



pero las raíces podrían crecer en un vasto sistema de biocanales y explorar el suelo suficientemente para soportar plantas tan productivas como aquellas que se desarrollan en suelos de excelente estructura.

El proceso de reconstrucción de la estructura del suelo puede demandar prolongados períodos de tiempo, especialmente si se parte de situaciones extremas. En estos casos, es necesario encontrar formas de acelerar dichos procesos de largo plazo, a efectos de asegurar la viabilidad de un sistema de siembra directa. Una de estas formas sería el aflojamiento mecánico del suelo preservando la cubierta de residuos y minimizando los efectos negativos sobre los agentes formadores de biocanales. Otro enfoque para este problema sería la explotación de la capacidad de ciertas especies vegetales para desarrollar sistemas de raíces extensivos en suelos compactados.

En este capítulo se presenta un análisis de los factores físicos del suelo que afectan el crecimiento vegetal y de cómo estos factores pueden ser medidos. Posteriormente se considera brevemente el fenómeno de compactación de los suelos, así como la respuesta vegetal al mismo. Por último, analizaremos el manejo de las restricciones físicas del suelo en sistemas de siembra directa, incluyendo información obtenida en el país.

## **PROPIEDADES FUNDAMENTALES DEL SUELO QUE DEFINEN EL AMBIENTE FÍSICO DE LAS RAÍCES**

Los suelos son la reserva de nutrientes, agua, energía y oxígeno para las plantas, además de constituir el soporte físico para las raíces. La estructura física del suelo, que regula la capacidad de almacenaje y la intensidad y dirección del flujo de los diferentes compuestos y energía, varía ampliamente en respuesta a factores genéticos y ambientales.

La estructura del suelo no es fácilmente medible, debido a la complejidad del mismo y a la multiplicidad de sus funciones. La composición mineralógica básica y la distribución del tamaño de partículas, así como el modo en el cual las partículas se unen para formar agregados, son los principales factores que determinan las propiedades físicas del suelo. Estos factores pueden ser fácilmente cuantificados de acuerdo con procedimientos analíticos estandarizados (Klute, 1986). Sin embargo, esto no es suficiente para suministrar una descripción del sistema, dado la fuerte interacción de estos factores con el clima, la actividad biológica del suelo y las prácticas agrícolas.

Una dificultad adicional para la medición de la estructura del suelo es su naturaleza altamente dinámica. Un evento aislado, tal como una lluvia o una operación de laboreo, puede modificarla drásticamente y en muy corto tiempo. En consecuencia, la estructura del suelo solamente puede ser definida en términos de parámetros que miden procesos o propiedades parciales, y debe referirse necesariamente a un determinado marco de tiempo.

Letey (1985) analizó la relación entre las propiedades físicas del suelo y la productividad de los cultivos, y estableció que, aun cuando un gran número de variables -tales como densidad aparente, distribución del tamaño de poros y estabilidad de agregados- tienen una gran influencia en el crecimiento de las raíces, éste es en última instancia gobernado solamente por cuatro propiedades fundamentales: la resistencia mecánica y la disponibilidad de agua, oxígeno y energía. Las propiedades medibles asociadas con estos factores son, respectivamente, la resistencia a la penetración de sondas metálicas (RP), el potencial de agua en el suelo, la tasa de difusión de oxígeno y la temperatura.

La determinación del nivel óptimo de estas variables con relación al crecimiento vegetal se dificulta por el hecho de que las mismas están estrechamente correlacionadas entre sí, lo cual se suma a la dificultad ocasionada por su variación en el tiempo y el espacio.

A continuación se analiza brevemente la influencia de estas cuatro variables sobre los cultivos.

### **RESISTENCIA A LA PENETRACIÓN**

Las raíces que crecen en un medio poroso, como lo es el suelo, deben superar la resistencia mecánica que el mismo les impone. Ello se logra ya sea a través de la penetración de poros y canales ya existentes, de un tamaño mayor que el de las raíces (Wiersum, 1957), o deformando la estructura del medio. Las raíces deforman el suelo principalmente fracturándolo y/o comprimiéndolo (Barley y Greacen, 1967). Debido a esto, las propiedades del suelo que determinan la RP son la resistencia a la fractura -que a su vez es función de la cohesividad y del ángulo de fricción interna- y la compresibilidad. Considerando las propiedades macroscópicas, la RP de un suelo depende principalmente del tipo de suelo (textura), la densidad aparente y el contenido de humedad (Taylor y Gardner, 1963; Camp y Lund, 1968; Taylor y Ratliff, 1969; Ayers y Perumpral, 1982; Henderson et al. 1988).

Los penetrometros de cono de penetración estática son los instrumentos más comúnmente utilizados para medir la RP. A diferencia de las raíces, los penetrometros no son capaces de adaptar su forma en función de los obstáculos que el suelo presenta para su movimiento, ni son capaces de reducir su fricción con las partículas del suelo a través de la secreción de lubricantes. Debido a ello, los valores de RP medidos con un penetrometro son generalmente mayores a los que sufre una raíz creciendo en el mismo suelo. A pesar de esto, el penetrometro de cono es una herramienta muy eficaz para diversos usos relacionados con el estudio de las propiedades físicas de los suelos.

La humedad del suelo afecta a los tres factores del suelo que determinan la RP: cohesividad, ángulo de fricción interna y compresibilidad (Camp y Gill, 1969; Williams y Shaykewich, 1970; Larson et al., 1980; Ayers y Bowen, 1987). Por otra parte, la fricción entre cono y suelo también es afectada por la cantidad de agua en el suelo. Como resultado de todos estos efectos, los valores mínimos de RP ocurren cuando el suelo tiene los máximos contenidos de humedad. A medida que el suelo se seca, la RP aumenta exponencialmente hasta alcanzar un valor máximo que ocurre en niveles de humedad del orden de 1 a 3 % en peso. La relación entre RP y contenido de agua es afectada por el estado estructural del suelo, y constituye una herramienta potencialmente muy buena para el diagnóstico de la condición física de un suelo (Martino, 1998).

El incremento en la RP debido al secado del suelo es tanto más marcado cuanto mayor es la densidad aparente (Taylor y Ratliff, 1969; Ayers y Perumpral, 1982). Un incremento en la densidad del suelo implica una disposición más apretada de sus partículas constituyentes, lo que determina reducida compresibilidad y elevada fricción interna del suelo.

La distribución del tamaño de partículas o textura de un suelo es otro factor importante en la determinación de la RP. Debido a su muy alta cohesividad, los suelos arcillosos desarrollan niveles de RP sumamente altos (Mielke et al., 1994). En un trabajo efectuado con suelos artificiales con densidad aparente de 2 g/cm<sup>3</sup>, Ayers y Perumpral (1982) determinaron que la máxima RP de un suelo con 100 % de arcilla fue 12 MPa, con un contenido de humedad cercano al 10 % en peso. Mientras tanto, un suelo compuesto solamente por partículas de arena tuvo una máxima RP de 0,05 MPa a 6 % de humedad.

En la realidad, los suelos arcillosos tienen usualmente densidades aparentes mucho menores y contenidos de humedad mayores a los utilizados en este estudio, por lo cual los valores de RP comúnmente registrados son mucho menores a los reportados. Por otra parte, los suelos arenosos pueden desarrollar niveles de RP mayores a los que se derivan de su cohesividad, debido a la fricción entre partículas (Henderson et al., 1988).

## CONTENIDO DE AGUA DEL SUELO

La disponibilidad de agua es uno de los principales factores que gobiernan el desarrollo de los cultivos. A su vez, el contenido de humedad afecta marcadamente a la tasa de difusión de oxígeno, la temperatura y la resistencia mecánica de un suelo. El agua ocupa el espacio poroso del suelo, y es retenida en la matriz del suelo por varios tipos de fuerzas. Para extraer agua, una planta debe superar esas fuerzas, que son muy reducidas cuando el contenido de humedad es cercano a la saturación, y se incrementan en la medida en que el suelo se seca. La relación entre el contenido de humedad -expresado como el porcentaje del volumen del suelo que está ocupado por agua- y el potencial de agua en el suelo -expresado como la cantidad de energía requerida para llevar esa agua al estado libre- es una propiedad fundamental de un suelo conocida como la curva característica de retención de humedad (Hamblin, 1985; Hanks 1992). La forma de esta curva es función de la estructura del suelo (Gupta et al., 1989; Nimmo, 1997) entre otros factores.

Sólo una fracción del agua presente en el suelo puede ser utilizada por las plantas. De acuerdo al concepto clásico, la humedad disponible es la que se encuentra entre dos puntos notables de la curva característica de retención de humedad: capacidad de campo y punto de marchitez permanente. La capacidad de campo es el agua retenida luego de que un suelo saturado se deja drenar hasta que la descarga de agua se detiene (Veihmeyer y Hendrickson, 1949) y generalmente corresponde a potenciales de matriz de entre -10 y -50 kPa. El punto de marchitez es el mínimo contenido de humedad al cual las plantas pueden crecer, correspondiendo a un potencial cercano a -1,5 Mpa (Hillel, 1980).

Estos límites son afectados por un sinnúmero de factores y, en general, la cantidad de agua disponible es menor que la que surge de la diferencia entre capacidad de campo y punto de marchitez. El concepto de capacidad de campo como el contenido de agua ideal para el crecimiento vegetal puede quedar invalidado si, como sucede en suelos de pobre estructura física, la difusión de oxígeno se ve impedida. Por otra parte, el límite inferior de disponibilidad de agua coincide con el punto de marchitez solamente cuando las raíces pueden crecer en contra de la alta resistencia mecánica que se desarrolla en suelos secos. La distancia desde la cual las raíces pueden extraer agua del suelo se reduce a unos pocos milímetros en suelo seco, debido al marcado descenso en la conductividad hidráulica del mismo (Gardner, 1960). Es por ello que la extracción de agua a bajos contenidos de humedad depende de la presencia de densos sistemas de raíces.

Estas limitaciones del concepto clásico condujeron a Letey (1985) a definir el concepto de "rango no limitativo de disponibilidad de agua" como la cantidad de agua retenida entre dos límites. El límite superior sería el contenido de humedad al cual la disponibilidad de oxígeno se vuelve insuficiente, en caso de que este valor fuera inferior al correspondiente a capacidad de campo. El límite inferior se define como el contenido de humedad al cual la resistencia mecánica del suelo impide el crecimiento de las raíces, en aquellas situaciones en que este valor resulte superior al correspondiente a marchitez permanente. Este concepto fue refinado por da Silva et al. (1994), quienes introdujeron el concepto de "rango menos limitativo de disponibilidad de agua" y suministraron las primeras ca-

racterizaciones de este indicador de calidad estructural para dos suelos. En un trabajo posterior, da Silva y Kay (1996) relacionaron este indicador con la productividad de maíz.

## TEMPERATURA DEL SUELO

La superficie del suelo intercepta energía en forma de radiación solar (onda corta) y radiación atmosférica (onda larga), y emite radiación de onda larga a una tasa gobernada por la temperatura del suelo. El balance de estos procesos, conocido como radiación neta (Davies e Idso, 1979), es de signo positivo durante las horas del día, y de signo negativo durante la noche. La energía de radiación neta es almacenada en el suelo como calor, utilizada por los procesos biológicos, disipada como calor por convección, o disipada como calor latente a través de la evaporación de agua desde el suelo (Rosenberg et al., 1983). Cuando el contenido de humedad del suelo es elevado, la evaporación es el proceso que consume la mayor cantidad de energía, mientras que en condiciones secas, la mayor parte de la energía de radiación neta es utilizada para calentar el suelo y el aire adyacente (Ross et al., 1985), y es posteriormente perdida como radiación nocturna hacia la atmósfera. Como consecuencia, la temperatura del suelo es inferior y menos variable en suelo húmedo que en suelo seco (Hanks, 1992).

La proporción de la radiación neta que es utilizada para almacenaje de calor en el suelo depende de la estructura del suelo y de su contenido de humedad. Debido al elevado calor específico del agua, los suelos húmedos son capaces de almacenar grandes cantidades de energía con incrementos relativamente bajos en la temperatura (Hillel, 1980). En estos casos, considerando que el flujo de calor dentro del suelo es impulsado por gradientes de temperatura, el movimiento de calor hacia capas profundas del suelo es limitado.

El efecto de la estructura del suelo sobre su temperatura es evidente principalmente en suelos relativamente secos. Los minerales del suelo tienen un calor específico que es aproximadamente cinco veces inferior que el del agua y, por consiguiente, en suelos secos se generan gradientes de temperatura con relativa facilidad. Si el número de contactos entre partículas es elevado, como ocurre en suelos livianos o en suelos compactados, la difusividad térmica es elevada.

Las temperaturas óptimas para el desarrollo de raíces son en general algo inferiores a aquellas para crecimiento de los órganos aéreos de las plantas. Dependiendo de la especie, ellas varían entre 20 y 25 °C (Bowen, 1991).

## TASA DE DIFUSIÓN DE OXÍGENO DEL SUELO

Las raíces de las plantas y los microorganismos de la rizósfera utilizan oxígeno como el aceptor final de electrones en el proceso respiratorio. Las moléculas de oxígeno difunden desde la atmósfera hacia el suelo a través del espacio poroso, que es ocupado por agua y aire. El oxígeno tiene baja solubilidad en agua (0,039 g L<sup>-1</sup> a temperatura y presión normales). Por otra parte, la difusividad del oxígeno es 10.000 veces inferior en agua que en aire. En consecuencia, el suministro de oxígeno a las raíces depende de la existencia de un sistema continuo de poros ocupados por aire. Por consiguiente, el contenido de humedad, la distribución del tamaño de poros y la posición topográfica son propiedades de los suelos que afectan directamente la aireación de las raíces.

