia foliar prematura (Ashraf 2012). Del mismo modo reportan Yetisir et al. (2006) en plantas de melón, en la misma manera que en algunas otras especies (por ejemplo en papaya [Khondaker y Ozawa 2007]), la tasa fotosintética se redujo de manera importante debido al estrés por anegamiento que dio paso al cierre estomático y también a la degradación de clorofilas. En

sapote (*Pouteria sapota*) un anegamiento entre 30 y 66 días disminuyó la asimilación neta de CO₂ y la conductancia estomática dentro de 3 días y aumentó la concentración interna de CO₂ comparado con plantas no anegadas (Nickum et al. 2010).

Sin embargo la guayaba (*Psidium guajava*) es clasificada como moderadamente tolerante al anegamiento (Fischer et al. 2012), en la hoya del río Suárez del departamento de Santander (Colombia), precipitaciones prolongadas incrementaron los pigmentos antociánicos en las hojas que redujeron la capacidad fotosintética de este frutal y por tanto su producción (Solarte et al. 2010). Como efecto del anegamiento, también se puede incrementar bastante la cantidad de especies reactivas de oxígeno (ROS, reactive oxygen species), que se producen en las plantas, llegando a causar mucho daño en diferentes procesos metabólicos, como la fotosíntesis, porque se ve afectado el fotosistema II y se llega a inhibir el ciclo de Calvin cuando el nivel de peróxido de hidrogeno es elevado (Ashraf 2012).

En aguacate, una disminución del área foliar por una defoliación del 2/3 de la cantidad de las hojas o por una poda antes del anegamiento, causó una reducción de la tasa fotosintética y por consiguiente una menor traslocación de carbohidratos al sistema radical, limitando así la cantidad del sustrato para la respiración de las raíces anegadas y haciendo la planta más susceptible al estrés por inundación (Sanclémente et al. 2013). En uchuva, las plantas anegadas hasta 8 días e inoculadas con *Fusarium oxysporum* detuvieron el crecimiento y las tasas fotosintéticas entre un 30 y 50% (Villareal 2014).

Ashraf (2012) afirma que las heridas en las raíces pueden ser motivo de que se produzcan alteraciones en reacciones bioquímicas de la fotosíntesis que llevan a la inhibición fotosintética del transporte de electrones, menor eficiencia del fotosistema II, demolición de la membrana del cloroplasto y la restricción de la actividad de la ribulobifosfatocarboxilasa (RuBPC), fosfoglicolato y glicolato oxidasa.

Durante un anegamiento de 33 días, Arbona et al. (2009) encontraron en los cítricos 'Cleopatra' y 'Citromelo' una reducción marcada en la tasa fotosintética y la conductancia estomática, además de un incremento en la relación de CO₂ interno/CO₂ ambiental. En contraste, para 'Carrizo', relativamente tolerante al anegamiento, ocurrió lo contrario, no hubo cambios en la tasa fotosintética y la relación interna/externa de CO₂ y solamente una pequeña disminución de la conductancia estomática.

Transpiración

El cierre estomático, debido al estrés por anegamiento, se ha observado en muchas especies, como es el caso del limón, con el fin de contrarrestar la pérdida de agua (Taiz y Zeiger 2010). Las plantas pueden evitarse la pérdida de agua con la reducción de la conductancia estomática aunque el crecimiento se retarda porque la asimilación de carbono también se reduce cuando hay estrés por anegamiento (Davies y Flore 1986). Así mismo, en las variedades de aguacate Hass y Beta, Schaffer et al. (2006) observaron que la respuesta a la deficiencia de oxígeno en la zona radical fue la inducción del cierre de estomas.

El estrés por anegamiento también hace que se induzca la epinastia, como otra de las maneras con las que se consigue disminuir

la transpiración, debido a que se le confiere protección a las hojas contra el calor y el sol directo (Schaffer et al. 2006).

