

EFECTO DEL ANEGAMIENTO EN EL ESTATUS HÍDRICO E INTERCAMBIO GASEOSO Y BIOMASA DEL PALTO (*Persea americana* Mill.).

P. Gil^{1,2*}, B. Schaffer³, S. M. Gutiérrez³ y C. Li³.

¹Departamento de Fruticultura y Enología. Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal. Pontificia Universidad Católica de Chile. Casilla 306-22. Santiago, Chile.

²Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA), Chorrillos 86, La Cruz. Chile.

³Tropical Research and Education Center, University of Florida, 18905 S.W. 280 Street Homestead, Florida, USA

El palto es una especie muy sensible al anegamiento. Una respuesta fisiológica temprana ante suelos inundados es la reducción de la conductancia estomática, lo que limita la transpiración. El objetivo de este estudio es determinar el efecto del anegamiento sobre la respuesta hídrica, intercambio gaseoso y biomasa del palto, además de relacionar la conductancia estomática y potencial hídrico xilemático al momento de cierre estomático en respuesta al anegamiento. El ensayo se realizó en Homestead, Florida, Estados Unidos, durante agosto de 2006. Se evaluaron paltos de 1 año cv. Beta y Hass, injertados sobre patrón Waldin de semilla, inundados continuamente por 11 días o bien mantenidos bajo condiciones normales de riego (control). La asimilación de CO₂ (A), conductancia estomática (gs), transpiración (T) y potencial hídrico xilemático (PHX) fueron medidos cada 2 días durante el periodo de anegamiento y periódicamente luego de terminado el tratamiento de inundación. Durante este periodo se realizaron impresiones estomáticas, relacionándose la proporción de estomas cerrados con gs y PHX. Se determinó una significativa reducción de A, gs y T, luego de 9 días de anegamiento, mientras que el PHX se redujo significativamente luego de 14 días de comenzado el tratamiento. Los paltos Beta mostraron mayor susceptibilidad al anegamiento y tuvieron mayor pérdida de biomasa foliar y radical comparado con Hass. Por su parte se observó que el cierre estomático como resultado del anegamiento ocurre cuando gs es menor de 50 mmol m⁻² s⁻¹. No se observó correlación ente PHX y porcentaje de estomas cerrados bajo condiciones de asfixia.

Palabras claves: asfixia radical, inundación, cierre estomático, fotosíntesis, biomasa.

EFFECT OF WATERLOGGING ON PLANT WATER STATUS, LEAF GAS EXCHANGE AND BIOMASS OF AVOCADO (*Persea americana* Mill)

P. Gil^{1,2*}, B. Schaffer³, S. M. Gutiérrez³ and C. Li³.

¹Departamento de Fruticultura y Enología. Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal. Pontificia Universidad Católica de Chile. Casilla 306-22. Santiago, Chile.

²Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA), Chorrillos 86, La Cruz. Chile.

³Tropical Research and Education Center, University of Florida, 18905 S.W. 280 Street Homestead, Florida, USA

Avocado trees are highly sensitive to soil waterlogging. An early physiological response of avocado trees to soil waterlogging is reduced stomatal conductance which limits transpiration. The objective of this study was to determine the effect of waterlogging on plant water relations, leaf gas exchange, and biomass of avocado and to relate stomatal conductance and stem water potential to stomatal closure in response to soil waterlogging. In August, 2006 in Homestead, Florida, USA, one-year-old 'Beta' and 'Hass' avocado trees, grafted onto Waldin seedling rootstocks were either continuously flooded for 11 days or not flooded (control plants). Net CO₂ assimilation (A), stomatal conductance (gs), transpiration (T) and stem water potential (SWP) were measured every two days during the waterlogging period and periodically for 21 days after such period. During that period, stomatal impressions were made for plants in each treatment, while stomatal closure was related to leaf gas exchange and SWP. There was a significant reduction in A, gs and T after 9 days of waterlogging, whereas SWP was significantly reduced 14 days after waterlogging was initiated. 'Beta' plants were more susceptible to waterlogging and had less leaf and root biomass at the end of the study period than 'Hass'. Stomatal closure as a result of waterlogging occurred when gs values decreased to 50 mmol m⁻² s⁻¹. However, there was no correlation between SWP and the percentage of stomatal closure under waterlogging conditions.

Key words: root asphyxiation, flooding, stomatal closure, net photosynthesis, biomass.

1. Introducción.

El desarrollo del cultivo del palto en Chile ha provocado que las zonas de producción se sitúen desde la IV a la VI región, y en una gran proporción en laderas de cerro, en busca de sectores con condiciones climáticas benignas, que signifiquen producciones tempranas y libres de heladas. Por esta razón, el palto se cultiva hoy en día en suelos cada vez más limitantes, lo que junto a problemas en el manejo y diseño de sistemas de riego, ha aumentado el decaimiento por asfixia radical de zonas cultivadas en la mayoría de los huertos, y por tanto manifestándose problemas de desarrollo o productivos, principalmente a partir del cuarto año de desarrollo del huerto.

