

ADAPTACIONES MORFOLOGICAS Y FISIOLÓGICAS EN PLANTAS DE
MAIZ SOMETIDAS A DEFICIENCIA DE OXIGENO EN EL SUELO *

Mauricio Antonio Lopes

Sidney Netto Parentoni

*Ricardo Magnavaca ***

RESUMEN

El maíz en el Brasil se cultiva normalmente en el verano, cuando lluvias intensas son comunes y la saturación o encharcamiento del perfil del suelo suele ocurrir. En condiciones de áreas bajo riego, después de la cosecha del arroz, el cultivo del maíz puede sufrir los efectos del encharcamiento por la elevación del nivel freático, por lluvias ocasionales y por la infiltración de

* Se agradece al Dr. Víctor Palma por la traducción del presente texto, de Portugués al Español, y a los Drs. Guillermo Hernández del PROCIANDINO y José Espinoza, del INIAP, por la revisión técnica del trabajo.

** Investigadores del Centro Nacional de Investigación en Maíz y Sorgo de la Empresa Brasileña de Investigación Agropecuaria (CNPMS/EMBRAPA), Rodovía MG 424, km 65, Casilla Postal 151, 35700, Sete Lagoas, MG, Brasil.

los canales de riego. En estas circunstancias, los cultivares que presentan tolerancia al "stress" de oxígeno tienen mayores posibilidades de resistir, minimizando los riesgos de pérdidas. El cultivo del maíz ha sido poco estudiado en estas circunstancias y las experiencias actuales muestran que, a pesar de importantes, los trabajos conducidos en el campo con el objetivo de evaluar tolerancia son de difícil ejecución dado que muchos factores no pueden ser controlados adecuadamente. Considerando la inmensa área del territorio brasileño potencialmente utilizable para el cultivo del maíz que está sujeta a deficiencias ocasionales de oxígeno, el Centro Nacional de Investigación de Maíz y Sorgo de la Empresa Brasileña de Investigación Agropecuaria (CNPMS/EMBRAPA), viene desarrollando trabajos para detectar, cuantificar y manipular adaptaciones morfológicas y fisiológicas en las plantas de maíz sometidas a deficiencia de oxígeno. El presente trabajo tiene por objetivo reunir informaciones básicas sobre sistemas de suelo bajo condiciones de ausencia de oxígeno (anoxia) y, además, estudiar la reacción de las plantas sometidas a esta condición.

INTRODUCCIÓN

El Programa de Aprovechamiento de Tierras Irrigables (PROVARZEAS) es un instrumento de política agrícola que tiene por objetivo viabilizar una superficie estimada en 28 millones de hectáreas de tierras fértiles y potencialmente utilizables en el Brasil.

En esta estrategia de aprovechamiento de estos recursos disponibles, cerca de 500.000 ha de tierras irrigables fueron identificadas en el Estado de Minas Gerais, (Frota *et al.*, 1982), muchas veces usadas en forma primitiva o simplemente desaprovechadas. El aprovechamiento racional de estas áreas viene siendo gradualmente incrementado, generando aumentos en los ingresos de los agricultores y promoviendo la expansión de la "frontera agrícola" dentro del área tradicional de explotación agropecuaria de las propiedades rurales.

Se considera como tierras irrigables a los suelos aluviales y/o hidromórficos, frecuentemente ricos en materia orgánica, fácilmente irrigables y de ferti-

lidad generalmente elevada por haber sido oriundas de deposición de materiales cargados por los ríos o por las lluvias. Estas áreas pueden ser temporalmente inundadas por los cursos de agua, muchas veces próximos, o encharcadas por exceso de lluvias, deficiencia de drenaje, elevación del nivel freático, infiltración de canales de irrigación, etc.

Con excepción del arroz, las plantas cultivadas son susceptibles al encharcamiento y unas especies son más sensibles que otras. La sensibilidad varía generalmente con la fase del ciclo vegetativo, con la duración del encharcamiento y con la presencia de factores provocados por la anaerobiosis, que influyen en el desarrollo de la planta (Silva, 1984).

Existe un amplio conocimiento general sobre la influencia del encharcamiento en numerosas especies cultivadas (Silva, 1984). Para el cultivo del maíz las informaciones, sin embargo, son escasas y no concluyentes. Esta especie podría ser utilizada en tierras irrigables después del arroz y de otros cultivos de verano para la producción de forraje y granos, o de choclo y forraje.