Es comúnmente aceptado que cuando el volumen de aire de un suelo es inferior a 10 % en volumen, el suministro de oxígeno a las raíces se ve afectado (Grable, 1971). Sin embargo, este es un valor empírico que carece de validez en un amplio rango de situaciones. La medición de la tasa de difusión de oxígeno hacia electrodos de platino insertados en el suelo (Lemon y Erickson, 1952) sería un indicador más ajustado del estado de aireación de un suelo. Los umbrales críticos de este parámetro, por debajo de los cuales la actividad de las raíces es afectada, varían entre 0,2 y 0,3 µg O<sub>2</sub> cm<sup>-2</sup> min<sup>-1</sup> (Stolzy y Letey, 1964; Erickson, 1982).

## COMPACTACIÓN DE LOS SUELOS

El grado de empaquetamiento o compactación de las partículas de un suelo determina su capacidad para permitir el desarrollo de cultivos, su capacidad para soportar el tráfico y su susceptibilidad a la erosión, entre otros factores. Un suelo muy suelto puede suministrar un ambiente favorable para el desarrollo de las plantas, pero puede ser muy susceptible a la erosión y no permitir el tráfico de máquinas. En el otro extremo, suelos con alto grado de compactación pueden soportar el tráfico en un amplio rango de contenidos de humedad, pero imponen importantes restricciones para el crecimiento de cultivos.

La compactación es un proceso de degradación estructural de suelos agrícolas con incidencia en diversas regiones del mundo (Soane y van Ouwerkerk, 1994). En el pasado, el uso de tracción animal y tractores a vapor fueron causantes principales de la compactación de suelos. Con el desarrollo de los motores de combustión interna, la carga sobre los suelos decreció progresivamente hasta la década de los 60, cuando comenzó un proceso de incremento en el tamaño y peso de las máquinas agrícolas. En el presente, el uso de grandes tractores con ruedas proporcionalmente más pequeñas que en el pasado, está generando importantes problemas de compactación de suelos (Freitag, 1979).

El aflojamiento del suelo causado por el laboreo favorece la infiltración de agua, la aireación y el desarrollo de raíces. Por esta razón, en los sistemas tradicionales de producción basados en el laboreo, los problemas de com-

pactación son en cierta forma disimulados, al menos durante breves períodos de tiempo. Cuando el suelo se deja sin trabajar, como en el caso de los sistemas basados en la siembra directa de cultivos, la consolidación natural tiende a incrementar la densidad del suelo, lo cual se agrega a la acción de agentes compactantes como la maquinaria, los animales y las lluvias.

## **COMPACTACIÓN DEL SUELO INDUCIDA POR EL TRÁFICO DE MAQUINARIAS Y ANIMALES**

El tráfico de maquinarias causa una densificación del suelo en el sitio de contacto entre rueda y suelo, que puede extenderse hasta distancias considerables desde la superficie. El incremento en la densidad aparente y la profundidad afectada dependen de factores como la textura del suelo, el contenido de humedad, la presión de contacto, el peso de los ejes, la velocidad del vehículo y el número de pasadas (Arvidsson y Håkansson, 1996; Raghavan et al., 1990).

En comparación con el abundante conocimiento disponible en materia de compactación por maquinarias agrícolas, la información experimental disponible sobre los efectos del pisoteo animal es sumamente reducida. Es posible estimar, a partir de datos de área basal y peso corporal, que los animales en pastoreo aplican presiones sobre el suelo en el rango entre 150 (novillo de 300 kg) y 350 kPa (oveja adulta), valores notoriamente mayores que los correspondientes a tractores agrícolas, que ejercen presiones del orden de 80 (cubiertas de alta flotación) a 160 kPa (cubiertas radiales simples) (Wood et al., 1991). En consecuencia, el grado y la extensión de la densificación del suelo es de esperar que sea mayor cuando es causada por animales que cuando lo es por tractores.

En este sentido, Touchton et al. (1989) detectaron compactación producida por animales a una profundidad de 50 cm, mientras que el efecto del tráfico de maquinarias en el mismo suelo alcanzó sólo a 25 cm. Hill y Meza-Montalvo (1990) reportaron que el tráfico en "tram-lines" durante 14 años causó una compactación que se extendió hasta 30 cm de profundidad. Wood et al. (1993) encontraron que el tráfico de vagones de grano pesados, con presiones de inflado de 210 kPa, ocasionaron cambios en las propiedades físicas del suelo hasta una profundidad de 40 cm.

Los daños sobre el suelo pueden ser minimizados evitando el tráfico sobre suelo húmedo.

Proffitt et al. (1995) encontraron que el pastoreo continuo con ovejas de una pastura aumentó la densidad de un suelo franco arcilloso en 7 % y redujo la capacidad de infiltración de agua del mismo a un 58 % de la del testigo sin pastoreo. Sin embargo, cuando las ovejas fueron retiradas cada vez que el contenido de humedad del suelo alcanzaba el límite plástico, el deterioro de las propiedades físicas fue mucho menos pronunciado que con pastoreo continuo.

El grado de compactación también puede ser controlado mediante la selección del tipo de rodado. Brown et al. (1992) reportaron que un grupo de tractores con ruedas aplicaron una presión sobre el suelo de 125 kPa, mientras que aquellos con bandas u "orugas" tuvieron una presión de solamente 40 kPa. Debido a una distribución más uniforme de la fuerza, las bandas de metal son generalmente menos dañinas que las de goma (Marsili y Servadio, 1996). El uso de cubiertas de lata flotación (Wood et al., 1991) es otra forma de reducir las fuerzas compactivas aplicadas sobre los suelos.

## **COMPACTACIÓN DEL SUELO INDUCIDA POR LAS RAÍCES DE LAS PLANTAS**

Los órganos subterráneos de las plantas también causan compactación del suelo debido a su expansión radial. Dexter (1987) propuso un modelo para describir este proceso.

Sus principales supuestos fueron los siguientes: a) el volumen que ocupa una raíz corresponde a una disminución de igual magnitud en el volumen del espacio poroso que rodea a la raíz; b) el suelo adyacente a la raíz es comprimido hasta la mínima porosidad posible, la cual es una constante para un suelo determinado; c) entre esta zona de mínima porosidad y el cuerpo del suelo, la porosidad aumenta exponencialmente; d) el exponente de esta relación se compone de una constante del suelo, que el autor estimó en 0,5 para el suelo artificial utilizado, multiplicada por la distancia relativa desde la superficie de la raíz; e) la distancia desde la raíz a la cual la densidad del suelo es afectada es proporcional al diámetro de la raíz. Este modelo fue posteriormente validado por Bruand et al. (1996) quienes trabajaron con datos obtenidos con raíces de maíz.

Los resultados de numerosos estudios realizados sobre los efectos del crecimiento de las raíces sobre la microestructura del suelo demuestran la ocurrencia de compresión del suelo alrededor de las mismas, y que el volumen ocupado se compensa fundamentalmente con una disminución en el volumen de poros de mayor tamaño. Greacen et al. (1968) determinaron que el efecto de una radícula de arveja se extendió hasta una distancia de 8 a 10 veces el radio de la raíz. Misra et al. (1986), trabajando con raíces de arvejas, algodón y girasol con diámetros entre 0,4 y 1,0 mm, determinaron que la distancia a la cual las raíces deformaron el suelo plásticamente se extendió hasta al menos 15 mm. Blevins et al. (1970) también habían demostrado un descenso en el volumen de poros mayores a 50µm a una distancia de 0,4 desde las raíces de árboles. Bruand et al. (1996) también detectaron una reducción de 24 % en el volumen de macroporos del suelo adyacente a las raíces. Guidi et al. (1985) demostraron que la porosidad del suelo adherido a raíces de maíz era 13 % inferior a la del resto del suelo.

El efecto de las raíces sobre las propiedades físicas del suelo también ha sido observado macroscópicamente. Dexter et al. (1983) estudiaron la influencia de la presencia de un cultivo de trigo sobre la estructura de un suelo manejado con dos sistemas de laboreo.

Encontraron que el trigo redujo el volumen de poros mayores a 0,5 mm en 24 % con respecto a las áreas no cultivadas. Al mismo tiempo, el tamaño medio de los agregados del suelo aumentó en 33 %. Willatt y Sulistya-ningsih (1990) también demostraron que plantas de arroz aumentaron la resistencia de un suelo a la fractura de 2,7 a 4,9 kPa. La capacidad de carga del suelo, determinada con un penetrómetro de laboratorio, aumentó de 71 a 161 kPa.

## **RESPUESTA VEGETAL Y ADAPTACIÓN AL ESTRÉS CAUSADO POR LA COMPACTACIÓN DEL SUELO**

Las plantas responden de varias formas a un ambiente físico de suelo hostil. Tanto los órganos subterráneos, que reciben una influencia directa, como las partes aéreas, que reciben señales desde el subsuelo, son afectados. Es conocido desde hace mucho tiempo que esta sincronía entre crecimiento aéreo y subterráneo, así como el crecimiento compensatorio de partes no afectadas del sistema de raíces, son consecuencia de la acción de reguladores de crecimiento (Russell, 1977). Sin embargo, es muy poco lo que se sabe acerca de los mecanismos detallados involucrados en las diversas respuestas.

Tardieu (1994) propuso que las respuestas de las plantas a la compactación del suelo estarían gobernadas por múltiples señales físicas y químicas actuando simultáneamente. Dichas señales serían: a) el proceso mecánico de resistencia en oposición a la presión de turgencia de las raíces; b) un mensaje químico, probablemente involucrando al etileno, que causa engrosamiento de las raíces como forma de vencer la resistencia mecánica; c) otro mensaje químico, probablemente involucrando a la hormona ABA (ácido abscísico), que induce el cierre de estomas en respuesta a la aglomeración de raíces, y que ayuda a conservar agua del suelo, aun cuando los contenidos de humedad son altos (Tardieu et al., 1992); y d) otro mensaje químico, consistente en una acumulación de azúcares en los tejidos de la planta, que causa una reducción en la tasa de fotosíntesis. Ternesí (1994) suministró evidencias de que el confinamiento de raíces también inhibió el crecimiento aéreo de plantas de girasol, respuesta que fue probablemente intermediada por una señal química.

Estas señales enviadas por las raíces son emitidas aun antes del advenimiento de situaciones adversas. Passioura y Stirzaker (1993) describieron estos mecanismos preventivos como respuestas anticipadas (“feedforward”) de las plantas frente a posibles condiciones adversas. Estos autores demostraron que las mismas pueden ser disparadas por determinadas condiciones del suelo, tales como un reducido volumen (efecto “Bonsai”), compactación, desecamiento incipiente, poros excesivamente grandes (suelo muy suelto) y temperatura reducida. Estas condiciones son percibidas por las plantas como síntomas de eventual carencia de recursos, en respuesta a lo cual pueden reducir o eliminar el crecimiento, y alterar su morfología.

La mayor parte del conocimiento acerca de las respuestas vegetales a la compactación se basa en lo que ocurre por debajo de la superficie del suelo. En las secciones siguientes se analiza la reacción de las raíces a su ambiente físico, con énfasis en los efectos de la resistencia mecánica y la disponibilidad de oxígeno.

## **MORFOLOGÍA Y FISIOLOGÍA NORMAL DE LAS RAÍCES**

La mayoría de los estudios sobre raíces se ha dirigido a las monocotiledóneas, y en particular a las gramíneas, debido a su importancia económica. En estas especies, la mayor parte del crecimiento de las raíces ocurre a partir de los meristemos apicales, mientras que en las dicotiledóneas, además de la extensión y ramificación desde los meristemos, el crecimiento también ocurre en forma de engrosamiento como consecuencia de la actividad cambial. Desde el punto de vista de las funciones de absorción de agua y nutrientes, el crecimiento asociado con la actividad meristemática es el de mayor interés.

En una misma planta coexisten varios tipos de raíces. Las gramíneas tienen raíces seminales y adventicias. La primeras incluyen a la raíz del embrión y a las que surgen de los nudos del embrión, mientras que las segundas son las que emergen luego del establecimiento de la planta, a partir de los nudos del tallo. Ambos tipos de raíces difieren en su morfología (Waisel y Eshel, 1991) y fisiología. Bole (1977) encontró que las raíces adventicias de trigo fueron más eficientes que las seminales en la absorción de agua y fósforo.

También se puede diferenciar entre ejes primarios y laterales. Los ejes principales de las raíces son usualmente más gruesos y crecen más rápidamente que las ramas. Russell (1977) indicó que las tasas típicas de crecimiento de raíces de cereales en condiciones favorables son de 2,0 (ejes principales), 0,5 (ramas primarias) y 0,1 cm/día (ramas secundarias). La longevidad de los ejes principales es también mayor que la de las ramificaciones (Fusseder, 1987). Debido a su crecimiento más rápido, la distancia entre el ápice de la raíz y la zona donde ocurre la total suberización de la endodermis es mayor para raíces principales que para las laterales. Esto hace a los ejes primarios más permeables al agua y menos selectivos por nutrientes que los ejes laterales (Waisel y Eshel, 1991). Las

raíces adventicias tienen en general menos ramificaciones que las seminales, y esto explica su mayor eficiencia en la absorción de agua y nutrientes mencionada arriba.

Fitter et al. (1991) establecieron la existencia de dos modelos topológicos extremos para la descripción de raíces: el tipo “espina de pescado” (las ramificaciones ocurren solamente en el eje primario) y el modelo “dicotómico” (cada nudo tiene la misma probabilidad de generar una rama). Ellos concluyeron que el tipo “espina de pescado” tiene un mayor costo para su construcción y mantenimiento y para el transporte de agua y nutrientes, pero una mayor eficiencia de explotación (volumen de suelo explorado por unidad de masa de raíz), particularmente en lo que respecta a recursos móviles (agua y nitrógeno) que el tipo “dicotómico”. Fitter y Stickland (1991) encontraron que especies dicotiledóneas que crecen en suelos de baja fertilidad o aquellas nativas de suelos pobres tienden a tener largas distancias entre ramificaciones y sistemas de raíces más cercanos al tipo “espina de pescado”. Las raíces de especies anuales con alta demanda de nutrientes tienden a ser del tipo “dicotómico” (Fitter, 1991).