El O₂ difunde cerca de 10.000 veces más lento en agua que en aire. Por lo tanto, en suelos pobremente aireados o inundados, el principal factor que cause daño en raíces es la falta de O₂ para una respiración radical normal (Drew, 1997; Kramer and Boyer, 1995). La falta de O₂ en el suelo se denomina anoxia, mientras que bajas concentraciones de O₂ se denominan hipoxia (Drew, 1997). Como resultado de una hipoxia o anoxia de suelo, ocurre un cambio de respiración desde aeróbica anaeróbica en las raíces. Esto causa una reducción en la producción de ATP lo que lleva a una reducción de la energía necesaria para un normal metabolismo en las plantas. Durante la respiración radical anaeróbica, se acumulan compuestos potencialmente tóxicos en las plantas como son etanol, ácido láctico, acetaldehído y compuestos cianogénicos. Finalmente una acidosis citosólica puede darse en las células, debido a la acumulación de ácido láctico en el citoplasma, lo que finalmente lleva a una muerte celular.. (Koslowski, 1997, Liao y Lin, 2001, Jackson, 2002). Otros cambios fisiológicos en las plantas que son resultado de la asfixia radical incluyen una acumulación del precursor de etileno ACC (carboxilic 1-Aminociclopropano-acid) (Bradford and Yang, 1980), una reducción de la síntesis de citoquininas y giberelinas en las raíces (Kramer and Boyer, 1995) y un aumento de la concentración de ácido abscísico en hojas lo que implica un cierre estomático (Kramer and Boyer, 1995, Else et al., 1995). Por último, la hipoxia o anoxia del suelo puede dar origen a un daño en el tejido radical, inhibición del crecimiento vegetativo y reproductivo, cambios en la anatomía de la planta, senescencia prematura y mortalidad. (Drew, 1997; Kozlowski, 1997). Entre las especies frutales, el palto es considerado entre las especies más susceptibles a la falta de aireación en el suelo (Schaffer et al., 1992).

En plantas de palto, se ha observado que la asfixia radical provoca un retraso en el crecimiento de primavera de brotes, una reducción en los frutos cosechados (40%), reducción en la acumulación de biomasa, pérdida de follaje y mortalidad de árboles. Cuando la asfixia radical ocurre en periodos críticos de desarrollo del fruto, pueden desarrollarse desórdenes reproductivos tales como aborto de órganos (flores y frutos), anillado de pedúnculo, elongación del fruto y disminución de la vida de postcosecha (Whiley et al., 1996; Whiley and Schaffer, 1994; Zamet, 1997; Schaffer, 1998; Hofman et al. 2002). Valoras *et al.* (1964) observaron que las raíces del palto cesan su crecimiento cuando las tasas de difusión de oxígeno (ODR) en el suelo son menores de 0.20 µg cm⁻² min⁻¹. Stolzy *et al.* (1967) por su parte, encontraron que paltos 'Mexicola' cultivados en suelos con un ODR menor que 0.17 µg cm⁻² min⁻¹ presentan entre un 44 y un 100% de sus raíces dañadas.

Entre las respuestas fisiológicas tempranas de palto ante estrés por anegamiento (o por bajo contenido de O₂ en el suelo) se encuentran la reducción del intercambio gaseoso por las hojas, incluyendo conductancia estomática (gs), transpiración (T) y asimilación neta de CO₂ (fotosíntesis neta, A) (Ploetz and Schaffer, 1987, 1992; Schaffer and Ploetz, 1989; Schaffer et al., 1992; Schaffer, 1998). Los estudios del efecto de la pobre aireación en el suelo en árboles de palto cv. Hass se han enfocado principalmente en el crecimiento de la planta y en nutrición mineral (Labanauskas et al., 1968; Stolzy et al., 1967) y existe muy

poca información acerca del efecto de la inundación o falta de aireación del suelo en el intercambio gaseoso foliar del palto cv. Hass.

Existe una cantidad de información considerable acerca de los efectos del anegamiento en el intercambio gaseoso de paltos de raza Antillana, principalmente en suelos calizos porosos nativos del sur del Estado de Florida en Estados Unidos. En estos suelos, la presencia de pudrición de raíces causada por *Phytophthora exacerba* en forma importante la reducción en A, gs y T causadas por el anegamiento. (Ploetz and Schaffer, 1987, 1992; Schaffer and Ploetz, 1989; Schaffer et al., 1992; Schaffer, 1998). Se ha postulado que la reducción de la fotosíntesis neta y transpiración del palto debido al anegamiento se debe probablemente a un cierre estomático y no a un efecto hidrostático debido a que no existe diferencias en el SWP entre plantas anegadas y no anegadas. (Schaffer et al., 1992). Por lo tanto, probablemente los estomas cierran como una respuesta temprana a la inundación para reducir la pérdida de agua por transpiración, lo que a su vez se traduce en una reducción de la conductancia estomática y de la fotosíntesis neta. Sin embargo, el efecto del anegamiento en el cierre estomático y la relación entre el cierre de estomas, potencial hídrico xilemático y la conductancia estomática en respuesta al anegamiento no han sido reportados.