Las pruebas conducidas en el campo para la identificación de tolerancia a la deficiencia de oxígeno (O_2) en el suelo son necesarias, pero de difícil ejecución, dada que existen factores en la relación suelo-agua-clima-planta que no pueden ser cuantificados ni controlados adecuadamente. Pruebas de "screening" en condiciones artificialmente controladas han sido utilizadas como herramientas para obtener informaciones auxiliares al trabajo de mejoramiento genético de plantas bajo condiciones de "stress".

ALTERACIONES QUIMICAS EN SUELOS ENCHARCADOS

Cuando un suelo es inundado, sus reservas de O_2 se pueden reducir a cero en menos de un día. La tasa de difusión del O_2 atmosférico es 10.000 veces más lenta a través de cámaras líquidas o poros tomados por agua que a través del aire o poros tomados por aire. Los microorganismos anaeróbicos y aeróbicos facultativos se multiplican rápidamente y aceleran el proceso de descomposición de la materia orgánica usando componentes oxidados del suelo en lugar

de O₂ como receptores de electrones. Como resultado el suelo pasa de estado oxidado a estado reducido (Sánchez, 1981).

El gas carbónico (CO₂), por ser treinta veces más soluble que el O₂, tiene distribución uniforme en los suelos encharcados. La mayoría de las plantas cultivadas no toleran elevadas dosis de CO₂ y el límite de tolerancia varía con la especie y con el nivel de O₂ todavía presente en el suelo (Silva, 1984).

El potencial de óxido-reducción (Eh) es un parámetro útil para medir la intensidad de reducción del suelo y para identificar las reacciones predominantes que allí tienen lugar. Los nitratos se vuelven inestables a valores de Eh entre +400 y +300 mv y se denitrifican. Después de la pérdida de los nitratos, los microorganismos anaeróbicos, reducen los compuestos de Mn⁺⁴ a Mn⁺² a valores de Eh próximos a +200 mv. Con la disminución de Eh a cerca de +120 mv ocurre la reducción de Fe⁺³ a Fe⁺², siendo esta la más importante reacción de reducción en suelos encharcados, dado que los compuestos de hierro (Fe) generalmente son más abundantes en el suelo. Varios ácidos orgánicos como el pirúvico y el láctico son reducidos a alcoholes a valores de Eh próximos a +180 mv. Los iones sulfato (SO₄⁻²) son reducidos a SO₃⁻² y S⁻² a aproximadamente a 150 mv. Otras reacciones de reducción ocurren en suelos más intensamente reducidos, pero a valores de Eh que no se encuentran ni siquiera en los suelos cultivados en arroz inundado (Ponnamperuma 1965, 1972 y Sánchez, 1981).

Woodruff et al. (1984) al estudiar diferentes niveles de la capá freática en experimentos de subirrigación de maíz, concluyeron que la denitrificación por procesos microbianos redujo la absorción de nitrógeno (N) 48 horas después del encharcamiento del suelo. En un trabajo semejante, Sing y Ghyldyal (1980), determinaron que la absorción de N y potasio (K) se redujo drásticamente 72 horas después del inicio del tratamiento encharcado debido a la reducción de nitratos y de la absorción y translocación deficiente de K en condiciones de anaerobiosis.

La más importante alteración química en suelos encharcados es la reducción de Fe acompañada de un aumento en su solubilidad (Sánchez, 1981). De

5 a 50% de los óxidos de Fe presentes en el suelo pueden ser reducidos en pocas semanas de sumergimiento, dependiendo de la temperatura, de la cantidad de materia orgánica y del grado de cristalización de estos óxidos (Ponnamperuma, 1972). Una concentración alta de Fe puede remover considerables cantidades de iones NH_4^+ de los lugares de intercambio catiónico y generar significativas pérdidas por lixiviación (Patrick e Mahapatra, 1968).

No se conocen evidencias de toxicidad de manganeso (Mn) en condiciones de inundación y para el cultivo del arroz se ha determinado que la liberación de Mn^{+2} con anaerobiosis no es suficiente para provocar situaciones de toxicidad (Sánchez, 1981).

El azufre (S) es uno de los elementos más abundantes en la naturaleza y a lo largo del tiempo ha sido reconocido como esencial en el desarrollo de vegetales y animales (Brady, 1979). A niveles muy intensos de reducción, los iones SO_4^{-2} , forma absorbida por los vegetales, son reducidos a SO_2^{-3} y S^{-2} por bacterias de los géneros Desulfovibrio y Desulfomaculum (Brady, 1979 y Sánchez, 1981). En suelos ácidos, después del encharcamiento, ocurre inicialmente un aumento de SO_4^{-2} en la solución del suelo debido a la liberación del anión absorbido, seguido de una lenta disminución (Harward y Reisenauer, 1966 y Sánchez, 1981). En suelos neutros o alcalinos la concentración de SO_4^{-2} se puede reducir a cero en seis semanas de anaerobiosis (Ponnamperuma, 1972). La aplicación de cal acelera considerablemente la reducción del SO_4^{-2} (Nhung y Ponnamperuma, 1966).