Yamauchi et al. (1987) compararon la estructura de las raíces de varias especies de cereales. Basándose en sus características morfológicas, identificaron cuatro grupos de especies. El arroz y otras especies fueron clasificados en uno de los extremos (tipo “concentrado”), con un alto número de raíces adventicias (más de 100 por planta) que tienen un bajo ángulo de inserción y raíces laterales relativamente finas y cortas. En el otro extremo (tipo “disperso”) incluyeron a trigo, maíz, cebada, sorgo, centeno y avena. Este grupo tiene un relativamente bajo número de raíces adventicias (menos de 80) con amplios ángulos de inserción, y laterales largos, vigorosos y sumamente ramificados.

El tipo “concentrado” se asocia con tolerancia a excesos hídricos, mientras que las plantas con raíces de tipo “disperso” son las más tolerantes a deficiencias hídricas. Los tipos “concentrado” y “disperso” se pueden asimilar a los modelos “espina de pescado” y dicotómico”, respectivamente.

Las raíces que crecen en suelos sin restricciones pueden alcanzar tasas de extensión sumamente elevadas. Hackett y Rose (1972) desarrollaron un modelo para describir el crecimiento de una raíz seminal de cebada. En condiciones favorables, 23 días después de la siembra, la longitud total de una raíz seminal fue 720 cm. Los laterales de primer y segundo orden representaban 60 y 34 % de la longitud total, respectivamente. Como se discute en la sección siguiente, las tasas de crecimiento normalmente encontradas en condiciones de campo son mucho menores que las simuladas en este estudio.

## CRECIMIENTO DE LAS RAÍCES EN EL SUELO

Las raíces crecen a impulso de la presión de turgencia en las células meristemáticas. Para que haya crecimiento, esta presión debe superar dos resistencias: la ofrecida por la rigidez de las paredes celulares, y la impuesta por los sólidos del suelo (Dexter, 1987b; Greacen y Oh, 1972).

La máxima presión que las raíces pueden ejercer es entre 0,7 y 1,3 MPa en la dirección axial, y entre 0,4 y 0,6 MPa en la dirección radial (Gill y Bolt, 1955; Misra et al., 1986b). Por consiguiente, si la resistencia del medio supera dichos límites, sería de esperar que no hubiera crecimiento. Sin embargo, el proceso es en la realidad mucho más complejo debido a la naturaleza porosa y a la heterogeneidad de los suelos.

La presión que ejercen las raíces depende de factores exógenos. Ha sido demostrado que la misma aumenta con la resistencia del suelo (Schuurman, 1965) y también con el tamaño de los agregados que son atravesados (Misra et al., 1986a). La resistencia ofrecida por el medio puede ser sustancialmente reducida por la presencia de un sistema continuo de poros de gran dimensión, aun en el caso de que la resistencia de la matriz del suelo sea muy alta (Goss et al., 1984). El tamaño de los espacios porosos del suelo varía entre 2-3 x 10<sup>-3</sup> µm (distancia entre placas de arcilla) y unos pocos centímetros (rajaduras). Las raíces pueden penetrar poros de diámetro mayor que su ancho o ensanchar poros algo menores por compactación radial (Dexter, 1987a), siempre y cuando la resistencia mecánica del suelo no sea demasiado alta. Los diámetros de las raíces de plantas anuales varían entre 20 µm (ramas de segundo orden en gramíneas) y más de 1 cm (raíces pivotantes de dicotiledóneas) (Hamblin, 1985). Dado que las raíces no pueden reducir su diámetro para atravesar poros estrechos (Wiersum, 1957), el tamaño mínimo de poros que es útil para el crecimiento de raíces está determinado por el diámetro de las raíces y la compresibilidad del suelo. La proporción de poros mayores a 100 µm (Gibbs y Reid, 1988) ó 50 µm (Goss, 1977) ha sido propuesta como un indicador de la capacidad de un suelo para soportar el desarrollo de raíces.

Si bien el crecimiento de las raíces resulta directamente de la presión en sentido axial, las fuerzas radiales también tienen una influencia importante: a) son responsables del ensanchamiento de los poros de tamaño algo menor al de las raíces (Greacen et al., 1968; Dexter, 1987a; Schuurman, 1965); b) estas fuerzas pueden reducir la resistencia al causar una fractura del suelo delante del ápice de la raíz (Abdalla et al., 1969; Whiteley et al., 1981), con una efectividad que depende de la resistencia del suelo a la fractura, y de la distancia entre el punto de engrosamiento y el meristemo apical; c) el ensanchamiento de la raíz aumenta la fuerza total aplicada en la dirección axial al aumentar el área de la sección transversal (Abdalla et al., 1969; Barley et al., 1965; Gill y Bolt, 1955); y d) se aumenta la fricción entre raíz y suelo, lo cual mejora el anclaje para ejercer la fuerza longitudinal (Stolzy y Barley, 1968).

## IMPEDANCIA MECÁNICA Y CRECIMIENTO DE LAS RAÍCES

La resistencia o impedancia mecánica del suelo, medida con un penetrómetro, ha sido correlacionada con penetración de raíces. Taylor y Gardner (1963) y Taylor et al. (1966) demostraron que esta relación fue la misma para un amplio rango de tipos de suelo, contenidos de humedad y densidad aparente, lo cual sugiere que se trata de una relación fundamental. Si bien la resistencia a la penetración de un cono es una determinación empírica, igualmente integra muchos, aunque no todos, los factores que regulan la resistencia mecánica del suelo.

Los diversos trabajos de investigación realizados han prestado considerable atención a los valores críticos de RP por encima de los cuales no se produce crecimiento de raíces. Considerando una amplia gama de tipos de suelo, especies vegetales y técnicas experimentales, los valores críticos de RP han variado entre 1,0 y 5,6 MPa (Bengough y Mullins, 1991; Camp y Lund, 1968; Cockroft et al., 1969; Ehlers et al., 1983; Gerard et al., 1982; Grimes et al., 1975; Martino y Shaykewich, 1994; Taylor y Gardner, 1963; Taylor et al., 1966; Vepraskas y Wagger, 1989; Yapa et al., 1990). Esta amplia variación sugiere que la RP medida con un penetrómetro no contempla todos los factores físicos del suelo que afectan el desarrollo de las raíces.

Gerard et al. (1982) determinaron que el valor crítico de RP decrecía a medida que el contenido de arcilla del suelo aumentaba, mientras que lo opuesto fue reportado por Vepraskas y Wagger (1989). Ello sugiere que la relación entre contenido de arcilla y RP crítica no es causal, y que algún otro factor asociado al contenido de arcilla, como por ejemplo la distribución de tamaño de poros, es la variable fundamental que determina las variaciones en la RP crítica. Si el suelo presenta un sistema continuado de poros de gran tamaño, el crecimiento ocurre aun si la RP es alta. Esta podría ser la razón por la cual los valores críticos de RP parecen ser mayores cerca de la superficie que en horizontes inferiores del suelo (Gerard et al., 1982; Grimes et al., 1975; Vepraskas y Wagger, 1989).

Los valores de RP crítica mencionados arriba son hasta seis veces mayores que las máximas presiones que las raíces pueden aplicar. Whiteley et al. (1981) utilizaron penetrómetros de forma y tamaño similares a los de las raíces, y determinaron que la RP crítica fue entre tres y cinco veces mayor que la presión de las raíces. La diferencia puede ser atribuida a la capacidad de las raíces para contorsionarse cuando encuentran obstáculos (Whiteley y Dexter, 1983), a la reducida fricción entre raíz y suelo (Cockroft et al., 1969) y a la capacidad de las raíces para ejercer presiones radiales, lo cual ya fue discutido.

Por debajo del nivel crítico, la tasa de elongación de las raíces aumenta exponencialmente en la medida en que la RP disminuye. El efecto depresivo de la RP se manifiesta aun a muy bajos niveles de resistencia (Bengough y Mullins, 1991; Taylor y Gardner, 1963; Taylor et al., 1966), y parece haber una gran variabilidad en la sensibilidad de las distintas especies a la RP. Taylor y Ratliff (1969) encontraron que un aumento en la RP de 0 a 1 MPa redujo la tasa de elongación de raíces de algodón y maní en 62 y 29 %, respectivamente. Barley et al. (1965) también encontraron diferencias entre especies: al aumentar la RP de 0,9 a 3,4 MPa, la longitud de raíces por plántula disminuyó de 14,2 a 2,1 cm (arvejas) y de 9,4 a 4,8 (trigo). Considerando que la fuerza aplicada por las raíces varía sólo dentro de un rango limitado (Gill y Bolt, 1955; Misra et al., 1986b), la variabilidad interespecífica en la tolerancia a RP se relacionaría con el diámetro de las raíces y su interacción con la geometría de los poros del suelo. Las raíces fibrosas, dado su reducido diámetro, serían más aptas para desarrollarse en suelos con alta RP que las raíces pivotantes.

En estudios en los cuales la RP fue variada mediante modificación del potencial de agua en el suelo, el efecto de la impedancia mecánica sobre la elongación de las raíces puede haber sido distorsionado ya sea por un descenso en la disponibilidad de agua en el extremo de alta RP (Mirreh y Ketcheson, 1973) o por el agotamiento de oxígeno causado por raíces que se acumulan inmediatamente por encima de una capa de suelo compactado (Asady y Smucker, 1989). Estos dos factores pueden haber tenido incidencia en la alta variabilidad observada en la respuesta del crecimiento de raíces a la RP.

A pesar de los inconvenientes relacionados con la rigidez de las sondas metálicas y su diferente forma, tamaño y velocidad de movimiento con respecto a las raíces, los penetrómetros de cono han demostrado ser una valiosa herramienta experimental que provee satisfactorias estimaciones empíricas de la resistencia mecánica del suelo al crecimiento de raíces, particularmente si se combina con información acerca de la porosidad y la distribución del tamaño de los poros.

## RESPUESTA VEGETAL A ALTAS RESISTENCIAS MECÁNICAS DEL SUELO

Las raíces, al ser sometidas a elevadas resistencias mecánicas, reducen su tasa de elongación e incrementan su diámetro (Atwell, 1990a; Barley, 1963; Wilson et al., 1977), se vuelven contorsionadas (Kirkegaard et al., 1992) y por momentos tienden a crecer horizontalmente (Taylor y Burnett, 1964). La producción de raíces laterales es estimulada (Veen, 1982), particularmente sobre el lado convexo de la curvatura (Goss y Russell, 1980). Veen (1982) encontró que las raíces laterales de maíz que se formaron en respuesta a la compactación del suelo eran más largas y ramificadas que los ejes principales. Goss y Russell (1980) demostraron que plantas de cebada sometidas a alta RP produjeron más macollos y raíces adventicias que las plantas testigo. Atwell (1990a), sin embargo,



reportó que plantas de trigo que sufrían alta compactación del suelo demoraron la formación de macollos con relación a las plantas que crecían en suelo suelto.

La concentración interna de varios elementos y compuestos es también alterada por la compactación del suelo. En un estudio con plantas de trigo en la etapa de inicio de macollaje, Atwell (1990b) encontró que la concentración de azúcares y aminoácidos cerca de los ápices de las raíces aumentó como consecuencia de la compactación.

Esto fue atribuido a una reducción en la elongación de las raíces, y provocó un incremento en la presión de turgencia. La concentración de azúcares en los tallos fue 21 % superior en plantas sometidas a compactación que en plantas no afectadas. La alta RP también estimula el exudado de diferentes sustancias. Boeuf-Tremblay et al. (1995) reportaron un incremento en la exudación de compuestos nitrogenados en plantas sometidas a compactación.

Los cambios morfológicos observados en raíces sometidas a alta RP no son solamente la consecuencia de procesos mecánicos, sino que están además regulados por mecanismos hormonales. Goss y Russell (1980) encontraron que radículas de maíz redujeron marcadamente su tasa de elongación durante un período de 10 minutos inmediatamente después de que sus ápices tocaron la matriz del suelo, y unos minutos más tarde recuperaron la velocidad anterior de crecimiento. Este enlentecimiento no fue observado cuando a las raíces se les extirpó los ápices. En otro experimento, los mismos autores aplicaron, durante cuatro días, una presión externa a raíces de cebada y remolacha azucarera, causando una disminución en la tasa de crecimiento. Cuando la presión fue retirada, las raíces recuperaron su velocidad de crecimiento recién tres días más tarde. Estas respuestas sugieren fuertemente el involucramiento de hormonas.

Wilson et al. (1977) analizaron las modificaciones en diversos tejidos de plantas de cebada sometidas a alta RP. Sus resultados se pueden resumir como sigue: a) los vasos del xilema no fueron afectados, excepto cerca del ápice de las raíces, donde sus diámetros fueron levemente reducidos; b) el diámetro del floema fue incrementado, principalmente debido a un mayor número de células; c) la longitud radial de las células de la endodermis se redujo en hasta 80 %, y el volumen de las células de la endodermis se redujo a la mitad; d) la longitud tangencial de las células de la endodermis y el área superficial de endodermis por unidad de longitud de raíz aumentaron; e) el número y volumen total de las células de la corteza aumentó, pero hubo una disminución en el tamaño de las células de la capa interior de la corteza; y finalmente, f) el número y tamaño de las células epidérmicas aumentó. Resultados similares fueron reportados por Atwell (1990a).

Trabajando con raíces de cebada, Lipiec et al. (1991) encontraron que raíces sometidas a suelo compactado presentaban superficies rugosas. Esto fue atribuido a la distorsión en la forma de las células de la epidermis causada por la incrustación de partículas del suelo.