El objetivo de este estudio fue determinar el efecto del anegamiento en el intercambio gaseoso foliar, potencial hídrico xilemático, cierre estomático, crecimiento y sobrevivencia de plantas cv. Beta (raza Antillana) y cv. Hass, y relacionar el intercambio gaseoso foliar con la apertura estomática y potencial hídrico de la planta bajo condiciones de anegamiento.

2. Materiales y Métodos.

Fecha y lugar del experimento: El ensayo se realizó en Tropical Research and Education Center, University of Florida, Homestead, Florida, USA entre agosto y septiembre de 2006, bajo condiciones de sombreadero con techo de polietileno.

Material vegetal: Se evaluaron paltos de 1 año cv. Beta y cv. Hass, injertados sobre patrón Waldin de semilla. Las plantas se encontraban en contenedores plásticos de 11.4 L, en un medio compuesto por 60% de turba, 40% de corteza de pino y 10% de arena.

Tratamientos: Las plantas control (T₀) eran regadas 2 veces al día, con drenaje normal entre riegos. Las plantas en el tratamiento de inundación (T₁), fueron anegadas durante 11 días, sumergiendo los potes en contenedores plásticos que permitieron acumular agua hasta un nivel de a 5 cm sobre el nivel de cuello. Se dispusieron 3 potes por cada contenedor (para mantener el mismo ambiente circundante, incluso los controles fueron puestos en contenedores con drenaje). Luego de 11 días, las plantas T₁ fueron sacadas de la condición de anegamiento. Las plantas fueron cosechadas 11 días y 15 días después de salida del anegamiento en el caso de Beta y Hass respectivamente.

Diseño del experimento: El experimento fue conducido como Bloques Completamente al Azar. Los tratamientos se bloquearon por tamaño y cultivar (Beta: tamaño mediano y pequeño, Hass: tamaño pequeño). Se consideró como unidad experimental cada contenedor con 3 plantas (cada planta con más de 30 hojas expandidas). Esto se realizó para contar con un número suficiente de hojas para cosechar en la medición de SWP, sin estresar las plantas por remoción de follaje. Se contó entonces con 4 contenedores de Beta y dos contenedores de Hass para cada uno de los tratamientos.

Mediciones:

Intercambio gaseoso de la hoja: La asimilación de CO₂ (A), conductancia estomática (gs) y transpiración (T) fueron medidas mediante un infrared gas analyzer (IRGA) CIRAS-2 (PP Systems, USA), desde las 9:00 hasta las 11:00 hr, cada dos días durante el periodo de anegamiento y periódicamente luego de terminado el tratamiento de inundación. Se midieron 3 hojas por unidad experimental en cada medición.

Potencial Hídrico Xilemático: el potencial hídrico xilemático (SWP) fue medido con la misma frecuencia que A, gs y T. Tres hojas por unidad experimental, previamente cubiertas por papel aluminio y plástico (Meyer y Reickosky, 1985), fueron cosechadas entre las 11:30 y 12:30 hr, las cuales fueron refrigeradas e inmediatamente medidas en laboratorio mediante el método de la cámara de presión (Scholander *et al*, 1965).

Impresiones estomáticas: Inmediatamente luego de medir gs, A y T mediante el equipo IRGA, se aplicó silicona dental (Oranwash L ®, Zhermack) en un área de 10 cm² en la cara abaxial de las mismas hojas medidas con el equipo. Una vez seco el material se pintó con barniz de uña para obtenerse una impresión de la hoja y observarse en microscopio óptico el estado de apertura o cierre de los estomas (Weyers y Johanson, 1985). La proporción relativa de estomas abiertos y cerrados se relacionó con los valores de gs.

Fluorescencia de la clorofila: antes de iniciarse el experimento y 15 días después de comenzado, la variable de máxima relación de fluorescencia de la clorofila (Fv/Fm) fue determinada con un fluorómetro portátil (Opti-Sciences, Inc., Tyngsboro, Massachusetts, USA). La relación Fv/Fm es un indicador de estrés en plantas que resulta en un daño del fotosistema II (Björkman, 1987) e indica si una reducción en A en plantas estresadas se debe a un daño inhibitorio del aparato fotosintetizador.

Área foliar: durante el periodo en que duró el experimento se midió el área foliar de las hojas caídas mediante un medidor de área foliar (modelo LI-3000, Li-Cor, Inc., Lincoln, Nebraska, USA).