La concentración de fósforo (P) en la solución del suelo aumenta con la anaerobiosis. Esto ocurre debido a la reducción de fosfatos férricos a formas más solubles de fosfatos de hierro. La hidrólisis de fosfatos de Fe y Al en suelos ácidos por la elevación del pH que produce liberación del fósforo fijado, disolución de las capas oxidadas que rodean las partículas de fosfatos, aumento de la mineralización del P orgánico debido al aumento del pH en suelos ácidos, aumento de la solubilidad de la apatita en suelos calcáreos y mejor difusión de iones H_2PO_4^- en un volumen mayor de solución del suelo (Sánchez, 1981; Ponnamperuma, 1972; Turner y Gilliam, 1976).

Las formas de boro (B), cobre (Cu), molibdeno (Mo) y zinc (Zn) presentes en el suelo probablemente no están involucradas en las reacciones de oxi-reducción, pero su movilidad puede ser afectada de alguna forma por el encharcamiento. La reducción de hidróxidos de Fe y Mn y la producción de complejos orgánicos pueden aumentar la solubilidad del cobalto (Co), Cu y Zn. El aumento de pH en los suelos ácidos y la formación de sulfitos pueden disminuir su solubilidad (Mitchell, 1964; Adams y Honeyset, 1964; Jenne, 1968; IRRI, 1970, citados por Ponnamperuma, 1972).

Independientemente del pH original, la mayoría de los suelos alcanza un PH de 6.5 a 7.2 al mes de la inundación y permanecen a ese nivel hasta que se produzca el drenaje. El efecto general de la sumersión es el aumento del pH en suelos ácidos y su disminución en suelos alcalinos. El pH en suelos ácidos aumentará debido a la liberación de iones OH^- cuando el $\text{Fe}_3(\text{OH})$ y compuestos similares se reducen a $\text{Fe}_2(\text{OH})$ o $\text{Fe}_3(\text{OH})_8$. El pH de los suelos alcalinos disminuye a cerca de 7.0 debido al aumento de la presión parcial de CO_2 que resulta en la liberación de iones H^+ (Sánchez, 1981).

Los ciclos de inundación y drenaje provocan sensibles pérdidas de N. Inmediatamente después del encharcamiento los nitratos desaparecen y aumenta el contenido de NH_4^+ . Cuando el suelo se seca, una porción de los iones NH_4 se nitrifica. En la próxima inundación estos iones se pierden por denitrificación y lixiviación (Sánchez, 1981; Ponnamperuma, 1982).

Todas las reacciones de reducción se revierten cuando el suelo inundado es drenado. El nivel de pH vuelve al normal y la velocidad de reoxidación dependerá de la velocidad de pérdida de agua en el perfil. En los suelos arcillosos y compactados el proceso puede durar varios meses, pero, en los suelos bien agregados la reoxidación empieza pocos días después del drenaje (Sánchez, 1981).

ALTERACIONES FISICAS EN SUELOS ENCHARCADOS

Cuando un suelo seco se inunda repentina y completamente, los agregados estructurales se saturan con agua. El aire se comprime en los microporos con el avance del agua hasta que pequeñas "explosiones" ocurren dando lugar a la ruptura de los agregados mayores (Yoder, 1936, citado por Sánchez, 1981).

La fase gaseosa del suelo es importante para los cultivos dado que a través de ella se transporta N_2 , O_2 y CO_2 (Millar, 1978). La difusividad del suelo se reduce drásticamente y puede ser nula a bajos valores de porosidad libre, cuando los poros sin agua no forman una fase continua (Cruciani, 1983).

Un índice de aireación muy empleado es la Tasa de Difusión de Oxígeno (TDO) (Sing Ghydyal, 1980; Letey y Stolzy, 1964; Stolzy y Letey, 1964 y Birke et al., 1964). Para la mayoría de las plantas, cuando la TDO es menor que 20×10^{-8} (gramos de $O_2/cm^2/min$) el crecimiento de las raíces se paraliza. Para un crecimiento adecuado es necesaria una TDO de aproximadamente 40×10^{-8} (Millar, 1978). Sing Ghydyal (1980), al estudiar al maíz, determinaron que antes del encharcamiento, la TDO era 83×10^{-8} , después de cuatro horas era de 50×10^{-8} y después de 32 horas era solamente 32×10^{-8} . Los mismos investigadores concluyeron que la conductividad eléctrica tuvo un aumento proporcional a la duración del encharcamiento debido a la reducción de diversos compuestos y de la acción solubilizadora del CO_2 que aumenta la concentración iónica en la solución del suelo.