Distribución de fotoasimilados

Si las plantas tienen que pasar por un estrés por anegamiento de larga duración, el transporte de fotoasimilados puede ser disminuido significativamente del mismo modo que la actividad metabólica y fotosintética (Aldana y García 2012). La planta, para evitar un desbalance severo en la capacidad de captación de recursos en consecuencia al cambio en el patrón de acumulación de carbohidratos entre raíces y los demás órganos, reduce el crecimiento lo que disminuye la demanda de fotoasimilados, por lo cual en las hojas se acumula almidón en lugar de exportarlo en forma de azúcar, siendo este un indicador de estrés en las raíces (Neuman 1993).

En citrangeros (híbrido entre naranja dulce y la trifoliada) Martínez-Alcántara et al. (2012) observaron que el anegamiento de 36 días redujo severamente la actividad fotosintética y alteró el crecimiento y la distribución de biomasa, por lo cual en las raíces se aumentó entre 37 y 56% la concentración de la sacarosa, mientras la del almidón disminuyó. Este incremento de la cantidad de fotoasimilados, que le son asignados a las raíces, es muy posiblemente otro de los mecanismos de los que la planta puede disponer, ya que el sistema radical utiliza mayor cantidad del carbono con el que cuenta normalmente como sucedió en manzano anegado (Fernández et al. 1997).

En aguacate, el daño por la pudrición de raíz (*Phytophthora cinnamomi*) es mayor cuando hay un estrés por anegamiento que se puede atenuar previniéndola, preferiblemente con el

uso de variedades resistentes o controlando la enfermedad con la aplicación de productos químicos (Schaffer et al. 2006).

Producción de antioxidantes

Para superar el estrés oxidativo, las plantas detoxifican las especies reactivas de oxígeno ROS, las denominadas radicales libres a través de la síntesis de enzimas antioxidativas como la superóxidodismutasa (SOD), peroxidasa (POD) ascorbato, catalasa (CAT), glutatión reductasa (GR) y glutatión peroxidasa (GP) (Türkan y Demiral 2009); así, las ROS se comportan como un indicador celular de estrés y un mensajero involucrado en respuestas al estrés.

El nivel del daño que puede llegar a ocasionar el estrés oxidativo por deficiencia de oxígeno, depende de distintos factores, como la capacidad de las plantas para inducir la respuesta en el sistema antioxidante, el contenido antioxidante endógeno, la tolerancia a la falta de oxígeno según la especie, el tejido en el que se presente el estrés y las propiedades de la membrana (Blokhina et al. 2003).

Plantas de manzano, por defenderse del estrés por hipoxia en la zona radical, incrementaron la concentración de enzimas antioxidantes como la SOD, la GR y la peroxidasa POD. En 'Citrumelo', un genotipo moderadamente tolerante al anegamiento, las plantas reaccionaron a este estrés con una coordinación de la actividad antioxidante que involucró un incremento de la SOD y la CAT, además la modulación del ciclo de ascorbato-glutatión que permitió a las plantas hacer frente al estrés oxidativo, hasta un cierto grado (Hossain et al. 2009). En comparación, plantas de tomate (*Lycopersicon esculentum*) sometidas a una hipoxia radical de 1-2% de

oxígeno, disminuyeron su acumulación de carotenoides y ascorbato en los frutos durante su maduración, especialmente en los estados finales, lo que explicaron Horchani et al. (2010) por una menor expresión de genes de la ruta metabólica correspondiente. En patrones de manzano bajo hipoxia, Bai et al. (2013) aplicaron ácido ascórbico (0,5 mM) en la solución de riego que aumentó la tolerancia a la ausencia de O₂; posiblemente al aumentar los niveles endógenos de ascorbato y la capacidad del ciclo ascorbato-glutatión se disminuye el daño oxidativo en las membranas.

Balance hormonal

Perturbaciones del suelo hacen que los niveles de unas hormonas en las plantas varíen por lo que es muy posible que en condiciones de anegamiento el ácido abscísico sea exportado desde las raíces mucho más de lo normal y se produzcan giberelinas en mayor cantidad (Neuman 1993).

En algunos patrones de peral, la acumulación de la auxina ácido indolacético en la base de las plantas, en conjunto con la síntesis de etileno, contribuyen (Robbani et al. 2006) a una adaptación morfológica al estrés oxidativo en el sistema radical. El incremento del contenido del ácido abscísico, etileno y precursores del etileno son una reacción de la planta a este tipo de estrés causando en las hojas un cierre parcial de los estomas, epinastia y en muchos casos, su abscisión (Larcher 2003), mientras las concentraciones de las citoquininas y giberelinas (sintetizadas en las raíces) en el xilema disminuyen.