La compactación del suelo también produce cambios a nivel intracelular. Veen (1992) encontró que la compactación del suelo, además de modificar la forma de las células corticales de las raíces adventicias de maíz, produjo la deposición longitudinal de microfibrillas de celulosa en el interior de las paredes celulares. En plantas testigo estas microfibrillas se depositaron en dirección radial. Las raíces con microfibrillas orientadas longitudinalmente restringen el crecimiento axial y favorecen la expansión radial. En opinión de los autores, este cambio en la orientación de las microfibrillas de celulosa en respuesta a la impedancia mecánica del suelo puede haber sido causado solamente por acción del etileno.

El rol del etileno endógeno (formado dentro de la planta) en estas respuestas a la resistencia mecánica fue sugerido por Dawkins et al. (1983), quienes observaron mayores niveles de este gas en raíces creciendo en suelos compactados. La aplicación externa de etefón, una sustancia que rápidamente se convierte en etileno, produjo respuestas similares a las observadas en presencia de alta RP (Jackson, 1983). El etileno se forma en las plantas por oxidación del ácido amino-ciclopropano carboxílico (ACC) en respuesta a ciertas condiciones ambientales o a señales hormonales que estimulan la formación de la enzima ACC-sintetasa (Yang y Hoffman, 1984). Lachno et al. (1982) encontraron que la alta RP del suelo se asoció con una alta concentración de auxina en los ápices de las raíces. La formación de auxina puede perfectamente ser la primera reacción de las plantas a la alta resistencia mecánica del medio, aunque esto no está aun adecuadamente documentado.

## **RESPUESTA VEGETAL A BAJAS DISPONIBILIDADES DE OXÍGENO**

El oxígeno es el aceptor final de electrones en el proceso respiratorio que ocurre normalmente en los suelos. En condiciones de excesos de humedad, el oxígeno se consume rápidamente, y otros aceptores de electrones son utilizados alternativamente, lo cual trae como consecuencia la acumulación de diversas sustancias (ácidos orgánicos, metano, etileno, sulfuro y anhídrido carbónico) que pueden resultar tóxicas para las plantas (Cannell y Jackson, 1981; Russell, 1977). Como consecuencia de la baja eficiencia energética de la respiración anaeróbica, la disponibilidad de energía para las plantas se ve drásticamente reducida (Vartapetian, 1993).

La anaerobiosis provoca diversos cambios morfológicos y fisiológicos en las plantas (Kawase, 1981). Entre las respuestas morfológicas cabe mencionar las siguientes: marchitamiento, epinastia, clorosis de las hojas, senescencia prematura, inhibición de la elongación de los tallos, reducción en el crecimiento de las raíces, y formación de

aerénquima (Russell, 1977). Las raíces sometidas a inundación son más cortas, rectas y ramificadas que aquellas que se desarrollan en suelos bien aireados (Feldman, 1984).

Las especies originarias de suelos húmedos, como el arroz, presentan adaptaciones especiales tanto morfológicas (aerénquima congénito) como fisiológicas (un metabolismo energético más eficiente) que les confieren tolerancia a la anaerobiosis.

Las raíces adventicias de trigo desarrollado en suelos bien aireados tienen espacios porosos internos mayores que los de las raíces seminales. Esto sugiere que las primeras son más importantes que las segundas para la sobrevivencia en condiciones de inundación intermitente (Erdmann et al., 1986). Thomson et al. (1990) encontraron que las raíces seminales y adventicias de trigo con menos de 10 cm de longitud desarrollaron tejido aerénquimatoso luego de ser expuestas a suelo anaeróbico durante varias horas, lo cual no sucedió con raíces más largas.

La habilidad para aumentar la porosidad de las raíces en respuesta a la anoxia difiere entre (van Noordwijk y Brouwer, 1993) y dentro de las especies. Yu et al. (1969) estudiaron los efectos de la inundación sobre las raíces de varias especies de cultivos. La tasa de respiración por unidad de masa de raíz fue máxima para trigo y mínima para cebada, mientras que maíz y girasol presentaron valores intermedios. Dicha tasa estuvo inversamente relacionada con la porosidad de las raíces, que fue de 2,4 % en cebada, y más de 10 % en volumen en los otros cultivos. De los dos cultivares de trigo utilizados, uno demostró una notable capacidad para formar aerénquima en respuesta a la anoxia.

Erdmann y Wiedenroth (1986) demostraron que los trigos modernos y sus especies antecesoras reducen el crecimiento de sus raíces y órganos aéreos en respuesta a la inundación, pero los primeros son menos afectados que los segundos debido a su capacidad para adaptarse a esas condiciones, principalmente a través de la formación de aerénquima.

Como consecuencia de la baja aireación, las raíces de trigo han acelerado la producción de raíces adventicias y la ramificación de las zonas proximales de las raíces seminales (Wiedenroth y Edermann, 1985). Esto puede ser interpretado como un mecanismo de renovación del sistema de raíces, con nuevas raíces desarrollándose cerca de la superficie del suelo, donde la probabilidad de ocurrencia de deficiencia de oxígeno es mínima.

Existen sólidas evidencias para afirmar que el etileno juega un papel central en la regulación de las respuestas vegetales a la anoxia (Jackson, 1985). El etileno es normalmente producido por las raíces. En suelos aireados, este gas difunde con facilidad, pero en suelos con excesos de humedad se acumula causando inhibición de crecimiento y otras respuestas adaptativas (Feldman, 1984). El etileno también es producido en suelos inundados (Smith y Robertson, 1969), y este etileno generado en el suelo también puede tener influencia en las respuestas de las plantas. Un estudio más reciente (Jackson et al., 1994) demostró que la cantidad de ACC, el precursor biosintético del etileno, transferido desde las raíces hacia los tallos de plantas de tomate se incrementó marcadamente unas seis horas luego de aplicado el tratamiento de inundación. Inmediatamente se detectaron síntomas como epinastia de pecíolos, lo cual sugiere que el ACC fue rápidamente oxidado a etileno en los tallos.

En monocotiledóneas sin embargo, las evidencias de un rol del ACC o del etileno en las respuestas adaptativas a la anoxia son más débiles. Larsen et al. (1986) no detectó ningún cambio en las concentraciones de ACC y etileno en plantas de cebada luego de ser sometidas a inundación. Jackson (1994), por otra parte, demostró la existencia de una conexión entre la síntesis de etileno y la formación de aerénquima en plantas de maíz.

Los cultivos pueden sufrir serias pérdidas de rendimiento debidas a los excesos hídricos. Cannell et al. (1984) reportaron que los rendimientos de trigo y cebada invernales sometidos a excesos de agua durante el invierno fueron 30 y 24 % menores, respectivamente, que los correspondientes a cultivos en suelos bien drenados. En Australia, Watson et al. (1976) reportaron pérdidas de grano atribuibles a excesos intermitentes de agua de 40, 39 y 48 % para trigo, cebada y avena, respectivamente.

Tradicionalmente, diversas prácticas de laboreo han sido la principal herramienta para mitigar problemas de compactación del suelo. Sin embargo, la mejora en la estructura lograda a través del laboreo es en general transitoria, particularmente en suelos degradados, con bajo contenido de materia orgánica y pobre estabilidad de agregados (Dexter, 1991). La reiteración de laboreos en el tiempo conduce a un proceso de degradación de la estructura en el mediano y largo plazo.

La actual tendencia mundial hacia la adopción de sistemas agrícolas basados en la siembra directa de los cultivos que, como se discutió antes, puede implicar la ocurrencia de crecientes problemas de compactación, hace necesario buscar nuevas alternativas para lidiar con el problema. En esta sección se presenta el estado actual del conocimiento y las tendencias para futuros desarrollos en este sentido.

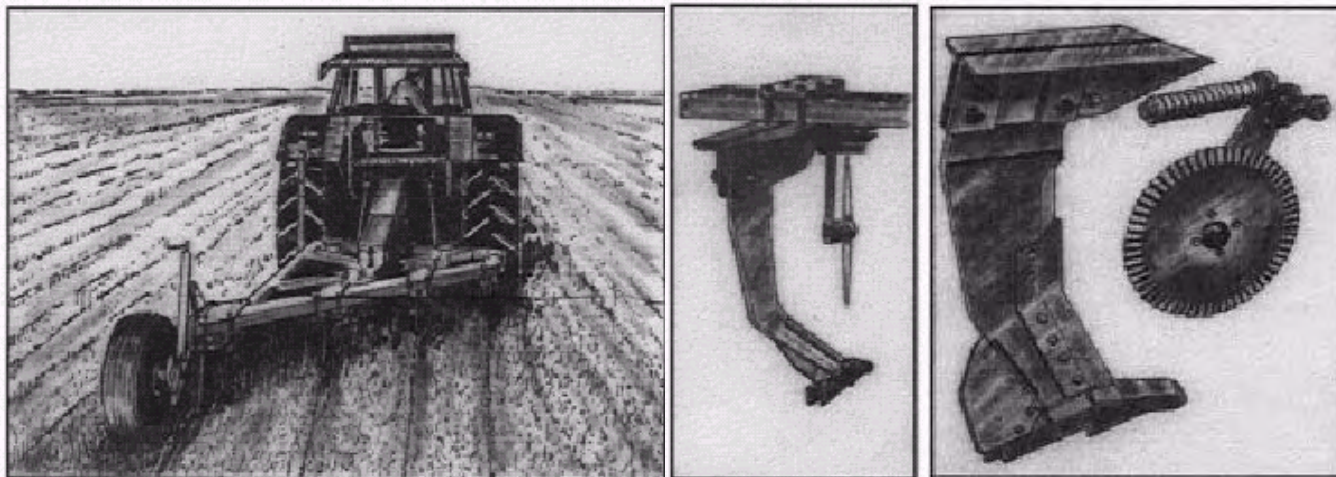
### **AFLOJAMIENTO MECÁNICO DEL SUELO: EL "PARAPLOW"**

Los subsoladores se han usado para reducir la compactación del suelo durante mucho tiempo. Los subsoladores convencionales remueven el suelo en gran medida y, en consecuencia, no son compatibles con el concepto de sistemas conservacionistas.

La efectividad del subsolado, que ha sido reiteradamente demostrada en suelos laboreados (Vepraskas y Miner, 1986), sería aun mayor en sistemas de labranza reducida, como fue demostrado por Busscher y Sojka (1987). Ello puede estar relacionado con la propiedad tixotrópica de los suelos (Dexter, 1991), por la cual los suelos que han sufrido fracturas o moldeado por el laboreo o el tráfico de rodados, son más débiles que suelos indisturbados, aun al mismo contenido de humedad y densidad aparente.

El Paraplow, una herramienta de subsolado desarrollada en Inglaterra hace dos décadas (Pidgeon, 1982), puede ser utilizado para aflojar suelos compactados hasta una profundidad de 50 cm, con muy escasa disturbación de la superficie. Por lo tanto, es una herramienta que puede ser utilizada en sistemas de siembra directa.

### Descripción del Paraplow



**Figura 2.** El Paraplow (adaptado de folletos comerciales)

El Paraplow (Figura 2) consiste en un número de timones montados sobre una barra que tiene una inclinación de 45° con respecto a la dirección de avance en el plano horizontal. Los timones también tienen un ángulo de 45° con respecto a la vertical, y tienen puntas de cincel algo más anchas que el cuerpo del timón. Por encima y detrás de cada punta se ubica una placa de inclinación ajustable. Sobre la barra portaherramientas también se montan grandes discos que cumplen la función de cortar los residuos sobre la superficie del suelo.

La inclinación de los timones produce un levantamiento del suelo a medida que el Paraplow se mueve hacia adelante, ocasionando la fractura del suelo por sus planos de debilidad natural y dejando la superficie apenas disturbada. Las placas ajustables producen un levantamiento adicional y cierto movimiento lateral del suelo el cual, luego del pasaje de la herramienta cae conformando una nueva estructura sin ser invertido.

El requerimiento de potencia de tiro, de acuerdo a lo establecido por los fabricantes, varía entre 20 y 30 kW por timón. No hay muchos estudios científicos que hayan evaluado este aspecto. Karlen et al. (1991) estudiaron los requerimientos energéticos de diferentes implementos de laboreo profundo, incluyendo al Paratill, que es una herramienta similar al Paraplow, en un suelo arenoso franco. Esta herramienta, pasada a una profundidad de 40 cm en condiciones secas, requirió una potencia en la barra de 16,2 kW a una velocidad de avance de 0,84 m s<sup>-1</sup>. El consumo de combustible fue de 22,7 L ha<sup>-1</sup>. Con relación a este estudio, el requerimiento energético es de esperar que sea menor en suelos con contenidos de humedad más altos y mayor en suelos de texturas más finas.

El Paraplow ha sido evaluado en una amplia gama de suelos desde arenosos francos hasta franco arcillosos. La profundidad de trabajo máxima es de 50 cm. Sin embargo, en la mayoría de los trabajos reportados en la literatura la profundidad de operación ha sido entre 30 y 35 cm. El espaciamiento entre timones es usualmente de 50 cm, y algunos estudios han reportado distancias de 76 cm, presumiblemente para lograr una coincidencia con la distancia entre filas de los cultivos. Prácticamente la totalidad de los reportes han demostrado efectos positivos sobre las propiedades físicas del suelo, efectos que tuvieron una residualidad de varios meses.

### Efecto del Paraplow sobre la porosidad del suelo

El efecto más obvio del Paraplow sería una disminución en la densidad aparente del suelo asociado con un incremento en el volumen poroso. Nueve meses luego de haber pasado el Paraplow en un suelo franco limoso, Ehlers y Baeumer (1988) midieron una disminución en la densidad aparente debido al subsolado de 1,4 a 1,3 Mg m<sup>-3</sup> a una profundidad de 35 cm. Erbach et al. (1992) detectaron un efecto similar en cuatro suelos de pobre drenaje en Iowa. En Uruguay, sobre suelos franco limo-arcillosos, el Paraplow pasado a 45 cm de profundidad también disminuyó significativamente la densidad aparente, particularmente en la capa superior del horizonte Bt, efecto que tuvo una residualidad de hasta más de dos años (Martino, 1998).