La temperatura de los suelos encharcados tiende a ser más estable y con menos oscilación que en suelos secos (Silva, 1984). Los suelos excesivamente húmedos, sin embargo, son fríos debido al consumo de calor en el proceso de evaporación y del elevado calor específico del sistema (Cruciani, 1983). La absorción de calor en suelos secos es mayor y exige mitad del calor necesario para elevar en $1^\circ C$ su temperatura, en comparación con un suelo que tenga un contenido de humedad de 20% (Silva, 1984).

La estabilidad de los agregados generalmente disminuye con la inundación debido a la hidratación, expansión y mayor solubilidad de los agentes aglutina-

dores. Kawaguchi *et al.* (1965), Kawaguchi y Kita (1957) y Ahmad (1964), citados por Sánchez (1981), afirmaron que la inundación disminuye gradualmente la estabilidad de los agregados debido a la descomposición de la materia orgánica y reducción de los óxidos de Fe y Mn a formas solubles. Con el secado y reoxidación, la estabilidad de los agregados aumenta debido a la precipitación de los compuestos de Fe y de Mn causando de esta manera revestimientos alrededor de las partículas de arcilla.

REACCION DE LAS PLANTAS A LA CONDICION DE ENCHARCAMIENTO DEL SUELO

De acuerdo con Rizzini (1976), las mesofitas son plantas que crecen en ambientes en los que el agua no se constituye un factor limitante ni tampoco existe en exceso. El mismo autor afirma que a pesar de esta evidencia, existen en la naturaleza diversos niveles, forma y grados de adaptación estructural debidos a habitats intermedios. La organización de las hidrofitas contrasta violentamente con la de las heliofitas (xerofitas y mesofitas). Entre los dos extremos; con carácter más o menos intermedio, se localizan las mesofitas clásicas, que presentan lagunosidad moderada, pero que en un medio bastante húmedo llegan a parecerse a las primeras.

Formación de Aerenquima: Aerenquima fue denominada por Esau (1976) como parenquima caracterizado por espacios intercelulares amplios, de origen esquizógena (por la separación de la pared celular a lo largo de la lamela media), lisígena (por la disolución de las células) o rexígena (por la separación de las células).

El arroz es uno de los pocos cultivos capaz de crecer bajo inundación, debido a la habilidad de oxidar su propia rizosfera. El O_2 se difunde de las hojas hacia las raíces y este mecanismo satisface las necesidades respiratorias de las células radiculares, además que posibilita la secreción de O_2 y compuestos oxidados (Alberta, 1953; Ponnmanperuma, 1965; Luxmoore y Stolzy, 1972 y Sánchez, 1981).

Jackson (1985) afirma que en las mesofitas como maíz, trigo, cebada, avena, salvado y girasol, la presencia de aerenquima es mínima en condiciones de buena aireación en el suelo, pero su formación es promovida en condiciones de aireación deficiente.

Kawase (1981), en extensa revisión sobre el asunto, determinó que existían claras evidencias de que las plantas tolerantes al encharcamiento tienen un sistema de transporte de O_2 para el sistema radicular bastante más desarrollado que las plantas no tolerantes.

Das y Jat (1977) al trabajar con cuatro cultivares de maíz y Jat et al. (1975), al trabajar con otros seis cultivares, determinaron una significativa porosidad de raíz en condiciones de encharcamiento por el método del picnómetro descrito por Jensen et al. (1969).

Sing y Ghadyal (1980), evaluaron la respuesta de cultivares de maíz a la condición de encharcamiento intermitente (48 y 72 horas). Hubo variación entre los cultivares de 9.8 a 12.5% de aerenquima en prefloración, y 9.9 a 13.0% en floración. En las parcelas de control, los resultados variaron de 7.2 a 7.5%. Los autores afirman que el desarrollo de técnicas de "screening" para evaluación de tolerancia a "stress" de O_2 , puede ser una forma importante de seleccionar germoplasma tolerante a la anaerobiosis temporal.

Luxmoore et al. (1970), al evaluar la respuesta del maíz y del arroz al "stress" de O_2 , determinaron un aumento lineal de la porosidad de la raíz de la extremidad hasta cerca de 6 cm. Con más de 6 cm la porosidad se mantiene constante para el maíz (alrededor del 10%) y más variable para el arroz (alrededor del 35%).