MECANISMOS DE ADAPTACIÓN

En condiciones naturales ocurre una transición gradual de normoxia a hipoxia y después

a anoxia (Schaffer 2006) que provee una oportunidad para las plantas de aclimatizarse a niveles bajos de O₂ en el suelo antes de volverse letal para ellas.

Los efectos iniciales de los procesos direccionados a la aparición de los mecanismos de respuesta para tolerar el anegamiento se dan en las raíces, donde empiezan a generarse alteraciones en las características anatómicas y morfológicas que le dan paso a los rápidos cambios en la fisiología que son la base para que genere el despliegue de las adaptaciones (Blom y Voesenek 1996). En la mayoría de los casos, las plantas tienen la posibilidad de aclimatizarse a la falta de oxígeno antes de que la situación sea irremediable, ya que pueden pasar del estado de normoxia al de hipoxia y finalmente al de anoxia gradualmente, en lugar de pasar de manera abrupta del estado más favorable al que es más peligroso para su supervivencia (Videmsek et al. 2006).

El pretratamiento hipóxico de las plantas es un evento previo a la anoxia con el que se pretende incrementar la tolerancia al estrés por anegamiento por medio de la realización de cambios tanto fisiológicos como bioquímicos y con la participación de varios sistemas; es un período de aclimatación de las plantas que les brinda mayor probabilidad de soportar la falta de oxígeno (Blokhina et al. 2003). En el caso del maíz (*Zea mays*), el tiempo mínimo del pretratamiento hipóxico por el que deben pasar los ápices de las plántulas es de 2 a 4 horas (Blokhina et al. 2003).

La formación del aerénquima y la aparición de raíces adventicias son unas de las adaptaciones morfológicas que desarrollan las plantas superiores como mecanismos para sobrevivir,

además de diferentes adaptaciones metabólicas complejas cuando se presenta el problema de la falta de oxígeno por anegamiento por ser aerobios obligados (Kozłowski y Pallardy 1997).

Adaptaciones fisiológicas

Entre las adaptaciones fisiológicas a la hipoxia, como se ha mencionado anteriormente, se encuentra la inducción de la epinastia, con la que se reduce la transpiración debido a que se le confiere protección a las hojas contra el calor y el sol directo como sucede en el caso de las plantas de aguacate (Schaffer et al. 2006).

En diferentes cultivos como por ejemplo en los árboles de limón, el cierre estomático puede ser uno de las reacciones al estrés por anegamiento, muy probablemente, para contrarrestar la pérdida de agua, como lo interpretan muchos investigadores del tema (Ortuño et al. 2007).

Una de las adaptaciones más importantes a la inundación es la capacidad de mantener la actividad fotosintética, así como la capacidad de almacenar azúcares solubles para las raíces, ya que aunque una planta puede tener altas reservas de azúcares, también debe disponer de una eficiente vía glicolítica que le permita utilizarlos (Parent et al. 2008).

Como otro de los mecanismos de adaptación debido a la falta de oxígeno para las raíces, las plantas pueden modificar su metabolismo, haciendo el cambio de su respiración normal a la de la vía de la glicolisis (Jiménez et al. 2012).

En condiciones de anoxia, la síntesis de etileno es bloqueada, a diferencia de lo que sucede en condiciones de hipoxia, en las que por el contrario se incrementa promoviendo la formación del

aerénquima, además de influir en el crecimiento y desarrollo de la raíz, y darle paso a la epinastia en las hojas (Videmsek et al. 2006).

Otra de las repuestas de las plantas cuando tienen que padecer el estrés por anegamiento es la promoción de la síntesis de las proteínas del estrés anaeróbico que se producen por inducción de un medio deficiente en oxígeno (Parent et al. 2008). Por medio de procesos metabólicos, las casi 20 proteínas del estrés anaeróbico, sintetizadas de manera selectiva en condiciones desfavorables para la producción de energía aeróbica, tienen la capacidad de generar energía independiente de oxígeno (Parent et al. 2008).