Por otra parte, varios reportes indicaron pequeños o nulos efectos del Paraplow sobre la densidad aparente de los suelos (Braim et al., 1984; Erbach et al., 1984; Mukhtar et al., 1985; Hipps y Hodgson, 1988a), aun cuando otras propiedades físicas sí fueron afectadas. Esto puede haberse relacionado con las deficiencias de los métodos para medición de densidad aparente en suelos removidos, que en general utilizan muestras de tamaño muy reducido. La medición de densidad aparente en estos casos requeriría muestras sustancialmente grandes debido a la abundancia de poros de gran dimensión y rajaduras.

El aumento en la porosidad causado por el Paraplow se debe casi exclusivamente al efecto sobre los poros grandes. Hipps y Hodgson (1988a) reportaron un incremento de 7,8 a 13,3 % en el volumen de poros mayores a 60µm en un suelo franco areno-arcilloso. Pikul et al. (1990) también registraron un incremento en la macroporosidad de un suelo franco limoso seis meses después del pasaje de un Paraplow. En este caso, el volumen ocupado por macroporos pasó de menos de 1 % a entre 7 y 17 %, según la profundidad considerada.

### **Efecto del Paraplow sobre la capacidad de infiltración de agua del suelo**

Otro efecto consistentemente observado del Paraplow es el incremento en la capacidad de infiltración de agua. Como fue mostrado por Hipps y Hodgson (1988a), muchas de las rajaduras formadas en el perfil del suelo después del pasaje del Paraplow se continúan hasta la superficie. El incremento en la macroporosidad y la continuidad del sistema poroso serían las principales causas del aumento en la capacidad de infiltración.

Mukhtar et al. (1985) estudiaron el efecto de varios sistemas de laboreo sobre la infiltración de agua en cuatro suelos a lo largo de una estación de cultivo. Promediando todos los sitios y fechas de muestreo, la infiltración acumulada en 1 minuto fue 2,44, 1,24 y 0,80 cm para los tratamientos con Paraplow, arado de rejas y cero laboreo, respectivamente. Los valores acumulados en 30 minutos fueron 28,6, 11,7 y 8,5 cm, respectivamente. Los valores fueron máximos en el tratamiento con Paraplow, a pesar de que este tratamiento tenía suelo con mayor contenido de humedad que los demás.

Estas tendencias fueron observadas en los cuatro suelos. Pikul et al. (1990) evaluaron similares tratamientos en un suelo franco limoso. En este caso, las tasas finales de infiltración fueron 23,5, 22,8 y 9,3 mm h<sup>-1</sup> para Paraplow, arado de cincel y cero laboreo, respectivamente.

Clark et al. (1993) evaluaron la influencia de la frecuencia de pasadas de Paratill sobre las propiedades físicas de un suelo pesado erosionado. Las tasas de infiltración estabilizadas fueron 86, 42 y 14 mm h<sup>-1</sup> para el Paratill pasado uno, dos y tres años antes, respectivamente.

Los estudios realizados en Uruguay (Martino, 1998) también demostraron que uno de los principales efectos del Paraplow fue el incremento en la capacidad de infiltración de los suelos, lo cual fue de gran beneficio para los cultivos, especialmente en lo que respecta a la captación de agua de lluvias intensas de primavera y verano. Dos días después de una lluvia de 90 mm, la cantidad de agua total en los 45 cm superficiales del suelo fue de 123 y 142 mm para los tratamientos testigo y subsolado, respectivamente.

Considerando solamente el agua disponible, los respectivos valores fueron 31 y 56 mm. Los subsoladores convencionales, y el Paraplow combinado con laboreo convencional (McConkey et al., 1997) también han mejorado la capacidad de infiltración. Sin embargo, debido a la baja estabilidad de agregados, el desprendimiento de partículas del suelo tiende a obturar los macroporos (Dexter et al., 1987), y la capacidad de infiltración decrece rápidamente en el tiempo. Ehlers y Baeumer (1988) encontraron que la tasa estabilizada de infiltración en un suelo franco limoso fue de 20 y 0 cm día<sup>-1</sup> para los tratamientos de Paraplow y arado de rejas, respectivamente, aplicados seis meses antes.

### **Efecto del Paraplow sobre la humedad del suelo**

Los cambios en la porosidad causados por el Paraplow influyen sobre la dinámica de agua del suelo en varias formas opuestas. En primer lugar, los efectos positivos sobre la tasa de infiltración discutidos en la sección anterior afectan la cantidad de agua que entra al suelo. En segundo término, la actividad de las raíces es mejorada, promoviendo un incremento en el uso de agua por los cultivos, siempre y cuando la disponibilidad de agua lo permita. Finalmente, la mayor porosidad favorece la disipación de energía como calor latente a través de la evaporación de agua, lo que a su vez afecta el régimen térmico del suelo.

Si bien el Paraplow preserva en buena medida los residuos vegetales sobre la superficie del suelo, cierto grado de destrucción de los mismos es inevitable. Erbach et al. (1984) determinaron que el área cubierta por residuos fue de 83 % para cero laboreo, comparado con 75 % para siembra directa con Paraplow. Esta disminución en la cubierta de residuos también incrementaría la cantidad de energía de radiación que alcanza a la superficie del suelo y por consiguiente, la probabilidad de pérdida de agua por evaporación. Esos mismos autores no encontraron diferencias significativas entre tratamientos en cuanto a la rugosidad de la superficie, aunque los valores de este parámetro fueron algo mayores para Paraplow que para el resto. La mayor rugosidad de la superficie del suelo podría conducir a una mayor turbulencia en la capa de aire junto a la superficie, y esto podría causar evaporación adicional.

En síntesis, el Paraplow incrementaría simultáneamente la intensidad de la evapotranspiración y de la infiltración. El balance entre estos procesos contrapuestos determina el contenido de humedad del suelo en un momento dado. Probablemente por esto, se constata una aparente inconsistencia en los efectos del Paraplow sobre la humedad del suelo en los diversos reportes publicados. Algunos autores (Braum et al., 1984; Hipps y Hodgson, 1988) han encontrado que el Paraplow fue efectivo en reducir la incidencia de excesos de agua en climas húmedos. Otros (McConkey et al., 1997) han resaltado las ventajas del Paraplow para capturar humedad en ambientes secos.

Los resultados obtenidos por Ehlers y Beaumer (1988) ilustran bien estos efectos. En un experimento de campo, el contenido de humedad del suelo al inicio de la estación de cultivo fue mayor para laboreo reducido que para Paraplow, particularmente cerca de la superficie. Un mes más tarde, después de un período seco, ambos tratamientos presentaban similar contenido de humedad. Y dos semanas más tarde, después de una lluvia de 60 mm, el suelo con Paraplow tenía mayor cantidad de agua almacenada por debajo de los 30 cm de profundidad. Esto fue atribuido a la mayor tasa de infiltración registrada.

Pikul et al. (1990) determinaron que un suelo con Paraplow poseía mayor capacidad para almacenar agua durante el invierno que el mismo suelo indisturbado. Ellos también notaron que durante períodos de vientos secos y cálidos, la evaporación de agua desde el suelo también fue más alta para Paraplow.

Clark et al. (1993) encontraron que el contenido de humedad del suelo era menor cuando se había pasado un Paratill un año antes que cuando el mismo implemento se había pasado dos y tres años antes. Este efecto fue atribuido a un mayor consumo de agua por el cultivo.

Varias publicaciones han indicado ausencia de efectos del Paraplow sobre la humedad del suelo. Mukhtar et al. (1985) y Erbach et al. (1992) no encontraron diferencias en el contenido volumétrico de agua entre cero laboreo y Paraplow en varios tipos de suelo y épocas del año. En el mismo sentido, Radford et al. (1992) también reportaron ausencia de efectos en un área seca de Australia.

Efecto del Paraplow sobre la resistencia mecánica del suelo Considerando que el Paraplow modifica la densidad y el contenido de humedad que, como fue señalado anteriormente son los principales factores que regulan la resistencia mecánica del suelo, un importante efecto sobre ésta es también esperable. En efecto, la mayoría de los reportes señalan una reducción en la RP de los suelos atribuible al Paraplow (Braum et al., 1984; Erbach et al., 1984; Hipps y Hodgson, 1987; Hipps y Hodgson, 1988a; Ehlers y Baeumer, 1988; Touchton et al., 1989; Hodgson et al., 1989; Chambers et al., 1990; Clark et al., 1993; Martino, 1998).

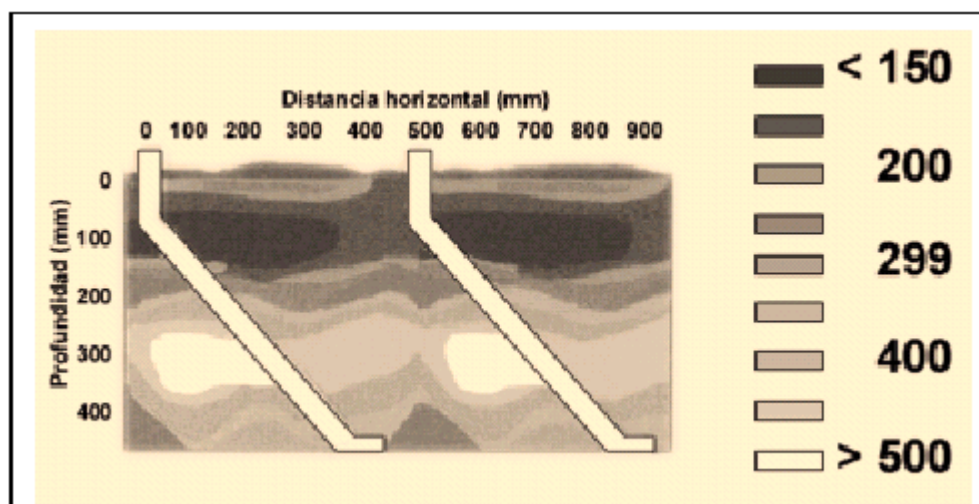
Braum et al. (1984) determinaron que el Paraplow fue tan efectivo como el arado de rejas en reducir la RP hasta 35 cm de profundidad. Inmediatamente luego de pasado el Paraplow, la RP fue de 0,3 MPa comparado con 1,2 MPa para el suelo indisturbado. Siete meses más tarde, ambos tratamientos tenían una RP de 0,6 y 1,1 MPa, respectivamente.

La caracterización de los efectos del Paraplow sobre la resistencia del suelo es dificultada por la alta variabilidad espacial y temporal de este parámetro. Hipps y Hodgson (1988a) registraron la proporción del volumen de suelo en cada una de ocho clases de valores de RP luego de pasar el Paraplow en un suelo franco arenoso-arcilloso. El subsolado incrementó el volumen de suelo con RP menor que 1,5 MPa de 35 a 87 %. Otra manera de expresar estos efectos es a través de la profundidad a la que se alcanza cierto umbral de RP. Hodgson et al. (1989) determinaron que el Paraplow incrementó la máxima profundidad de enraizamiento, medida como la profundidad a la cual la RP alcanzaba un valor de 2 MPa, de 23 a 32 cm.

Los penetrómetros son sumamente convenientes para la medición de la variabilidad espacial de los efectos del Paraplow. El máximo aflojamiento ha sido usualmente observado entre 20 y 35 cm de profundidad (Braum et al., 1984; Busscher et al., 1988; Ehlers y Baeumer, 1988; Hipps y Hodgson 1988a; Martino, 1998). Sin embargo, se aprecia cierta inconsistencia en cuanto a la posición horizontal de los efectos máximos. Busscher et al. (1984) registraron los mínimos valores de RP directamente por debajo del punto de inserción del Paratill en el suelo. Hipps y Hodgson (1988a) por otra parte, reportaron la ocurrencia del máximo efecto del Paraplow, considerando el plano perpendicular a la dirección de avance, en una zona ubicada por encima y al costado de la punta de cincel. Nuestros resultados en La Estanzuela (Martino, 1998) coinciden con estos últimos autores (Figura 3).



**Figura 3.** Efecto del Paraplow sobre la resistencia mecánica del suelo representado como la diferencia (MPa) entre tratamientos con y sin Paraplow en un plano perpendicular a la dirección de avance del implemento. Los valores corresponden a suelo húmedo, ocho meses luego de aplicados los tratamientos.



### Efecto del Paraplow sobre los cultivos

Varios estudios han demostrado que el Paraplow es beneficioso para la implantación de cultivos bajo diversas circunstancias. Hippias y Hodgson (1988b) reportaron un incremento promedio de 7 % en la densidad de plantas de cebada debido al uso del Paraplow 11 meses previo a la siembra. Ello fue atribuido a un mejor contacto entre semilla y suelo en uno de los casos, y a un mejor drenaje del suelo. Resultados similares fueron obtenidos por Braim et al. (1984). Erbach et al. (1992), quienes trabajaron con cuatro suelos de texturas medias y pobre drenaje en Iowa, reportaron que las plantas de maíz emergieron más rápidamente con Paraplow que con cero laboreo, aunque los stands finales de plantas no fueron afectados. Este efecto fue relacionado con la menor cobertura vegetal del suelo con Paraplow, lo cual habría incrementado la temperatura del suelo. Por otra parte, Hippias y Hodgson (1987) no encontraron efectos sobre la emergencia de trigo.

En Uruguay, Martino (1998) encontró un marcado efecto positivo del Paraplow sobre la población de plantas de maíz (56 % de aumento), cebada (22 %) y trigo (14 %). Estos efectos se debieron principalmente a la mayor temperatura y a un mejor drenaje del suelo. No fueron registrados incrementos en la población de plantas de girasol en ninguno de los tres experimentos realizados con este cultivo.