Drew et al. (1978), al evaluar un cultivar de maíz en solución nutritiva con "stress" de oxígeno, determinaron aerenquima desarrollado más allá de 4 cm de la extremidad de la raíz. Más allá de 8 - 10 cm se observó el colapso del tejido cortical, en el cual solamente 20% del tejido presentaba células consistentes e intactas.

Las plantas cultivadas pueden tener adaptaciones morfológicas y fisiológicas a la anaerobiosis, pero estos procesos son limitados, y muchas especies mesofitas dependen grandemente de su plasticidad y adaptabilidad a la condición encharcada. La selección y el mejoramiento de plantas para soportar "stress" de O_2 es un medio de sacar provecho de la variabilidad de estas especies, pero es preciso tener en mente que las adaptaciones posibles de aprovechamiento son recursos temporales o limitados, pues las mesofitas generalmente perecen en condiciones de encharcamiento muy prolongadas.

Capacidad oxidativa del sistema radicular: El perfil de un suelo completamente inundado no está totalmente reducido. Existen varias zonas oxidadas como la capa superficial (1 a 10 mm de espesor) en razón del equilibrio entre el oxígeno del aire y el oxígeno disuelto en el agua. Aún en las capas inferiores reducidas, las raíces activas permanecen oxidadas debido a la exudación de compuestos oxidados, lo que puede ser observado por la presencia de compuestos férricos amarillentos y precipitados en algunas partes de la superficie radicular (Sánchez, 1981).

Mitsui et al. (1961) propusieron la existencia de excreciones enzimáticas en raíces de arroz, que produjeron H_2O_2 que sería degradado por la catalasa liberando O_2 .

Armstrong (1967) determinó una actividad oxidante en la raíz de arroz 9 veces mayor de la que podría ser explicada por la difusión de oxígeno de la parte aérea. El autor concluyó que la actividad enzimática era responsable por el fenómeno.

El poder de oxidación del compuesto α -naphthylamina en raíces de arroz está correlacionado a la tasa respiratoria de estas raíces, y muy usado en el Japón para verificar la actividad metabólica de la raíz (Yamada, 1961). La α -naphthylamina sería oxidada por la peroxidasa en la presencia de H_2O_2 , pero no sería afectada por el O_2 molecular. La reacción mediría la capacidad del tejido de producir H_2O_2 que estaría directamente relacionada a la habilidad oxidativa de la raíz.

Sánchez (1981) citando a Yoshida (1967), presenta resultados de α -naphthylamina oxidada por gramo de raíz de plantas inundadas por dos días. Para el arroz, los valores oscilaron entre 15 y 30 mg/g de raíz seca. Para el trigo, 4.9; para el sorgo, 4.0; y, para el maíz, 1.4. El autor sugiere que los resultados explican por que el sorgo tolera mejor la inundación que el maíz.

Compuestos rojizos de óxidos de Fe se encuentran en la parte mediana de las raíces de diversas plantas que crecen en locales inundados (Yoshida, 1978). Se supone que esta capa esté formada por óxidos e hidróxidos de Fe y Mn.

Ando et al. (1983), afirman que el cultivar de arroz IR 36 cultivado a 25° C, presentó cerca de nueve veces más O_2 difuso en relación al que se podría detectar por oxidación de α -naphthylamina. Los resultados son exactamente contrarios a los determinados por Armstrong (1967), anteriormente citados. Esto indica que sería peligroso generalizar resultados de una especie o de ambientes diversos.

Jensen et al. (1967) afirman que la eficiencia de transporte de O_2 de la parte aérea para la raíz del arroz es cuatro veces mayor que en el maíz y que existe alta correlación entre este coeficiente y la porosidad promedio de la raíz. Para el maíz, la porosidad promedio fue 9.46% y para el arroz 36.3%. Ando et al. (1983) afirman que el O_2 transportado a través de la planta hasta la raíz es la mayor fuente de O_2 molecular para la planta y que esta fuente está relacionada con la oxidación de α -naphthylamina.

Producción de Etileno: La formación de etileno en condiciones de encharcamiento en el suelo es un hecho de gran interés, dado que este gas es un regulador del crecimiento normalmente producido por la planta en respuesta a una condición de "stress", y puede inducir alteraciones biológicas considerables, aún en bajas concentraciones (Smith y Robertson, 1971; Linch, 1975; Liebelman, 1979; Brandford y Yang, 1981; Christiansen y Lewis, 1982; y, Jackson, 1985).

El etileno ha sido considerado un importante mediador entre el establecimiento de la condición de "stress" de O_2 y la aparición de alteraciones como

el marchitamiento de las hojas, formación de aerenquima, aparecimiento de raíces adventicias y senescencia de hojas (Bradford y Yang, 1981).