Adaptaciones morfológicas y anatómicas

La reducción del área foliar es un mecanismo de respuesta que presentan frente al estrés por inundación las plantas, por ejemplo en la uva que se pueden recuperar cuando el estrés es de corta duración, exceptuando que se presente al acercarse la época de cosecha por los daños que se pueden presentar en el producto final (Herralde et al. 2005).

El aerénquima es un conjunto de canales que conectan las partes aireadas de la planta con las que están sumergidas para permitirles la llegada de oxígeno (Yetisir et al. 2006), es un tejido interconectado se forma a través de la separación de las células durante el desarrollo y muerte programada de las células lo que puede ocurrir frecuentemente, también en plantas que crecen bajo condiciones normales.

En algunos patrones de peral, la acumulación de la auxina ácido indolacético en la base de las plantas, en conjunto con la síntesis de etileno, son factores que fomentan la aparición

de las raíces adventicias (Robbani et al. 2006). Estos autores atribuyen al desarrollo de las raíces adventicias una adaptación morfológica importante con el que las plantas pueden mitigar los daños generados por el anegamiento debido a su capacidad de una mayor absorción del O₂ (Schaffer 2006). Kozlowski y Pallardy (1997) reportan que plantas leñosas pueden absorber hasta 90% más agua a través de sus raíces adventicias comparado con aquellas en las que se removieron estas raíces. Nuñez et al. (1998) encontraron en plantas de anón (*Annona glabra*) anegadas no solamente el desarrollo de raíces adventicias sino también la formación de lenticelas hipertrofiadas en raíces y el tronco.

Con la intención de favorecer la difusión del oxígeno y la salida de sustancias tóxicas producidas por el metabolismo anaeróbico, es posible que se formen abultamientos de tejidos en la base de los tallos resultantes de la división y expansión celular radial, como una adaptación a la falta de oxígeno que se denominan lenticelas hipertrofiadas (Parent et al. 2008).

En mango, una especie moderadamente resistente al anegamiento (Fischer 2012), la formación de lenticelas hipertrofiadas ha ocurrido en diferentes plantas como las que han estado sometidas a estrés por anegamiento, siendo al parecer uno de los mecanismos que utilizan las plantas para sobrevivir porque facilita la difusión de oxígeno, aunque también se cree que pueden aparecer más por motivo de la temperatura, y no se conoce todavía como participan en la eliminación de metabolitos tóxicos (Schaffer et al. 2009). Schaffer et al. (2006) caracterizan el desarrollo de lenticelas hipertrofiadas en plantas de mango como un parámetro para la selección

de variedades resistentes que en ocasiones deben ser propagadas clonalmente, por medio de técnicas de cultivo de tejidos teniendo en cuenta que existen variedades que poseen un embrión zigótico y no sirven para ser usadas como semilla.

Larcher (2003) menciona que plantas que crecen en suelos compactos y pobremente aireados pueden desarrollar un sistema de raíces laterales cerca de la superficie del suelo para obtener más oxígeno. La formación de una capa de células lignificadas al interior de la hipodermis y una hipodermis suberizada son adaptaciones con que las plantas consiguen minimizar la pérdida de oxígeno, además de los daños que les puede ocasionar (Videmsek et al. 2006).

Rutto et al. (2001) observaron en plántulas de duraznero anegadas que la inoculación de micorriza *Gigaspora margarita* favoreció un mayor porcentaje de raíces viables, concentraciones del tallo más altas de P, K y Zn y biomasa, mientras que las plántulas no inoculadas acumularon un contenido más alto de etanol en las raíces. También en semillados de citrus (*Citrus junos*) la colonización con la micorriza, *Diversispora spurca*, aumentó el crecimiento (altura de la planta, biomasa, longitud y volumen de raíces) comparado con plántulas no-inoculadas, por lo cual Wuet al. (2013) sugirieron que *D. spurca* alivia los efectos del anegamiento por su acción sobre la arquitectura radicular y las actividades de enzimas antioxidantes.

MEDIDAS PARA PREVENIR Y ALIVIAR EL ESTRÉS POR ANEGAMIENTO

Schaffer (2006), Schaffer et al. (2006) y Ton et al. (2004) mencionan las siguientes medidas

para evitar y aliviar problemas de estrés por anegamiento:

Elegir sitios que no presentaron históricamente inundaciones.