Biomasa: al término del experimento se cosecharon las plantas y se separaron en raíz y parte aérea. Cada una de las partes fue secada en horno a 90°C durante 3 días, luego de lo cual se determinó su peso seco.

Potencial Redox: el día 4 y 10 luego de comenzado el tratamiento de asfixia, se midió el potencial redox del suelo con un electrodo combinado de platino y Ag^+/AgCl (Accumet, Fisher Scientific, Pittsburgh, Pennsylvania, USA) conectado a un peachímetro y voltímetro portátil (Accumet modelo AP62, Fisher Scientific, Pittsburgh, Pennsylvania, USA) para determinar cambios en el contenido de O_2 del suelo. Potenciales redox del suelo menores a -200 mV son considerados como anaeróbicos (Ponnamperuma, 1984).

Registros ambientales: durante todo el experimento se registró temperatura, humedad relativa y déficit de presión de vapor mediante un equipo de adquisición de datos Hobo Serial Port Connected Loggers (Onset Computer Corporation, Pocasset, Massachusetts, USA).

3. Resultados

Fotosíntesis y estatus hídrico de la planta. Para todos los parámetros medidos se observaron diferencias en el comportamiento de Beta y Hass, a pesar de estar ambos cultivares injertados en el mismo portainjerto (Waldin). Se observó una interacción significativa ($P \leq 0.05$) entre cultivar y tratamiento, para todas las variables medidas, por lo cual los resultados fueron analizados en forma separada para cada cultivar. En el caso de 'Beta', no se observaron diferencias entre las dos categorías de tamaño evaluadas (tamaño grande y pequeño) ($P > 0.05$) para ninguna de las variables, por lo cual los datos de Beta en ambos tamaños se evaluaron en conjunto.

Las mediciones de A, gs y T de las plantas Beta anegadas fueron significativamente menores que los controles, ya en el día 8 de haberse comenzado el tratamiento de asfixia (Figura 1). Con respecto a las mediciones de SWP, sólo se observaron diferencias entre Betas anegadas y controles luego del día 15 después de iniciado el tratamiento de anegamiento (Figura 1). Cabe destacar que plantas Beta anegadas, luego de liberadas de la condición de inundación, no presentaron recuperación alguna del estrés por asfixia, presentando una abscisión foliar progresiva, la que terminó siendo total al cabo del día 20 desde comenzado el tratamiento. Casi todas las plantas Beta inundadas murieron antes de finalizado el experimento.

En el caso de Hass, se observó una mayor tolerancia al estrés por asfixia radical que Beta presentándose enana disminución significativa de gs y T en plantas anegadas, luego del día 10 de tratamiento (Figura 2). Las plantas tratadas, luego de ser liberadas de la condición de inundación, presentaron una notoria recuperación de gs luego de 7 días. El anegamiento en Hass resulta en una reducción de A en los días 12 al 15 días de iniciado el tratamiento de anegamiento (figura 2). Luego de este tiempo, las plantas en recuperación

aumentan los valores hasta ser semejantes a las plantas controles. En potenciales hídricos xilemáticos no se vio diferencias significativas durante todo el transcurso del experimento (Figura 2).

Con respecto a las mediciones de Potencial Redox del suelo, no se observaron diferencias entre tratamientos a comienzos del experimento (día 4) con valores de 218 y 210.5 mV para controles y tratamientos respectivamente. Hacia el día 10 se observaron valores de Potencial Redox diferentes entre tratamientos, con valores de 194.4 mV para los controles y de 88.4 mV para los tratamientos. Aunque estos valores indican un bajo contenido de O₂ en los el tratamiento de inundación, este aún no se encontraba en una situación de severa falta de oxígeno en el suelo. Durante las horas de medición se registraron valores de déficit de presión de vapor (VPD) máximos de 3.2 KPa (Figuras 1 y 2).

Fluorescencia de clorofila. No se observaron diferencias en Fv/Fm entre plantas control y anegadas tanto al principio como al final del tratamiento. Las relaciones Fv/Fm fueron de 0.78 y 0.81 para control y tratamiento al comienzo del experimento, y de 0.62 y 0.7 para control y tratamiento respectivamente, en el día 12 después de comenzada la inundación (Datos no mostrados). Lo anterior indicaría que una reducción de A como resultado de la asfixia no se debería a un daño en el aparato fotosintético.

Área foliar. Plantas Beta mostraron una severa marchitez a partir del día 4 de tratamiento. Luego se observó comienzo de abscisión foliar a partir del día 5 de comenzado el tratamiento. Luego de liberar las plantas del tratamiento de asfixia, no se observó recuperación de las plantas con marchitez, observándose mayor caída de hojas hasta presentarse una completa defoliación. Por el contrario, plantas Hass inundadas en general no mostraron marchitez ni caídas significativas de hojas durante el tratamiento ni periodo de recuperación (Datos no mostrados).