Smith y Russell (1969) determinaron concentraciones excesivas de etileno en las plantas bajo anaerobiosis que presentaron una serie de daños. Smith y Dowell (1974) encontraron concentraciones encima de 10 ppm de etileno en las plantas cultivadas en campos encharcados. Russell (1977) citado por Christiansen y Lewis (1982) afirma que presiones de O_2 al nivel de 0.01 bar limitan la producción de etileno.

Bradford y Yang (1981) afirman que la anaerobiosis funciona como estímulo para la síntesis del compuesto ACC, precursor del etileno. Este compuesto es conducido de la raíz a la parte aérea y allí convertido en etileno en condición de aerobiosis.

Jackson (1985) comenta que los estímulos para la formación de aerenquima y raíces adventicias en diversas especies, cuando están sometidas a encharcamiento, parece que se deben al etileno.

Konings (1982) concluyó que la aplicación de nitrato de plata en cantidades no tóxicas para las plantas interfiere en la actividad del etileno e inhibe la formación de aerenquima en condiciones de anoxia. El mismo autor afirma que la formación de aerenquima se retarda cuando decrece la biosíntesis del etileno con la aplicación de clorato de cobalto o ácido aminooxiacético (AOA).

Según Koning y Dewolf (1984), el ácido abscísico es un inhibidor natural de la síntesis del etileno en raíces de maíz y también puede causar depresión en la formación de etileno.

Otras reacciones a las condiciones de anaerobiosis: La condición de "stress" de O_2 tiene un efecto drástico en la síntesis protéica de las especies mesofitas con represión de la síntesis de decenas de polipeptidos y la producción de otros llamados polipeptidos anaeróbicos (ANP's), (Chow, 1984). Scandalios (1969) afirmó que la dehidrogenasa de alcohol era el más importante ANP's en maíz.

Van toai (1985) afirma que las enzimas descarboxilasa piruvato y la dehidrogenasa de alcohol (AOH) producen energía en condiciones de "stress" de O_2 , pero también provocan la formación de acetaldeido y etanol que son tóxicos a los tejidos vegetales.

Chow (1984) estudió veinte genotipos de maíz en condiciones controladas, con el objetivo de establecer relaciones entre producción de AOH y tolerancia al exceso de agua. Los resultados indican que la actividad de AOH puede ser un importante recurso para discriminar genotipos tolerantes al encharcamiento, y que el aumento de la actividad de AOH en raíces primarias de maíz, durante la baja presencia de O_2 , es una reacción adaptativa a esta condición.

Healy y Armstrong (1972), al trabajar con Pisum sativum en gel de agar anaeróbico, determinaron que la profundidad de penetración de las raíces es función del balance entre la demanda respiratoria y la difusión de O_2 a lo largo de la corteza de la raíz.

Stolzy et al. (1963) afirma que en el verano, plantas de cítricos soportaban menores cantidades de O_2 en el suelo, lo que sugiere que la mayor actividad fotosintética produciría más O_2 en la parte aérea para el transporte al sistema radicular.

La capacidad del maíz de desarrollar rápidamente raíces adventicias en la base del cuello y la consecuente hipertrofia de esta región cuando está sujeta a stress de O_2 , es considerada una reacción importante de tolerancia a esta condición (Kuznetsova, 1981).

Scott y Russell (1977) y Scharavendijk y Van Andel (1985) consideran que la respuesta a la condición de encharcamiento es semejante a la respuesta a la sequía y citan que en suelos saturados la absorción del agua disminuye por la reducción de la permeabilidad de las raíces.

Christiansen y Lewis (1982) afirman que en condición de encharcamiento ocurre una disminución en la producción de las sustancias de la raíz que abastecen a la parte aérea o se producen allí sustancias que afectan la parte aérea.

de forma anormal, o que aún pueden acumularse en la raíz sustancias normalmente producidas para la exportación a la parte aérea.