En la preparación del suelo incluir una exacta nivelación del terreno y arados subsoladores profundos.

Instalación de un sistema de drenaje en sitios que presentan anegamiento.

En sitios con peligro de anegamiento sembrar árboles y plantas sobre caballones.

Seleccionar patrones y variedades resistentes y tolerantes a la falta de O₂ en la rizósfera.

Seleccionar patrones resistentes a enfermedades de las raíces como Phytophthora y Phytium, entre otras.

Iniciar programas de fitomejoramiento convencional y con técnicas moleculares que posibilitan el desarrollo de especies y variedades tolerantes al anegamiento.

Podar ramas completas en árboles anegados para reducir la transpiración de la copa.

Aplicación de nutrientes y fitohormonas (citoquininas y giberelinas) vía foliar.

En suelos con deficiente drenaje hacer un monitoreo de la humedad para mantener el contenido de agua por debajo del punto de saturación, eventualmente en combinación con el monitoreo a través de un dendrómetro para medir cambios pequeños en el diámetro del tronco como resultado de cambios en la irrigación.

CONCLUSIONES

El crecimiento y desarrollo de los frutales puede resultar ampliamente afectado por el estrés por anegamiento, un estrés abiótico de los más complicados, al generar variados inconvenientes en la zona radicular.

El nivel de afección está determinado por las condiciones ambientales, la duración del estrés, el grado de tolerancia de las plantas a la falta de oxígeno, y la etapa del ciclo vegetativo en el que estén las plantas, cuando se presente el anegamiento.

La síntesis de etileno es algo muy importante para la sobrevivencia de los frutales anegados siendo esta hormona involucrada en varios de los mecanismos de adaptación como la epinastia, la formación del aerénquima, las lenticelas hipertrofiadas y las raíces adventicias.

La presencia de una enfermedad los hace más sensibles al estrés por anegamiento e incrementa la posibilidad de que lleguen a quemarse.

Todas las plantas tienen un límite de resistencia a la anoxia pero pueden llegar a su muerte, a pesar de tener la posibilidad de desarrollar diferentes mecanismos de adaptación.

Por el cambio en la respiración que se presenta por un estrés por anegamiento, la producción de la energía se reduce ampliamente.

En condiciones de anegamiento, la vía fermentativa puede ayudar a mantener la homeostasis de ATP y el pH celular, a pesar de ser menos eficiente que la respiración aeróbica.

La alteración en la difusión de gases, el medioambiente químico del suelo y la acumulación de productos tóxicos, resultantes del proceso anaeróbico, junto a la disminución del nivel de oxígeno, son fundamentales para la capacidad de una planta de dar la respuesta correcta.