Biomasa

La inundación de plantas Beta provocó un 77.4% menos de peso seco en hojas y 10.6% menos de peso seco en raíces, comparado con plantas control (Figuras 3 y 4). Las plantas Hass anegadas también mostraron menores pesos secos de raíces y hojas con respecto a plantas control (Figuras 3 y 4), pero estas diferencias no fueron tan importantes como en el caso de Beta.

Relación entre g_s y el porcentaje de estomas abiertos. Los datos de una muestra combinada de 30 hojas (paltos Hass y Beta, control y tratamientos), fueron tomados para realizar la correlación. Se observa una relación lineal positiva y moderada ($R= 0.6$) entre g_s y el porcentaje de estomas abiertos. Sólo un 20% de los estomas se encuentra abierto con valores de g_s cercanos a $30 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 5).

Relación entre SWP y g_s . Se realizó una regresión lineal entre valores de SWP de ambos tratamientos y cultivares y los valores de g_s medidos para las mismas

hojas, sin encontrarse ninguna relación entre ambos parámetros para condiciones de anegamiento (Figura 6).

4. Conclusiones

- En plantas jóvenes de palto cv. Beta injertado sobre pi. Waldin, la T, gs y A disminuyen significativamente luego de 8 días de anegamiento. En este cultivar, SWP presenta una disminución significativa luego de 15 días de anegamiento.

- Cv. Hass es menos sensible al anegamiento que cv. Beta, sobre el mismo portainjerto, lo que se evidencia dado en mayor periodo de anegamiento requerido para que se observara reducción en A, gs y T de Hass comparado con Beta. También las plantas Hass sobre patrón Waldin pudieron sobrevivir 11 días de anegamiento continuo, mientras que plantas Beta en el mismo portainjerto sucumbieron al día 11 de inundación. Adicionalmente la reducción en biomasa foliar y radical causada por la inundación fue mayor en plantas Beta que en Hass.

- La reducción de A que se presenta como resultado de la anaerobiosis radical se debería presumiblemente a una disminución en gs y no por efecto en Fv/Fm. La disminución en la transpiración como resultado de una condición de anaerobiosis radical se debe a un cambio en la gs y no a un cambio hidráulico. No es posible asociar un valor de SWP a cierre estomático en el caso de estrés por asfixia radical.

- Existe una relación directa moderada entre gs ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y el porcentaje de estomas abiertos. Pareciera ser que en respuesta a la inundación, los estomas se cierran para reducir la pérdida de agua por transpiración, resultando en un cierre estomático. Para plantas anegadas, la reducción de gs y A llevaría a una reducción de la biomasa. Un cierre estomático significativo en palto ocurre con gs menores a $50 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

- Si un cultivar es susceptible a la inundación (Beta pro ejemplo), una defoliación severa y muerte de plantas puede ocurrir varios días o semanas después de que las plantas son liberadas de esta condición.