La disponibilidad de nutrientes para las plantas también se ha demostrado que es aumentada por la acción del Paraplow. Braim et al. (1984) detectaron una mayor absorción de N por plantas de cebada en parcelas subsoladas que en las no disturbadas. Este efecto fue también comprobado por Hippias y Hodgson (1988b), y puede haber estado asociado con el hecho de que, como ya fue indicado previamente, el Paraplow mejora la aireación del suelo y la infiltración de agua en el mismo, promoviendo eventualmente una mayor mineralización de la materia orgánica. En otros estudios también se ha demostrado un incremento en la absorción de P y K debido al Paraplow, lo cual se atribuyó a una más eficiente exploración del suelo por las raíces (Ide et al., 1984).

Un notorio efecto del Paraplow es la promoción del desarrollo de raíces debido a una reducida RP. Esto ha sido demostrado para trigo (Ehlers y Baeumer, 1988; Hippias y Hodgson, 1987; Hodgson et al., 1989; Martino, 1998), cebada (Braim et al., 1984; Hippias y Hodgson, 1988a; Martino, 1988) y maíz (Martino, 1998).

El trabajo de Hippias y Hodgson (1988a) brinda una buena ilustración de los efectos del Paraplow sobre las raíces. En este estudio, al comienzo del macollaje, las plantas de cebada presentaban una mayor densidad de raíces en los tratamientos con Paraplow (pasado 7 y 18 meses antes de la siembra) que en el testigo sin subsolado, aunque el tratamiento con laboreo convencional fue el que presentó máximas densidades de raíces. Al final del macollaje, el Paraplow había causado un incremento en la densidad de raíces de hasta 3000 ejes m<sup>-2</sup> (alrededor de 100 % de aumento) con respecto al testigo, efecto que se restringió a la capa de suelo entre 5 y 20 cm de profundidad. La longitud total de raíces al final del macollaje fue incrementada en 12 % en promedio de dos años (de 6900 a 7700 m m<sup>-2</sup>), lo cual resultó de la combinación de menor RP del suelo, incremento en el volumen de poros entre 60 y 300 μm de diámetro, y mayor población de plantas.

Como consecuencia de los efectos positivos del Paraplow sobre las propiedades físicas del suelo y sobre la implantación de los cultivos y desarrollo de raíces, es de esperar un efecto positivo sobre la productividad de los cultivos, lo cual ha sido reportado para varios cultivos. En dos estudios separados, los rendimientos de cebada aumentaron en 5 (Hippias y Hodgson, 1988b) y 19 % (Braim et al., 1984), efecto enteramente debido a una mejora en la sobrevivencia de macollos y a una reducción en el aborto de espiguillas.

En suelos pobremente drenados, el Paraplow aumentó los rendimientos de maíz en 7 a 14 % (Erbach et al., 1992). En este caso, dicho efecto se asoció con una mejor implantación de los cultivos. Reeder et al. (1993) también reportaron incrementos de rendimiento de maíz y soja atribuibles al Paraplow.

El efecto sobre los rendimientos de trigo ha sido sumamente variable, y principalmente dependiente del régimen de humedad. Higgs y Hodgson (1987) reportaron un incremento de 7 % en el rendimiento de trigo de invierno en un año, asociado a reducción en el exceso de agua, y ningún efecto en el año siguiente. Dos estudios realizados en áreas relativamente secas (McConkey et al., 1997; Radford et al., 1992) no encontraron efectos del Paraplow sobre la productividad de trigo. Hodgson et al. (1989) reportaron que el Paraplow utilizado en un suelo que había estado más de tres años sin laboreo causó una disminución de 6 % en el rendimiento de trigo, mientras que ningún efecto fue detectado en las parcelas en las que se había practicado laboreo convencional hasta el año anterior.

Sojka et al. (1997), trabajando en suelos australianos susceptibles a la compactación por pisoteo del ganado en un clima húmedo, constataron un incremento del rendimiento de forraje de avena de 18 %. También en este caso la mitigación del exceso de humedad fue la causa de dicho resultado.

Las respuestas en el rendimiento de los cultivos al uso del Paraplow en Uruguay han sido notoriamente mayores que las encontradas en la literatura. Este implemento causó aumento de la productividad de los cultivos en 11 de los 14 experimentos conducidos, que fue de 102, 36, 29 y 14 % en maíz, girasol, cebada y trigo, respectivamente (Martino, 1998, Figura 4). Las causas de estos aumentos en la productividad han sido un mejor establecimiento de maíz, cebada y trigo, mayor proliferación de raíces en los cuatro cultivos, mejor control de malezas en maíz, y un mayor número de granos por unidad de superficie en trigo y cebada, debido principalmente a mayor sobrevivencia de macollos y menor mortandad de espiguillas. Una pasada de Paraplow aumentó la productividad global de los tres cultivos subsiguientes en 25 a 53 %, con respecto al suelo sin subsolar. El subsolado practicado previo a cada cultivo no produjo ventajas significativas comparado con una pasada cada tres cultivos.

## LABOREO BIOLÓGICO

Otro enfoque para evitar los problemas físicos del suelo en sistemas de siembra directa sería la explotación de la habilidad de ciertas especies para desarrollar sus raíces en suelos con altos niveles de compactación. Estas raíces producirían un sistema de canales en el suelo, el cual podría ser utilizado por las raíces de otros cultivos más susceptibles a la compactación. Dexter (1991) propuso el término “laboreo biológico” para denominar a este proceso, incluyendo también a la acción de organismos del suelo como las lombrices e insectos.

Varias especies vegetales han sido reportadas como adecuadas para este propósito: alfalfa (Blackwell et al., 1990; Radcliffe et al., 1986), colza (Shaffer et al., 1990), trébol de olor (Bowen, 1981) y lupino (Atwell, 1988). Los mecanismos responsables por esta habilidad no son conocidos. Materechera et al. (1991) sugirieron que las raíces de las dicotiledóneas, que tienen grandes diámetros, son más aptas para penetrar suelos duros que las raíces de las monocotiledóneas. Estos autores compararon las respuestas de 22 especies a la compactación del suelo, encontrando que la tasa de elongación fue reducida en 97 % en cebada, trigo y avena, las tres especies más susceptibles, y en 88 % en lupino, la especie más tolerante.

Resultados preliminares obtenidos en La Estanzuela (Martino, sin publicar) han demostrado que la alfalfa y la achicoria desarrollaron sistemas de biocanales más profundos que los de festuca, trébol rojo y trébol blanco. Ello ha resultado en una mayor capacidad de infiltración de agua. Aún no se ha evaluado los efectos de estas especies sobre la potencialidad productiva del suelo.

La alta estabilidad de los canales de las raíces se relacionaría con su orientación predominantemente vertical, lo cual los protegería del eventual sellado debido a fuerzas compactivas que también son verticales. La compresión localizada de las paredes de dichos canales por la acción de la presión radial ejercida por las raíces también contribuiría a la longevidad de los canales si el suelo no se laboreo. La ausencia de laboreo, la verticalidad del sistema de raíces y las presiones radiales ejercidas por las raíces son todos factores que conducen a la creación de un adecuado sistema de biocanales de larga duración en los suelos.

El proceso de laboreo biológico es sin dudas muy positivo en cuanto a la mejora en la capacidad de infiltración de agua, en el intercambio de gases entre suelo y atmósfera y en la penetrabilidad por las raíces. Sin embargo, los beneficios del laboreo biológico en cuanto a la posibilidad de lograr altas productividades en suelos altamente compactados están aun lejos de ser demostrados, y son motivo de diversas especulaciones.

Las dudas acerca de la eficacia de los canales creados en el suelo por las raíces se basan en varios hechos. En primer lugar, como fue demostrado por Whiteley y Dexter (1983), las raíces “prefieren” crecer a través de poros y rajaduras más que penetrar agregados de alta resistencia. Ello sugiere que el volumen de suelo que es efectivamente explorado por un sistema de raíces creciendo en suelos compactados sería muy limitado, aun cuando éstos presenten numerosos biocanales.

En segundo término, es posible asumir que las raíces de cultivos sucesivos que crecen a través de los mismos canales pueden agotar algunos nutrientes poco móviles en zonas localizadas del perfil del suelo, principalmente en las paredes de esos canales.

En tercer lugar, ha sido demostrado que los ápices de las raíces que crecen en poros grandes o rajaduras pueden percibir un pobre contacto con el suelo y generar señales hormonales que ocasionen inhibiciones del crecimiento general de la planta (Stirzaker et al., 1996; Passioura y Stirzaker, 1993). Es necesario un gran esfuerzo de investigación para resolver éste y los otros problemas señalados anteriormente.

## EXPLOTACIÓN DE LA VARIABILIDAD GENÉTICA DE LOS CULTIVOS

Ciertas características asociadas con resistencia o tolerancia a la resistencia mecánica o a la anoxia presentan variabilidad genética intraespecífica. Estas características podrían ser identificadas para seleccionar cultivares que puedan ser utilizados en ambientes con restricciones físicas del suelo.

La genética de los sistemas de raíces es muy poco conocida como consecuencia de los escasos esfuerzos de investigación realizados en el pasado. Zobel (1991) indicó la existencia de una amplia variabilidad genética en las características morfológicas de las raíces y en sus respuestas frente a variaciones en las condiciones ambientales, las cuales son reguladas generalmente por múltiples genes. Este autor resaltó la necesidad de nuevas herramientas estadísticas para separar la interacción genotipo por ambiente y para estimar la heredabilidad de dichas características.

Sharma y Lafever (1992) revelaron la existencia de una gran variabilidad genética en varias características de las raíces entre 42 cultivares de trigo, y que la longitud de las raíces era controlada por mecanismos genéticos aditivos. Masle (1992) también demostró que los cultivares modernos y especies antecesoras de trigo y cebada presentan importante variabilidad en características de las raíces asociadas con la tolerancia a alta resistencia mecánica de los suelos.

La alta resistencia mecánica y la deficiencia de oxígeno inducen respuestas similares en la morfología de las raíces, presumiblemente debido a que ambas estarían intermediadas por la síntesis de etileno en las plantas. Dado que la vía metabólica de la biosíntesis de etileno es bien conocida, y considerando que las enzimas ACC sintetasa y ACC oxidasa están reguladas por genes individuales, Ecker (1995) sugirió la posibilidad de manipular genéticamente a las plantas para controlar la síntesis de etileno y así inducir o evitar ciertas respuestas de las plantas.

Las dificultades metodológicas para la medición de raíces y el hecho de que el muestreo de raíces puede destruir valiosos materiales vegetales, son dos grandes obstáculos para la inclusión de características de raíces en los programas de mejoramiento genético.

Un enfoque alternativo sería la selección de cultivares adaptados a condiciones de siembra directa. Sin embargo, diversos intentos en este sentido no han dado resultados positivos, presumiblemente en razón de la imposibilidad de detectar interacciones entre genotipo y ambiente (Cox, 1991; Hwu y Allan, 1992).

La interacción entre genotipo y sistema de laboreo medida en rendimiento de grano de trigo y cebada ha sido de escasa relevancia en estudios realizados en Uruguay (Martino, 1994). En otras variables, sin embargo, se ha apreciado cierto grado de interacción. En un trabajo realizado en La Estanzuela, se detectó variabilidad genética en la respuesta de la emergencia de plantas al incremento en la tasa de difusión de oxígeno. El cultivar de trigo Estanzuela Federal mostró una mayor habilidad para germinar en condiciones de baja disponibilidad de oxígeno (como las observadas en siembra directa) que otros cultivares (Martino, sin publicar). Este cultivar se caracteriza por tener semillas de reducido tamaño, lo cual podría implicar una menor demanda de oxígeno para el proceso germinativo que en cultivares con semillas más grandes. Esta puede haber sido la razón de la interacción observada, y estos resultados sugieren la posibilidad, que es necesario comprobar experimentalmente, de que los cultivares de semilla pequeña se adapten mejor a condiciones de siembra directa, en las que la incidencia de excesos hídricos sería mayor.

## LITERATURA CITADA

- ABDALLA, A.M.; HERRIARATCHI, D.R.P. y REECE, A.R. 1969. The mechanics of root growth in granular media. *J. agric. Engng. Res.* 14:236-248.
- AKRAM, M. y KEMPER, W.D. 1979. Infiltration of soils as affected by the pressure and water content at the time of compaction. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 43:1080-1086.
- ARMBRUSTER, K.; HERTWIG, A. y KUTZBACH, H.D. 1990. An improved design of cone penetrometer. *J. agric. Engng. Res.* 46:219-222.
- ARVIDSSON, J. y HÅKANSSON, I. 1996. Do effects of soil compaction persist afterploughing? Results from 21 long-term field experiments in Sweden. *Soil Till. Res.* 39:175-197.
- ASADY, G.H. y SMUCKER, J.M. 1989. Compaction and root modifications of soil aeration. *Soil Sci. Soc. Am.* 53:251-254.
- ATWELL, B.J. 1988. Physiological responses of lupin roots to soil compaction. *Pl. Soil* 111:277-281.
- 1990a. The effect of soil compaction on wheat during early tillering I. Growth, development and root structure. *New Phytol.* 115:29-35.