REFERENCIAS

- Aldana, F. y García, P. 2012.** Efecto del estrés por anegamiento sobre el crecimiento, desarrollo y fisiología de uchuva (*Physalis peruviana* L.) bajo condiciones de invernadero. Trabajo de grado, Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Arbona, V., López, M., Pérez, R. and Gómez, A. 2009.** Maintenance of a high photosynthetic performance is linked to flooding tolerance in citrus. *Environmental and Experimental Botany*. 66: 135-142.
- Ashraf, M. 2012.** Waterlogging stress in plants: A review. *Afr. J. Agr. Res.* 7(13): p1976-1981.
- Bai, T., Ma, P., Li, C., Yin, R. y Ma, F. 2013.** Role of ascorbic acid in enhancing hypoxia tolerance in roots of sensitive and tolerant apple rootstocks. *Scientia Horticulturae*. 164: 372-379.
- Balerdi, C., Crane, J. y Schaffer, B. 2003.** Managing your tropical fruit grove under changing water table levels. Fact Sheet HS957, Florida Cooperation Extension Service, IFAS, University of Florida, Estados Unidos.
- Blokhina, O., Virolainen, E. y Fagerstedt, K.V. 2003.** Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals of Botany*. 91: 179-194.
- Blom, K. y Voeselek, R. 1996.** Flooding, the survival strategies of plants. *Tree*. 11(7): 290-295.
- Davies, F. y Flore, J. 1986.** Short term flooding effects on gas exchange and quantum yield of Rabbiteye Blueberry (*Vaccinium ashei* Reade). *Plant Physiology*. 81: 289-293.
- Dwivedi, P. y Dwivedi, R. 2012.** Physiology of abiotic stress in plants. Agrobios, Jodhpur, India. 354 p.
- Ezin, V., De La Pena, R. y Ahanchede, A. 2010.** Flooding tolerance of tomato genotypes during vegetative and reproductive stages. *Brazilian Journal of Plant Physiology*. 22(1): 131-142.
- Fernández, R., Perry, R., Flore J. y McLean, R. 1997.** Photosynthesis, C-photosynthate distribution and shoot and root growth of young apple trees on 3 rootstocks exposed to flooding. *Acta Horticulturae*. 451: 351-359.
- Fischer, G. 2012.** Ecophysiology. En: Valavi, S.G., Rajmohan, K., Govil, J.N., Peter, K.V. y Thottappilly, G. (Eds.). *Mango*. Vol. 1. Production and processing technology. Studium Press, LLC, Houston, TX. p162-173.
- Fischer, G., Casierra, F. y Piedrahíta, W. 2009.** Ecofisiología de las especies pasifloráceas cultivadas en Colombia. En: *Cultivo, poscosecha y comercialización de las pasifloráceas en Colombia: maracuyá,*

granadilla, gulupa y curuba. Sociedad Colombiana de Ciencias Hortícolas, Bogotá. p45-67.

Fischer, G., Melgarejo, L. y Miranda, D. 2012. Guayaba (*Psidium guajava* L.). En: Fischer, G. (Ed.). Manual para el cultivo de frutales en el trópico. Produmedios, Bogotá. p526-549.

Fischer, G. y Orduz, J. 2012. Ecofisiología en frutales. En: Fischer, G. (Ed.). Manual para el cultivo de frutales en el trópico. Produmedios, Bogotá. p54-72.

Gil, P., Schaffer, B., Gutierrez, S. y Li, C. 2007. Efectos del anegamiento en el estatus hídrico e intercambio gaseoso y biomasa del palto (*Persea americana* Mill.). En: Proceedings VI World Avocado Congress, Viña del Mar, Chile. p13.

González, M., Moreno, G., Giardina, E. y Dimiro, M. 2006. Exceso de agua en el suelo: Efecto sobre la calidad del fruto del duraznero *Prunus persica* (L.) Batsch. Suelo. 24(1): 1-5.

GreenFacts. 2014. Anegamiento. <http://www.greenfacts.org/es/glosario/abc/anegamiento.htm> [04 Febrero 2014].

Herralde, F., Savé, R. y Biel, C. 2005. Ecophysiological response to flood of seven grapevine cultivars. Acta Horticulturae. 689: 137-144.

Horchani, F., Stammitti, L., Baldet, P., Brouquisse, R., Rolin, D., Aschi, S., Raymond, P. and Gallusci, P. 2010. Effect of prolonged root hypoxia on the

antioxidant content of tomato fruit. Plant Science. 179: 209-218.

Hossain, Z., López, M., Arbona, V., Pérez, R. and Gómez, A. 2009. Modulation of the antioxidant system in citrus under waterlogging and subsequent drainage. Journal of Plant Physiology. 166: 1391-1404.

Iacona, C., Cirilli, M., Zega, A., Frioni, E., Silvestri, C. and Muleo, R. 2013. A somaclonal myrobalan rootstock increases waterlogging tolerance to peach cultivar in controlled conditions. Scientia Horticulturae. 156: 1-8.

Insausti, P. y Gorjón, S. 2013. Floods affect physiological and growth variables of peach trees (*Prunus persica* (L.) Batsch), as well as the postharvest behavior of fruits. Scientia Horticulturae. 152: 56-60.

Jiménez, J., Moreno, L. y Magnitskiy, S. 2012. Respuesta de las plantas a estrés por inundación. Una revisión. Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas. 6(1): 96-109

Khondaker, N. y Ozawa, K. 2007. Papaya plant growth as affected by soil air oxygen deficiency. Acta Horticulturae. 740: 225-232.