5. Figuras

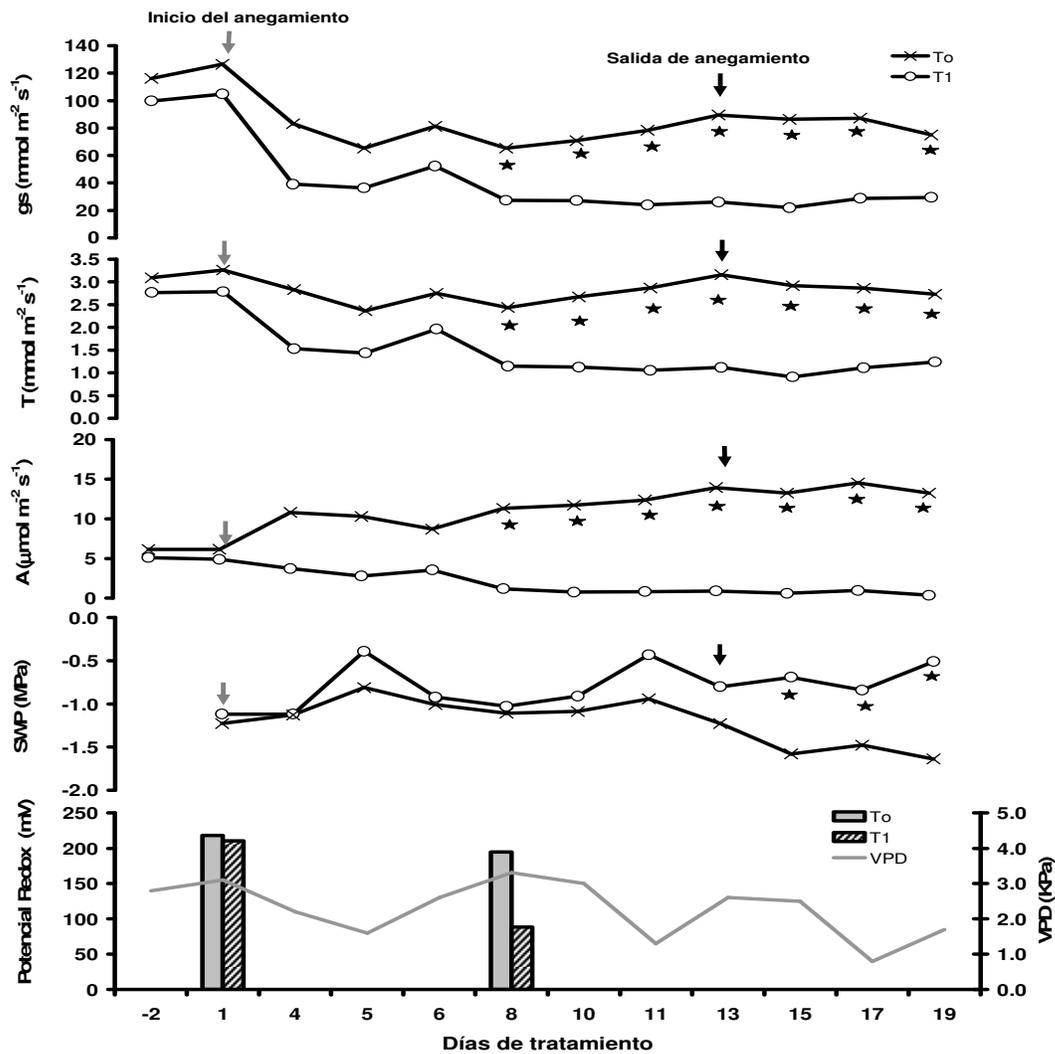


Figura 1: Efecto del anegamiento en conductancia estomática (gs), transpiración (T), asimilación de CO_2 (A) y potencial hídrico xilemático (SWP) en plantas Beta, y potencial redox del suelo y déficit de presión de vapor (VPD), durante el experimento. Asterisco indica diferencia significativa ($P \leq 0.05$) de acuerdo a test T.