- , 1990b. The effect of soil compaction on wheat during early tillering II. Concentrations of cell constituents. *New Phytol.* 115:37-41.
- , 1993. Response of roots to mechanical impedance. *Environ. Exp. Bot.* 33:27-40 248
- AYERS, P.D. y BOWEN, H.D. 1987. Predicting soil density using cone penetration resistance and moisture profiles. *Trans. ASAE* 30:1331-1336.
- y PERUMPRAL, J.V. 1982. Moisture and density effect on cone index. *Trans. ASAE* 25:1169-1172.
- BAIRD, D.D.; UPCHURCH, R.P.; HOMESLEY, W.B. y FRANZ, J.E. 1971. Introduction of a new broad spectrum post-emergence herbicide class with utility for herbaceous perennial weed control. *Proceedings of the 26th North Central Weed Control Conference*, p. 64-68.
- BAKER, C.J.; SAXTON, K.E. y RITCHIE, W.R. 1996. *No-tillage seeding. Science and practice.* CAB International. University Press, Cambridge.
- BARLEY, K.P. 1963. Influence of soil strength on the growth of roots. *Soil Sci.* 96:175- 180.
- y GREACEN, E.L. 1967. Mechanical resistance as a soil factor influencing the growth of root and underground shoots. *Adv. Agron.* 19: 1-43.
- ; FARRELL, D.A. y GREACEN, E.L. 1965. The influence of soil strength on the penetration of a loam by plant roots. *Aust. J. Soil Res.* 3: 69-79.
- BAR-YOSEF, B. y LAMBERT, J.R. 1981. Corn and cotton root growth in response to soil impedance and water potential. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 45: 930-935.
- BENGOUGH, A.G. y MULLINS, C.E. 1990. The resistance experienced by roots growing in a pressurised cell. A reappraisal. *Pl. Soil* 123: 73-82.
- y MULLINS, C.E. 1991. Penetrometer resistance, root penetration and root elongation rate in two sandy loam soils. *Pl. Soil* 131:59-66.
- BLACKWELL, P.S.; GREEN, T.W. y MASON, W.K. 1990. Responses of biopore channels from roots to compression by vertical stresses. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 54:1088-1091.
- BLACKLOW, W.M. 1972. Influence of temperature on germination and elongation of the radicle and shoot of corn (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* 12:647-650.
- BLEVINS, R.L.; HOLOWAYCHUCK, N. y WILDING, L.P. 1970. Micromorphology of soil fabric at tree root-soil interface. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 34:460-465.
- BOEUF-TREMBLAY, V.; PLANTUREUX, S. y GUCKERT, A. 1995. Influence of mechanical impedance on root exudation of maize seedlings at two development stages. *Pl. Soil* 172:279-287.
- BÖHM, W. 1979. *Methods of studying root systems.* Ecological Studies Vol. 33. Springer-Verlag, Berlin
- BOLE, J.B. 1977. Uptake of 3HHO and 32P by roots of wheat and rape. *Pl. Soil* 46:297-307.
- BOURGET, S.J.; FINN, B.J. y DOW, B.K. 1966. Effects of different soil moisture tensions on flax and cereals. *Can. J. Soil Sci.* 46:213-216.
- BOWEN, H.D. 1981. Alleviating mechanical impedance. **In:** Arkin, G.F. and Taylor, H.M. *Modifying the root environment to reduce crop stresses.* ASAE Monograph No.4., St. Joseph, Michigan, pp.18-57.
- BOWEN, G.D. 1991. Soil temperature, root growth, and plant function. **In:** Waisel, Y., Eshel, A. and Kafkafi, U., eds., *Plant roots: the hidden half.* Ch. 15, pp. 309-330. Marcel Dekker, Inc., New York.
- BRADFORD, J.M.; FARRELL, D.A. y LARSON, W.E. 1971. Effect of overburden pressure on penetration of fine metal probes. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 35:12-15.
- BRAIM, M.A.; CHANEY, K. y HODGSON, D.R. 1984. Preliminary investigation on the response of spring barley (*Hordeum sativum*) to soil cultivation with the Paraplow. *Soil Till. Res.* 4:277-293.
- BROWN, H.J.; CRUSE, R.M.; ERBACH, D.C. y MELVIN, S.W. 1992. Tractive device effects on soil physical properties. *Soil Till. Res.* 22:41-53.
- BRUAND, A.; COUSIN, I.; NICOULLAUD, B.; DUVAL, O. y BÉGON, C. 1996. Backscattered electron scanning images of soil porosity for analyzing soil compaction around roots. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 60:895-901.
- BUSSCHER, W.J. y SOJKA, R.E. 1987. Enhancement of subsoiling effect on soil strength by conservation tillage. *Trans. ASAE* 30:888-892.
- ; KARLEN, D.L.; SOJKA, R.E. y BURNHAM, K.P. 1988. Soil and plant response to three subsoiling implements. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 52:804-809.
- CAMP, C.R. y GILL, W.R. 1969. The effect of drying on soil strength parameters. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 33:641-644.
- CAMP, C.R. Jr. y LUND, Z.F. 1968. Effect of mechanical impedance on cotton root growth. *Trans. ASAE.* 11:188-190.
- CANNELL, R.Q. y JACKSON, M.B. 1981. Alleviating aeration stresses. **In:** Arkin, G.F. and Taylor, H.M. *Modifying the root environment to reduce crop stresses.* ASAE Monograph No. 4. ASAE, St. Joseph, Michigan. Ch. 5, pp. 141-192.
- , BELFORD, R.K.; GALES, K.; THOMSON, R.J. y WEBSTER, C.P. 1984. Effects of waterlogging and drought on winter wheat and winter barley grown on a clay and a sandy loam soil I. Crop growth and yield. *Pl. Soil* 80:53-66.
- CHAMBERS, R.; NATHO-JINA, S.; WEIL, C. y MCKYES, E. 1990. Crop rotations and subsoiling on compacted clay soils. *American Society of Agricultural Engineers. 1990 International Summer Meeting. Columbus, Ohio. Paper 90-1102*, pp. 1-11.
- CHAUDHARY, M.R.; GAJRI, P.R.; PRIHAR, S.S. y KHERA, R. 1985. Effect of deep tillage on soil physical properties and maize yields on coarse textured soils. *Soil Till. Res.* 6:31-44.
- CHRISTENSEN, N.B.; SISSON, J.B. y BARNES, P.L. 1989. A method for analyzing penetration resistance data. *Soil Till. Res.* 13:83-91.
- CLARK, R.L.; RADCLIFFE, D.E.; LANGDALE, G.W. y BRUCE, R.R. 1993. Soil strength and water infiltration as affected by paratillage frequency. *Trans. ASAE* 36:1301-1305

- COCKROFT, B., BARLEY, K.P. y GREACEN, E.L. 1969. The penetration of clays by fine probes and root tips. *Aust. J. Soil Res.* 7:333-348.
- COX, D.J. 1991. Breeding for hard red winter wheat cultivars adapted to conventional-till and no-till systems in northern latitudes. *Euphytica* 58:57-63.
- CROSSETT, R.N.; CAMPBELL, D.J. y STEWART, H.E. 1975. Compensatory growth in cereal root systems. *Pl. Soil* 43:673-683.
- CRUSE, R.M.; CASSEL, D.K.; STITT, R.E. y AVERETTE, F.G. 1981. Effect of particle surface roughness on mechanical impedance of coarse-textured soil materials. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 45:1210-1214.
- DA SILVA, A.P. y KAY, B.D. 1996. The sensitivity of shoot growth of corn to the least limiting water range of soils. *Pl. Soil* 184:323-329.
- ; KAY, B.D. y PERFECT, E. 1994. Characterization of the least limiting water range. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 58:1775-1781.
- DAVIES, J.A. e IDSO, S.B. 1979. Estimating the surface radiation balance and its components. **In:** Barfield, B.J. y Gerber, J.F., eds. *Modification of the aerial environment of plants*. ASAE Monograph No. 2, Ch. 3.3, pp. 183-210. American Society of Agricultural Engineers, St. Joseph, Michigan.
- DAWKINS, T.C.K.; ROBERTS, J.A. y BRERETON, J.C. 1983. Mechanical impedance and root growth- The role of endogenous ethylene. **In:** Jackson, M.B. y Stead, A.D., eds., *Growth regulators in root development*, Monograph No. 10. British Plant Growth Regulator Group, Oxford, England. pp. 55-71.
- DEXTER, A.R. 1978. A stochastic model for the growth of root in-tilled soil. *J. Soil. Sci.* 29: 102-116.
- , 1987a. Compression of soil around roots. *Pl. Soil* 97:401-406.
- , 1987b. Mechanics of root growth. *Pl. Soil* 98:303-312.
- , 1991. Amelioration of soil by natural processes. *Soil Till. Res.* 20:87-100
- , RADKE, J.K. y HEWITT. 1983. Structure of a tilled soil as influenced by tillage, wheat cropping and rainfall. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 47:570-575.
- ECKER, J.R. 1995. The ethylene signal transduction pathway in plants. *Science* 268:667-675.
- EHLERS, W. y BAEUMER, K. 1988. Effect of the Paraplow on soil properties and plant performance. *International Soil Tillage Research Organization, 11th International Conference*. Edinburgh, Scotland. 2:637-642.
- , KÖPKE, U.; HESSE, F. y BÖHM, W. 1983. Penetration resistance and root growth of oats in tilled and untilled loess soil. *Soil Till. Res.* 3:261-275.
- ERBACH, D.C.; BENJAMIN, J.G.; CRUSE, R.M.; ELAMIN, M.A.; MUKHTAR, S. y CHOI, C.H. 1992. Soil and crop response to tillage with Paraplow. *Trans. ASAE* 35:1347-1354.
- ; CRUSE, R.M.; ELAMIN, M.A.; MUKHTAR, S.; BENJAMIN, J.G. y CHOI, C.H. 1984. Soil condition and corn growth response to paraplowing. *American Society of Agricultural Engineers, 1984 Summer Meeting*. Knoxville, Tennessee. Paper 84-1013, pp.1-17.
- ERDMANN, B. y WIEDENROTH, E.M. 1986. Changes in the root system of wheat seedlings following root anaerobiosis II. Morphology and anatomy of evolution forms. *Ann. Bot.* 58:607-616.
- ; HOFFMANN, P. y WIEDENROTH, E.M. 1986. Changes in the root system of wheat seedlings following root anaerobiosis I. Anatomy and respiration of *Triticum aestivum* L.. *Ann. Bot.* 58:597-605.
- ERICKSON, A.E. 1982. Tillage effects on soil aeration. **In:** *Predicting tillage effects on soil physical properties and processes*. ASA. Sp. Publ. 44:91-104
- FARRELL, D.A. y GREACEN, E.L. 1966. Resistance to penetration of fine metal probes in compressible soil. *Aust. J. Soil Res.* 4:1-17.
- FELDMAN, L.J. 1984. Regulation of root development. *Ann. Rev. Pl. Physiol.* 35:223-242.
- FITTER, A.H. 1991. Characteristics and functions of root systems. **In:** Waisel, Y., Eshel, A. y Kafkafi, U., eds., *Plant roots: the hidden half*. Ch. 1, pp. 3-25. Marcel Dekker, Inc., New York.
- , y STICKLAND, T.R. 1991. Architectural analysis of plant root systems 2. Influence of nutrient supply on architecture in contrasting plant species. *New Phytol.* 118:383-389.
- ; STICKLAND, T.R.; HARVEY, M.L. y WILSON, G.W. 1991. Architectural analysis of plant root systems 1. Architectural correlates of exploitation efficiency. *New Phytol.* 118:375-382.
- FREITAG, D.R. 1968. Penetration tests for soil measurements. *Trans. ASAE* 11:750-753.
- , 1979. History of wheels for off-road transport. *J. Teramech.* 16:49-68.
- FUSSEDER, A. 1987. The longevity and activity of the primary root of maize. *Pl. Soil* 101:257-265.
- GAY, C.; CORBINEAU, F. y COME, D. 1991. Effects of temperature and oxygen on seed germination and seedling growth in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Environ. Exp. Bot.* 31:193-200.
- GARDNER, W.R. 1960. Dynamic aspects of water availability to plants. *Soil Sci.* 89:63-73.
- GERARD, C.J.; SEXTON, P. y SHAW, G. 1982. Physical factors influencing soil strength and root growth. *Agron. J.* 74:875-879.
- GIBBS, R.J. y REID, J.B. 1988. A conceptual model of changes in soil structure under different cropping systems. *Adv. Soil Sci.* 8:123-149.
- GILL, W.R. y BOLT, G.H. 1955. Pfeffer's studies on the root growth pressures exerted by plants. *Agron. J.* 47:166-168.
- GOSS, M.J. 1977. Effects of mechanical impedance on root growth in barley (*Hordeum vulgare* L.). I. Effects on the elongation and branching of seminal root axes. *J. Exp. Bot.* 28: 96-111.
- ; EHLERS, W.; BOONE, F.R.; WHITE, I. y HOWSE, K.R. 1984. Effects of soil management practice on soil physical conditions affecting root growth. *J. agric. Engng. Res.* 30:131-140.