BIBLIOGRAFIA

1. AHMAD, N. 1963. *The effect of evolution of gases and reducing conditions in a submerged soil and its subsequent physical status.* Trop. Agr. 40:205-209.
2. ALBERTA, T. 1953. *Growth and root development of lowland rice and its relation to oxygen supply.* Plant and Soil. 5:1-28.
3. ANDO, T.; YOSHIDA, S. and NISHIYAMA, J. 1983. *Nature of oxidizing power of rice roots.* Plant and Soil, 72:57-71.
4. ARMSTRONG, W. 1967. *The oxidising activity of roots in waterlogged soils.* Physiol. Plant. 20:920-926.
5. BERTRAND, A.R. and KOHNKE, H. 1957. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 21:135-140.
6. BRADFORD, K.J. and YANG, S.F. 1981. *Physiological responses of plants to waterlogging.* Hort Science 16(1):3-8.
7. BRADY, N.C. 1979. *Natureza e propriedade dos solos.* 5ª edicao. Livraria Freitas Bastos S.A.
8. CHOW, K.H. 1984. *Alcohol dehydrogenase synthesis and waterlogging tolerance in maize.* Trop. Agr. 61(4):302-304.
9. CHRISTIANSEN, M.N. and LEWIS, C.F. 1982. *Breeding Plants For Less Favorable Environments.* John Wiley & Sons, Inc.
10. CRUCIANI, D.E. 1985. *A Drenagem na Agricultura.* Nobel. 3ª edicao.

11. DAS, K.K. and JAT, R.L. 1977. Influence of three soil - water regimes on root porosity and growth of four rice varieties. *Agron. J.*, 69(2):197-200.
12. DREW, M.C.; CHAMEL, A.; GARREC, J.D. and FOURCY, A. 1981. The effect on ion uptake of cortical air spaces in roots of maize subjected to oxygen stress. Annual report 1978. IN: *Crop Physiology Abstracts*. 7(1):48-49.
13. ESAU, K. *Anatomia das Plants com Sementes; traducao: Berta Lange de Morretes. Sao Paulo, Edgard Blücher, 1976.*
14. FROTA, A.B.; CUNHA, A.S.; FRANCIS, D.G. e FILHO, F.M. 1982. Determinantes da produtividade média da terra na cultura de arroz de várzea na região de Muriaé, Minas Gerais. *Revista Ceres* 29(164): 345-351, 1982.
15. HELAY, M.T. and ARMSTRONG, W. 1972. The effectiveness of internal oxygen transport in a mesophyte (*Pisum sativum* L.). *Planta* 103: 302-309.
16. JACKSON, M.B. 1985. Ethylene and responses of plants to soil waterlogging and submergence. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 36: 145-174.
17. JAT, R.L.; DRAVID, M.S.; DAS, D.K. and GOSWAMI, N.N. 1975. Effect of flooding and high soil water conditions on root porosity and growth of maize. *J. Indian Soc. Soil Sci.* 23: 291-297.
18. JENSEN, R.C.; STOLZY, H.L. and LETEY, J. 1967. Tracer studies of oxygen diffusion through roots of barley, corn and rice. *Soil Sci.* 103:23-29.
19. JENSEN, C.R. *et al.* 1969. Root air space measurements by a pycnometer method. *Agron. J.* 61(3):474-475.

20. KAWAGUCHI, K., KITA, K. and KIUMA, K. 1956. A soil core sampler for paddy soils and some physical properties of the soil under waterlogged conditions. *Soil Plant Food*. 2:92-95.
21. KAWAGUCHI, K. and KITA, K. 1957. Mechanical and chemical constituents of water-stable aggregates of paddy soils in relationship to aggregate size. *Soil Plant Food*. 3:22-28.
22. KAWASE, M. 1981. Anatomical and morphological adaptation of plants waterlogging. *HortScience* 16(1):8-12.
23. KONINGS, H. 1982. Ethylene-promoted formation of aerenchyma in seedling root of *Zea mays* L. under aerated and non-aerated conditions *Physiol. Plant*. 54:119-124.
24. KONINGS, H. and de WOLF, A. 1984. Promotion and inhibition by plant growth regulators of aerenchyma formation in seedling root of *Zea mayz*. *Physiol. Plant*. 60:309-314.
25. KUZNETSOVA, G.A., KUZNETSOVA, M.G. and GRINEVA, G.M. 1981. Characteristics of water exchange and anatomical-morphological structure in corn plants under conditions of flooding. *Fiziologia Rasteneii*, 28(2):340-348, 1981.
26. LETEY, J. and STOLZY, L.H. Measurement of oxygen diffusion rates with the platinum microelectrode. I. Theory and equipment. *Hilgardia* 35:545-554, 1964.
27. LIEBELMAN, M. 1979. Biosynthesis and action of ethylene. *Annu. Rev. Plant Physiol*. 30:533-591.
28. LYNCH, J.M. 1975. *Nature*. 256:576-577.
29. LUXMOORE, R.J., STOLZY, L.H. and LETEY, J. 1970. Oxygen diffusion in the soil-plant system. I. A. *Model Agron. J*. 62:317-322.