Kozłowski, T. y Pallardy, S. 1997. Physiology of woody plants. 2a edition. Academic Press, Londres. 411 p.

Larcher, W. 2003. Physiological plant ecology. Springer-Verlag, Berlin. 513 p.

- Lenz, F. 2009.** Fruit effects on the dry matter and carbohydrate distribution in apple tree. *Acta Horticulturae*. 835: 21-38.
- Li, C., Bai, T., Ma, F. and Han, M. 2010.** Hypoxia tolerance and adaptation of anaerobic respiration to hypoxia stress in two *Malus* species. *Scientia Horticulturae*. 124: 274-279.
- Martínez, B., Jover, S., Quiñones, A., Forner, M., Rodríguez, J., Legaz, F., Primo, E. and Iglesias, D. 2012.** Flooding affects uptake and distribution of carbon and nitrogen in citrus seedlings. *Journal of Plant Physiology* 169: 1150-1157.
- Mielke, M. and Schaffer, B. 2010.** Photosynthetic and growth responses of *Eugenia uniflora* L. seedlings to soil flooding and light intensity. *Environmental and Experimental Botany*. 68: 113-121.
- Neuman, D. 1993.** Shoot responses to root stress - a resource gathering point of view. *Journal of Arboriculture*. 19(2): 118-123.
- Nickum, M., Crane, J., Schaffer, B. and Davies, F. 2010.** Responses of mameysapote (*Pouteria sapota*) trees to continuous and cyclical flooding in calcareous soil. *Scientia Horticulturae* . 123: 402-411.
- Nuñez, R., Schaffer, B., Crane, J.H. and Colls, A. 1998.** Leaf gas exchange and growth responses of young, container grown *Annona* trees to flooding. *HortScience*. 33(3): 541-542.
- Orazem, P., Stampar, F. and Hudina, M. 2011.** Quality analysis of 'Redhaven' peach fruit grafted on 11 rootstocks of different genetic origin in a replant soil. *Food Chemistry*. 124: 1691-1698.
- Ortuño, M., Alarcón, J., Nicolás, E. y Torrecillas, A. 2007.** Water status indicators of lemon trees in response to flooding and recovery. *Biologia Plantarum*. 51(2): 292-296.
- Parent, C., Capelli, N., Berger, A., Crevecoeur, M. and Dat, J. 2008.** An overview of plant responses to soil waterlogging. *Plant Stress* 2(1): 20-27.
- Paull, R. and Duarte, O. 2011.** Tropical fruits. Vol. 1. 2nd edition. CAB International, Wallingford, U.K. 400 p.
- Pereira, D. 2010.** Cambio climático y mitigación en la agricultura. Experiencias en Colombia. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Bogotá.
- Rajendran, C., Ramamoorthy, K. and Hepziba, S. 2012.** Nutritional and physiological disorders in crop plants. Scientific Publishers, Jodhpur, India. 116p.
- Reyes, C. 2012.** Papaya (*Carica papaya* L.). 2012. En: Fischer, G. (Ed.). Manual para el cultivo de frutales en el trópico. Produmedios, Bogotá. p755-775.
- Robbani, M., Banno, K. y Kakegawa, M. 2006.** Differential flooding tolerance of some dwarfing pear rootstock clones selected from the progenies of *Pyrus betulaefolia* and *P. calleryana*. *HortScience*. 75(4): 297-305.