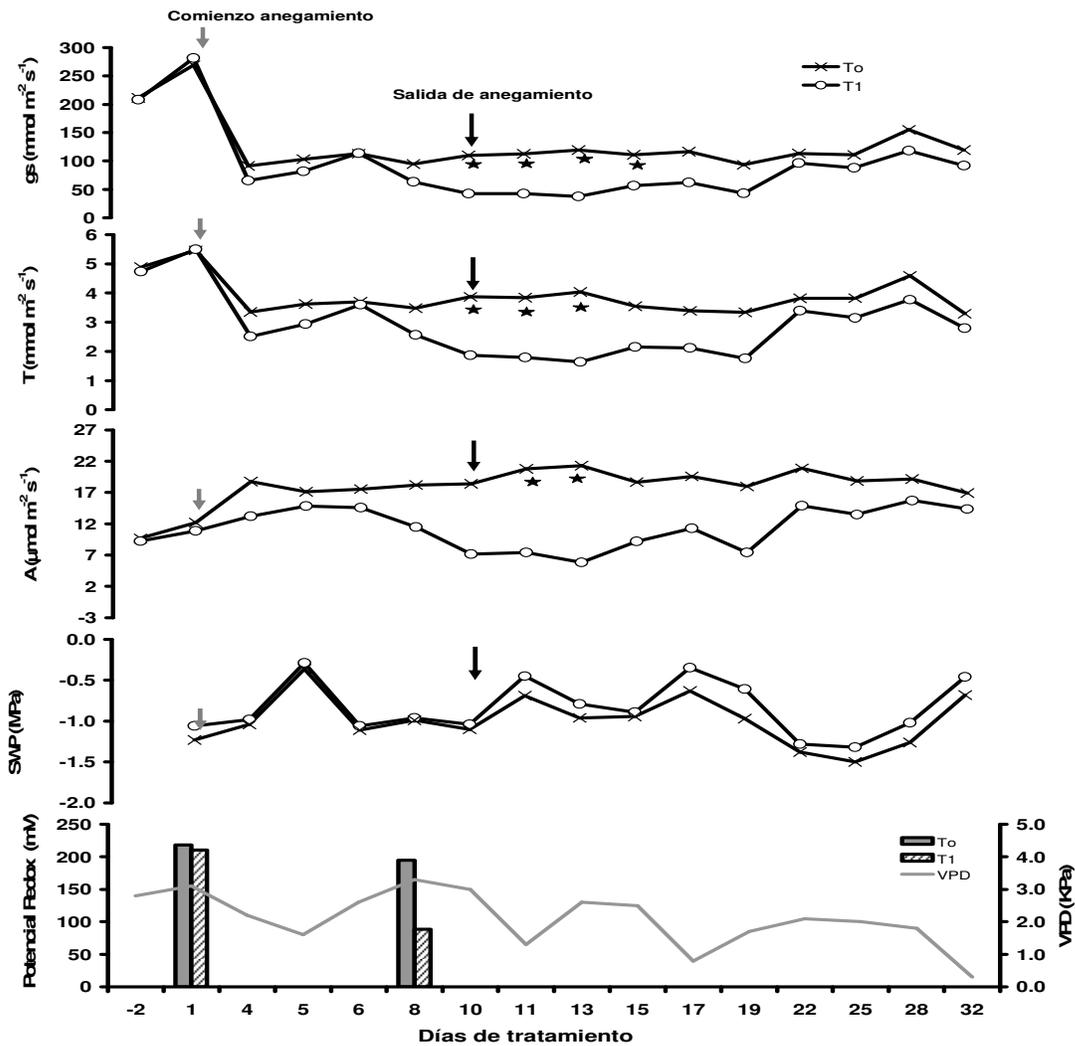


Figura 2: Efecto del anegamiento en g_s , T , A y SWP en plantas Hass, y potencial redox del suelo y déficit de presión de vapor (VPD), durante el experimento. Asterisco indica diferencia significativa ($P \leq 0.05$) de acuerdo a test T.

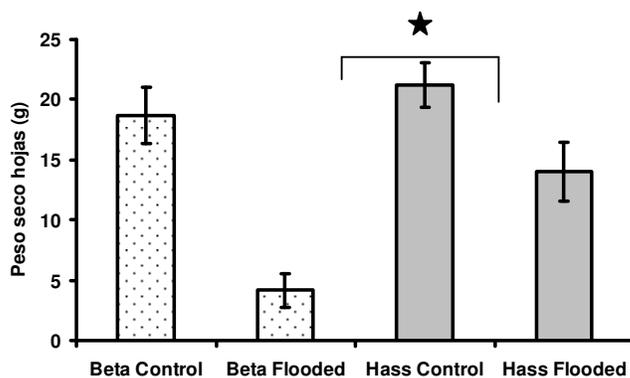


Figura 3: Efecto de la inundación en la biomasa foliar de palto cv. Beta y Hass. Asterisco indica diferencias significativas ($P < 0.05$) de acuerdo a test T.

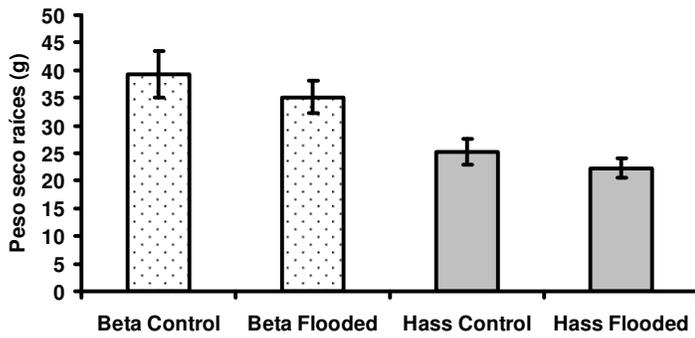


Figura 4: Efecto de la inundación en la biomasa radical de palto cv. Beta y Hass.

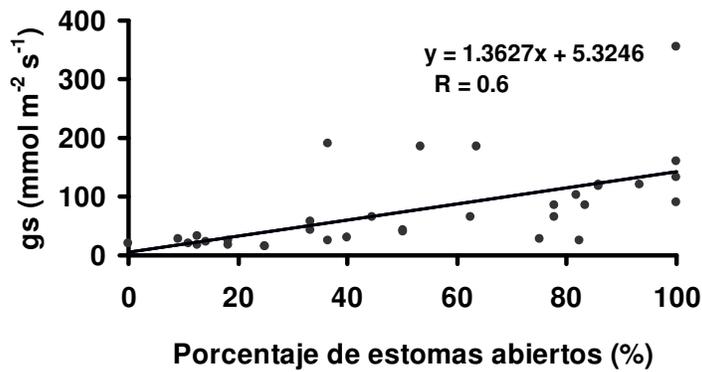


Figura 5. Relación entre gs y porcentaje de estomas abiertos. Plantas de ambos cultivares y tratamientos fueron utilizadas para este análisis

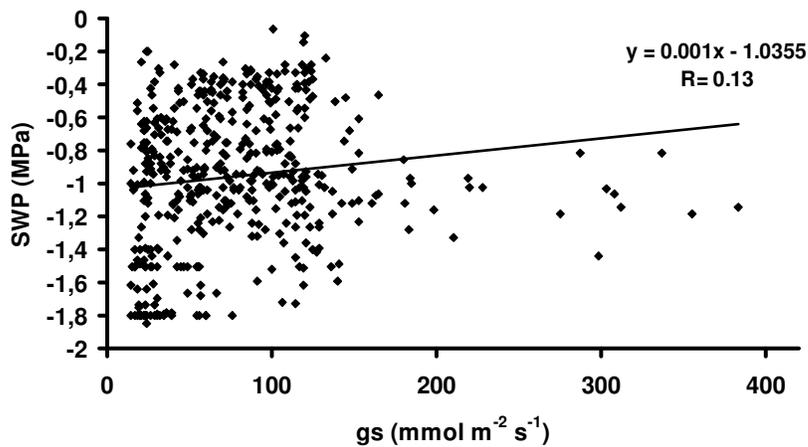


Figura 6. Relación lineal entre SWP y gs.