30. LUXMOORE, J.R. and STOLZY, L.H. 1972. Oxygen diffusion in the soil-plant system. VI A synopsis with commentary. *Agron J.* 64:725-729.
31. MAGNAVACA, R. 1982. Genetic variability and the inheritance of aluminum tolerance in maize (*Zea mays*) L.) Tese de Ph.D. Lincoln, Nebraska, julho de 1982.
32. MILLAR, A.A. 1978. *Drenagem de Terras Agrícolas: Bases Agronomicas.* McGraw. Hill.
33. MITSUI, S.J., KUMAZAWA, K. and HORIGUCHI, T. 1961. Dynamic studies on the nutrient uptake by crop plants. *J. Sci. Soil. Manure Jpn.* 32:455-460.
34. NHUNG, M.T. e PONNAMPERUMA, F.N. 1966. Effect of calcium carbonate, manganese dioxide and ferric hidroxide on chemical and eletrochemical changes and the growth of rice on floded acid sulphate soil. *Soil. Sci.* 102:29-41.
35. PATRICK, W.H. JR. and MAHAPATRA, I.C. 1968. Transformation and availability to rice of nitrogen and phosphorus in waterlogged soils. *Adv. Agron.* 20:323-359.
36. PONNAMPERUMA, F.N. 1965. *The Mineral Nutrition of the Rice Plant.* John Hopkins Press, Baltimore. Maryland.
37. PONNAMPERUMA, F.N. 1972. The chemistry of submerged soils. *Advances in Agronomy* 24:29-96.
38. RIZZINI, C.T. 1976. *Tratado de Fitogeografia do Brasil.* Sao Paulo. HUCITEC Ed. da Universidade de Sao Paulo.
39. RUSSELL, R.S. 1977. *Plant Root Systems: Their Function and Interaction With the Soil.* McGraw-Hill, New York. pp.90-112.

40. SANCHEZ, A.P. 1981. *Suelos del Trópico: Características y Manejo*, Primera edición. San José de Costa Rica. IICA-1981.
41. SCANDALIOS, J.G. 1969. Alcohol dehidrogenase in maize: Genetic basis for isozymes. *Science*, 166:623.
42. SCHARAVENDIJK, H.W.V. and ANDEL, O.M.V. 1985. Interdependence of growth water relations and abscisic acid level in Phaseolus vulgaris during waterlogging. *Physiol. Plant.* 63:215-220.
43. SILVA, A.R. da. 1984. Tolerancia ao encharcamento. Trabalho apresentado no 1º Simposio sobre Alternativas ao Sistema Tradicional de Utilizacao das Várzeas do Estado do Rio Grande do Sul. 1984.
44. SINGH, R. e GHILDYAL, B.P. Soil submergence effects on nutrient uptake, growth and yield of live corn cultivars. *Agronomy Journal*, 72(5): 737-741. 1980.
45. SMITH, K.A. and RUSSELL, R.S. 1969. Occurrence of ethylene, and its significance in anaerobic soil. *Nature* 222-769-771.
46. SMITH, K.A. and ROBERTSON, P.D. 1971. *Nature* 234:148-149.
47. SMITH, K.A. and DOWDELL, R.J. 1974. Field studies of the soil atmosphere. I. Relationship between ethylene, oxygen, soil moisture content, and temperature. *J. Soil Sci.* 25:217-230.
48. VAN TOAI, T.T., FAUSEY, N.R. and McDONALD, M.B. 1985. Alcohol dehydrogenase and pyruvate decarboxilase activities in flood tolerant and susceptible corn seeds during flooding. *Agron. J.* 77:753-757.
49. STOLZY, L.H. and LETEY, J. 1964. Characterizing soil oxygen conditions with a platinum microelectrode. *Advances in Agronomy*, 16:249-279.

50. WOODRUFF, J.R., LIGON, J.T. e SMITH, B.R. 1984. Water table depth interaction with nitrogen rates on subirrigated corn. *Agronomy Journal*. 76(3): 280-283.
51. YAMADA, N., OTA, U. and NAKAMURA, H. Diagnosis of root activity of rice plants by α - naphthylamine assay. *Agriculture and Horticulture (Tokio)* 36:1983-1985. 1061.
52. YODER, R.E. 1936. A direct method of aggregate analysis of soil and a study of the physical nature of soil erosion losses. *J. Amer. Soc. Agr.* 20:337-351.
53. YOSHIDA, S. 1967. Some problems of iron nutrition in higher plants. Unpublished seminar presented at the. Soils Department, College of Agriculture, University of Philippines; March, 15, 7p.
54. YOSHIDA, S. and TADANO, T. 1978. Adaptation of plants to Submerged Soils. IN: *Crop Tolerance to Suboptimal Land Conditions*. ASA, CSSA, SSSA, USA.