- Rutto, K., Mizutani, F. and Kadoya, K. 2001.** Effect of root-zone flooding on micorrizal and non-mycorrhizal peach (*Prunus persica* Batsch) seedlings. *Scientia Horticulturae*. 94: 285-295.
- Saavedra, R., Vásquez, H. y Mejía, D. 2012.** Aguacate (*Persea americana* Mill.) En: En: Fischer, G. (Ed.). Manual para el cultivo de frutales en el trópico. Produmedios, Bogotá. p319-348.
- Sairam, R., Kumutha, D., Ezhilmathi, K., Deshmukh, P. and Srivastava, G. 2008.** Physiology and biochemistry of waterlogging tolerance in plants. *Biologia Plantarum*. 52(3): 401-412.
- Sanclemente, M., Schaffer, B., Gil, P., Davie, F. and Crane, J. 2013.** Leaf removal before flooding influences recovery of avocado (*Persea americana* Mill.) trees from flooding stress. *Scientia Horticulturae*. 150: 154-163.
- Schaffer, B. 2006.** Effects of soil oxygen deficiency on avocado (*Persea americana* Mill.) trees. En: Memorias Seminario Manejo del Riego y Suelo en el Cultivo del Palto, Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA), 27-28 Sept. 2006, Santiago, Chile. p1-12.
- Schaffer, B., Davies, F. y Crane J. 2006.** Responses to tropical and subtropical fruit trees to flooding in calcareous soils. *HortScience*. 41(3): 549-555.
- Schaffer, B., Urban, L., Lu, P. and Whiley, A. 2009.** Ecophysiology. En: Litz, R.E. (Ed.). The Mango. Botany, Production and Uses. 2nd edition. CAB International, Wallingfort, UK. p170-209.
- Schopfer, P. and Brennicke, A. 2010.** Pflanzenphysiologie. 7. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Alemania. 708 p.
- Singh, A., Krause, P., Panda, S. and Flugel, W. 2010.** Rising water table: A threat to sustainable agriculture in an irrigated semi-arid region of Haryana, India. *Agricultural Water Management*. 97: 1443-1451.
- Solarte, M., Romero, H. y Melgarejo, L. 2010.** Caracterización ecofisiológica de la guayaba de la hoya del río Suárez. En: Morales, A.L. y Melgarejo L.M. (Eds.). Desarrollo de productos funcionales promisorios a partir de la guayaba (*Psidium guajava* L.) para el fortalecimiento de la cadena productiva. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. p25-96.
- Schwarz, D., Rouphael, Y., Colla, G. and Venema, J. 2010.** Grafting as a tool to improve tolerance of vegetables to abiotic stresses: Thermal stress, water stress and organic pollutants *Scientia Horticulturae*. 127: 162-171.
- Stolzy, L., Zentmyer, G., Klotz, L. and Labanauskas, C. 1967.** Oxygen diffusion, water and *Phytophthora cinnamomi* in root decay and nutrition of avocados. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science*. 90: 67-76.

- Ton, Y., Kopyt, M., Zachs, I. y Ben-Ner, Z. 2004.** Phytomonitoring technique for tuning irrigation of fruit trees. *Acta Horticulturae*. 646: 127-132.
- Türkan, I. and Demiral, T. 2009.** Recent developments in understanding salinity tolerance. *Environmental and Experimental Botany*. 67: 2-9.
- Vanden, J. and Goffinet, M. 2008.** The effects of flood initiation timing and water temperature during flooding on nonstructural carbohydrate concentration and anatomy of Cranberry. *Hort Science* 43. (2): 338-345.
- Villareal, A. 2014.** Evaluación fisiológica de plantas de uchuva (*Physalis peruviana* L.), en la respuesta al estrés por anegamiento e infección de *Fusarium oxysporum*. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Videmsek, U., Turisk, B. and Vodnik, D. 2006.** Root aerenchyma - formation and function. *Acta Agronomica Slovenica*. 87(2): 445-453.
- Wu, Q., Ying-Ning Zou, Y. y Huang, Y. 2013.** The arbuscular mycorrhizal fungus *Diversispora spurca* ameliorates effects of waterlogging on growth, root system architecture and antioxidant enzyme activities of citrus seedlings. *Fungal Ecology*. 6: 37-43.
- Wood, S., Sebastian, K. and Scherr, S. 2000.** Soil resource condition. En: Pilot analysis of global ecosystems: Agroecosystems. International Food Policy Research Institute and the World Resources Institute, Washington, D.C.
- Yetisir, H., Caliskan M., Soylu, S. and Sakar, M. 2006.** Some physiological and growth responses of watermelon [*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. and Nakai] grafted onto *Lagenaria siceraria* to flooding. *Environmental and Experimental Botany*. 58: 1-8.
- Zude-Sasse, M. and Schaffer, B. 2000.** Influence of soil depletion on iron uptake and reduction in mango (*Mangifera indica* L.) roots. *Proceedings of the Florida State Horticultural Society*. 113: 1-4