6. Referencias

Björkman O. 1987. Low temperature chlorophyll fluorescence in leaves and its relationship to photon yield of photosynthesis photoinhibition. In: Kyle D.J., Osmond C.B., Arntzen C.J. (eds.). Topics in Photoinhibition Vol. 9. Elsevier Press, Amsterdam. pp. 123-144.

Drew M. 1997. Oxygen deficiency and root metabolism: injury and acclimation under hypoxia and anoxia. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 48:223-250.

Else M., Hall K., Arnold G., Davies W., Jackson M. 1995. Export of abscisic acid, 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, phosphate, and nitrate from roots to shoots of flooded tomato plants. *Plant Physiol.* 107:377-384.

Hofman P., Vuthapanich S., Whiley A.W., Klieber A., Simona D. 2002. Tree yield and fruit mineral concentrations influence 'Hass' avocado fruit quality. *Scientia Hort.* 92:113-123.

Jackson M. 2002. Long-distance signaling from roots to shoots assessed: the flooding story. *J. Exp. Bot.* 53:175-181.

Kozlowski T.T. 1997. Response of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiol. Monograph* 1:1-29.

Kramer P., Boyer J. 1995. *Water Relations of Plants and Soils*. Academic Press, San Diego, USA.

Labanauskas C.K., Stolzy L.H., Zentmyer G.A., Szuskiewicz T.E. 1968. Influence of soil oxygen and soil water on the accumulation of nutrients in avocado seedlings (*Persea americana* Mill.). *Plant and Soil* 29:391-406.

Liao C.T., Lin C.H. 2001. Physiological adaptation of crop plants to flooding stress. *Proc. Natl. Sci. Counc. Repub. China ROC(B)* 25:148-157.

Meyer W., Reicosky D. 1985. Enclosing leaves for water potential measurement and its effect on interpreting soil induced water stress. *Agric. Meteorol.* 35:187-192.

Ponnamperuma F.N. 1984. Effects of flooding on soils. In: *Flooding and Plant Growth*. T.T. Kozlowski (ed.); Academic Press, Orlando, Florida. pp. 9-45.

Ploetz R.C., Schaffer B. 1987. Effects of flooding and Phytophthora root rot on photosynthetic characteristics of avocado. *Proc. Fla. State Hort. Soc.* 100:290-294.

Ploetz R.C., Schaffer B. 1992. Effects of flooding and Phytophthora root rot on net gas exchange of avocado in Dade County, Florida. *Proc. Second World Avocado Congress*, pp. 111-117.

Schaffer B. 1998. Flooding responses and water-use efficiency of subtropical and tropical fruit trees in an environmentally-sensitive wetland. *Ann. Bot.* 81:475-481.

Schaffer B., Ploetz R.C. 1989. Net gas exchange as damage indicator for *Phytophthora* root rot of flooded and non-flooded avocado. *HortScience* 24:653-655.

Schaffer B., Anderson P.C., Ploetz R.C. 1992. Responses of fruit trees to flooding. *Hort. Reviews* 13:257-313.

Scholander P., Hammel H.T., Bradstreet E.D., Hemmingsen E.A. 1965. Sap pressures in vascular plants. *Science* 148:339-346.

Stolzy L.H., Zentmyer G.A., Klotz L.J., Labanauskas C.K. 1967. Oxygen Diffusion, Water, and *Phytophthora cinnamomi* in root decay and nutrition of avocados. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 90:67-76.

Weyers J.D.B., Johanson L.G. 1985. Accurate estimation of stomatal aperture from silicone rubber impressions. *New Phytol.* 101:0-7.

Whiley A.W., Rasmussen T., Saranah J., Wolstenholme, B. 1996. Delayed harvest effects on yield, fruit size and starch cycling in avocado (*Persea americana* Mill.) in subtropical environments. II. The late-maturing cv. Hass. *Scientia. Hort.* 66:5-49.

Whiley A.W., Schaffer B. 1994. Avocado. In: Schaffer, B., Anderson, P. (eds.). *Handbook of Environmental Physiology of Fruit Crops, Vol 2. Subtropical and Tropical Crops.* CRC Press, Boca Raton, Florida. Pp. 3-35.

Zamet D. 1997. Winter flooding effects on avocado tree growth and yield. *California Avocado Soc. Yrbk.* 81:113-116.