- GOSS, M.J. y RUSSELL, R.S. 1980. Effects of mechanical impedance on root growth in barley ( *Hordeum vulgare* L.). III. Observations on the mechanism of response. *J. Exp. Bot* 31: 577-588.
- GRABLE, A.R. 1971. Effects of compaction in content and transmission of air in soils. *Soil Sci.* 9:769-779.
- GRANT, R.F. 1993. Simulation model of soil compaction and root growth II. Model performance and validation. *Pl. Soil* 150:15-24.
- GREACEN, E.L., 1960. Water content and soil strength. *J. Soil Sci.* 11:313-333.
- y OH, J.S. 1972. Physics of root growth. *Nature* 235:24-25.
- ; FARRELL, D.A. y COCKROFT, B. 1968. Soil resistance to metal probes and plant roots. Transactions of the 9th International Congress of Soil Science 9:769-779.
- GRIMES, D.W.; MILLER, R.J. y WILEY, P.L. 1975. Cotton and corn root development in two field soils of different strength characteristics. *Agron. J.* 67:519-523.
- GUIDI, G.; POGGIO, G. y PETRUZZELLI, G. 1985. The porosity of soil aggregates from bulk soil and from soil adhering to roots. *Pl. Soil* 87:311-314.
- GUPTA, S.C.; SHARMA, P.D. y DEFRANCHI, S.A. 1989. Compaction effects on soil structure. *Adv. Agron.* 42:311-338.
- HACKETT, C. y ROSE, D.A. 1972. A model on the extension and branching of a seminal root of barley, and its use in studying relations between root dimensions I. The model. *Aust. J. biol. Sci.* 25:669-679.
- HAMBLIN, A.P. 1985. The influence of soil structure on water movement, crop root growth, and water uptake. *Adv. Agron.* 38:95-157.
- HANKS, R.J. 1992. Applied soil physics. Soil water and temperature applications. 2<sup>nd</sup> ed., Springer-Verlag, New York.
- HENDERSON, C.; LEVEETT, A. y LISLE, D. 1988. The effects of soil water content and bulk density on the compactability and soil penetration resistance of some Western Australia sandy soils. *Aust. J. Soil Res.* 26:391-400.
- HILL, R.L. y MEZA-MONTALVO, M. 1990. Long-term wheel traffic effects on soil physical properties under different tillage systems. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 54:865-870.
- HILLEL, D. 1980. Fundamentals of soil physics. Academic Press, Toronto. pp. 217-224.
- HIPPS, N.A. y HODGSON, D.R. 1987. The effect of a slant-legged subsoiler on soil compaction and the growth of direct-drilled winter wheat. *J. Agric. Sci.* 109:79-85.
- y HODGSON, D.R. 1988a. Residual effects of a slant-legged subsoiler on same soil physical conditions and the root growth of spring barley. *J. Agric. Sci.* 110:481-489.
- y HODGSON, D.R. 1988b. Residual effects of a slant-legged subsoiler on shoot growth and grain yield of spring barley. *J. Agric. Sci.* 111:385-391.
- HODGSON, D.R.; HIPPS, N.A. y BRAIM, M.A. 1989. Direct drilling compared with ploughing for winter wheat grown continuously and the effects of subsoiling. *Soil Use Manag.* 5:189-194
- HWU, K.K. y ALLAN, R.E. 1992. Natural selection effects in wheat populations grown under contrasting tillage systems. *Crop Sci.* 32:605-611.
- IDE, G., HOFMAN, G., OSSEMERCT, C. y van RUYMBEKE, M. 1984. Root-growth response of winter barley to subsoiling. *Soil Till. Res.* 4:419-431.
- JACKSON, M.B. 1983. Regulation of root growth and morphology by ethylene and other externally applied substances. **In:** Jackson, M.B. y Stead, A.D., eds., Growth regulators in root development, Monograph No. 10. British Plant Growth Regulator Group, Oxford, England. pp. 103-116.
- 1985. Ethylene and responses of plants to soil waterlogging and submergence. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 36:145-174.
- 1994. Root-to-shoot communication in flooded plants: involvement of abscisic acid, ethylene, and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. *Agron. J.* 86:775-782.
- ; ATTWOOD, P.A., BRAILSFORD, R.W., COUPLAND, D., ELSE, M.A., ENGLISH, P.J. y SUMMERS, J.E. 1994. Hormones and root-shoot relationships in flooded plants - an analysis of methods and results. *Pl. Soil* 167:99-107.
- JAYAWARDANE, N.S. y BLACKWELL, J. 1990. Use of the neutron method in assessing the changes in soil strength of undisturbed and ameliorated transitional red-brown earths during soil drying cycles. *Aust. J. Soil Res.* 28:167-176.
- KARLEN, D.L.; BUSSCHER, W.J.; HALE, S.A.; DODD, R.B.; STRICKLAND, E.E. y GARNER, T.H. 1991. Drought condition energy requirement and subsoiling effectiveness for selected deep tillage implements. *Trans. ASAE* 34:1967-1972.
- KAWASE, M. 1981. Anatomical and morphological adaptation of plants to waterlogging. *HortSci.* 16:8-12.
- KIRKEGAARD, J.A.; TROEDSON, R.J.; So, H.B. y KUSHWAHA, B.L. 1992. The effect of compaction on the growth of pigeonpea on clay soils II. Mechanisms of crop response and seasonal effects on an oxisol in a humid coastal environment. *Soil Till. Res.* 24:129-147.
- KLUTE, A. 1986. Methods of soil analysis. Part I. Physical and Mineralogical Methods. Agronomy Series N° 9. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin.
- KOOLEN, A.J. y VAANDRAGE, P. 1984. Relationships between soil mechanical properties. *J. Agric. Eng. Res.* 29:313-319.
- LACHNO, D.R.; HARRISON-MURRAY, R.S. y AUDUS, L.J. 1982. The effects of mechanical impedance to growth on the levels of ABA and IAA in root tips of *Zea mays* L.. *J. Exp. Bot.* 33:943-951.
- LARSEN, O.; NILSEN, H.G. y AARNES, H. 1986. Response of young barley plants to waterlogging, as related to concentration of ethylene and ethane. *J. Plant Physiol.* 122:365-372
- LARSON, W.E.; GUPTA, S.C. y USECHE, R.A. 1980. Compression of agricultural soils from eight soil orders. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 44:450-457.
- LEMON, E.R. y ERICKSON, A.E. 1952. The measurement of oxygen diffusion in the soil with a platinum microelectrode. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 16:160-163.

- LETEY, J. 1985. Relationship between soil properties and crop production. *Adv. Soil Sci.* 1:273-294.
- . 1991. The study of soil structure: science or art. *Aust. J. Soil Res.* 29:699-707.
- LÓPEZ-CASTAÑEDA, C.; RICHARDS, R.A.; FARQUHAR, G.D. y WILLIAMSON, R.E. 1996. Seed and seedling characteristics contributing to variation in early vigor among temperate cereals. *Crop Sci.* 36:1257-1266.
- LIPIEC, J.; HÅKANSSON, I.; TARKIEWICZ, S. y KOSSOWSKI, J. 1991. Soil physical properties and growth of spring barley as related to the degree of compactness of two soils. *Soil Till. Res.* 19:307-317.
- McCONKEY, B.G.; ULRICH, D.J. y DYCK, F.B. 1997. Slope position and subsoiling effects on soil water and spring wheat yield. *Can. J. Soil Sci.* 77:83-90.
- MARTINO, D.L. 1994. Jornada de Cultivos de Invierno. INIA La Estanzuela.
- . 1998. Alleviation of soil physical constraints in direct-seeding systems in Uruguay. Tesis Ph.D. University of Manitoba, Canada.
- , y Shaykewich, C.F. 1994. Root penetration profiles of wheat and barley as affected by soil penetration resistance in field conditions. *Can. J. Soil Sci.* 74:193-200.
- MARSILI, A. y SERVADIO, P. 1996. Compaction effects of rubber or metal-tracked tractor passes on agricultural soils. *Soil Till. Res.* 37:37-45.
- MASLE, J. 1992. Genetic variation in the effects of root impedance on growth and transpiration rates of wheat and barley. *Aust. J. Pl. Physiol.* 19:109-125.
- MATERECHERA, S.A., DEXTER, A.R. y ALSTON, A.M. 1991. Penetration of very strong soils by seedling roots of different plant species. *Pl. Soil* 135:31-41.
- MIELKE, L.N., POWERS, W.L., BADRI, S. y JONES, A.J. 1994. Estimating soil water content from soil strength. *Soil Till. Res.* 31:199-209.
- MIRREH, H.F., y KETCHESON, J.W. 1972. Influence of soil bulk density and matric pressure on soil resistance to penetration. *Can. J. Soil Sci.* 52:477-483.
- y KETCHESON, J.W. 1973. Influence of soil water matric potential and resistance to penetration on corn root elongation. *Can. J. Soil Sci.* 53:383-388.
- MISRA, R.K.; DEXTER, A.R. y ALSTON, A.M. 1986a. Penetration of soil aggregates of finite size II. Plant roots. *Pl. Soil* 94:59-85.
- ; DEXTER, A.R. y ALSTON, A.M. 1986b. Maximum axial and radial growth pressures of plant roots. *Pl. Soil* 95:315-326.
- MUKHTAR, S.; BAKER, J.L.; Horton, R. y ERBACH, D.C. 1985. Soil water infiltration as affected by the use of the Paraplow. *Trans. ASAE* 28:1811-1816.
- MWALE, S.S.; AZAM-ALI, S.N.; CLARK, J.A.; BRADLEY, R.G. y CHATHA, M.R. 1994. Effects of temperature on the germination of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Seed Sci. Technol.* 22:565-571.
- NIMMO, J.R. 1997. Modelling structural influences on soil water retention. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 61:712-719.
- O'SULLIVAN, M.F.; DICKINSON, J.W., y CAMPBELL, D.J. 1987. Interpretation and presentation of cone resistance data in tillage and traffic studies. *J. Soil Sci.* 38:137-148.
- PASSIOURA, J.B. y STIRZAKER, R.J. 1993. Feedforward responses of plants to physically inhospitable soil. **In:** Buxton, D.R. et al., eds., *International Crop Science I*, pp. 715-719. Crop Science Society of America, Inc., Madison, Wisconsin.
- PERFECT, E.; GROENEVELT, P.H.; KAY, B.D. y GRANT, C.D. 1990. Spatial variability of soil penetrometer measurements at the mesoscopic scale. *Soil Till. Res.* 16:257-271.
- PIDGEON, J.D. 1982. "Paraplow" - a rational approach to soil management. *Proceedings of the 9th. Conference of the International Soil Tillage Research Organization*. Osijek, Yugoslavia. pp. 633-638.
- PIKUL, Jr.J.L.; ZUZEL, J.F. y RAMIG, R.E. 1990. Effect of tillage-induced soil macroporosity on water infiltration. *Soil Till. Res.* 17:153-165.
- PROFFITT, A.P.B.; BENDOTTI, S. y MCGARRY, D. 1995. A comparison between continuous and controlled grazing on a red duplex soil. I. Effects on soil physical characteristics. *Soil Till. Res.* 35:199-210.
- RADCLIFFE, D.E.; CLARK, R.L. y SUMMER, M.E. 1986. Effect of gypsum and deeprooting perennials on subsoil mechanical impedance. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 50:1566-1570.
- RADFORD, B.J.; GIBSON, G., NIELSEN, R.G.H., BUTLER, D.G., SMITH, G.D. y ORANGE, D.N. 1992. Following practices, soil water storage, plant-available soil nitrogen accumulation and wheat performance in South West Queensland. *Soil Till. Res.* 22:73-93.
- RAGHAVAN, G.S.V.; ALVO, P. y MCKYES, E. 1990. Soil compaction in agriculture: a view toward managing the problem. *Adv. Soil Sci.* 11:1-36.
- REEDER, R.C.; WOOD, R.K. y FINCK, C.L. 1993. Five subsoiler designs and their effects on soil properties and crop yields. *Trans. ASAE* 36:1525-1531.
- RICHARDS, B.J. y GREACEN, E.L. 1986. Mechanical stresses on an expanding cylindrical root analogue in granular media. *Aust. J. Soil Res.* 24:515-532.
- ROSEMBERG, N.J.; BLAD, B.L. y VERMA, S.B. 1983. *Microclimate: the biological environment*. 2nd ed., John Wiley & Sons, New York.
- ROSS, P.J.; WILLIAMS, J. y Mc. COWN, R.L. 1985. Soil temperature and the energy balance of vegetative mulch in the semi-arid tropics. II. Dynamic analysis of the total energy balance. *Aust. J. Soil Res.* 23:515-532.
- RUSSELL, R.S. 1977. *Plant root systems: their function and interaction with the soil*. McGraw-Hill, England.
- y GOSS, M.J. 1974. Physical aspects of soil fertility - The response of roots to mechanical impedance. *Neth. J. Agric. Sci.* 22:305-318.
- SAS INSTITUTE, 1985. *SAS user's guide: Statistics*. Version 5 edition. Cary, North Carolina.

- SCHUURMAN, J.J. 1965. Influence of soil density on root development and growth of oats. *Pl. Soil* 22:352-374.
- SELIM, H.M.; DAVIDOFF, B., FLUHLER, H. y SCHULIN, H. 1987. Variability of in situ measured mechanical impedance for a fragipan soil. *Soil Sci.* 144:442-452.
- SHAFFER, J.A.; FRITTON, D.D., JUNG, G.A. y STOUT, W.L. 1990. Control of soil physical properties and response of *Brassica rapa* L. seedling roots. *Pl. Soil* 122:9-19.
- SHARMA, R.C. y LAFEVER, H.N. 1992. Variation for root traits and their genetic control in spring wheat. *Euphytica* 59:1-8.
- SMITH, K.A. y ROBERTSON, P.D. 1971. Effect of ethylene on root extension of cereals. *Nature* 234:148-149.
- SOANE, B.D. y van OUWERKERK, C. 1994. Soil compaction problems in world agriculture. **In:** Soane, B.D. y van Ouwerkerk, C., eds. *Soil compaction in crop production*. Chapter 1. pp. 1-21. Elsevier Science, The Netherlands.
- SOJKA, R.E., BUSSCHER, W.J., GOODEN, D.T. y MORRISON, W.H. 1990. Subsoiling for sunflower production in the southeast coastal plains. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 54:1107-1112.
- ; HORNE, D.J., ROSS, C.W. y BAKER, C.J. 1997. Subsoiling and surface tillage effects on soil physical properties and forage oat stand and yield. *Soil Till. Res.* 40:125-144.
- STIRZAKER, R.J.; PASSIOURA, J.B. y WILMS, Y. 1996. Soil structure and plant growth: impact of bulk density and biopores. *Pl. Soil* 185:151-162.
- STOLZY, L.H. y BARLEY, K.P. 1968. Mechanical resistance encountered by roots entering compact soils. *Soil Sci.* 105:297-301.
- y LETEY, J. 1964. Correlation of plant responses to soil oxygen diffusion rates. *Hilgardia* 35:567-576.
- TARDIEU, F. 1994. Growth and functioning of roots and root systems subjected to soil compaction. Towards a system with multiple signalling? *Soil Till. Res.* 30:217-243.
- ; ZHANG, J. y DAVIES, W.J. 1992. What information is conveyed by an ABA signal from maize roots in drying field soil? *Pl. Cell Environ.* 15:185-191.
- TAYLOR, H.M. y BURNETT, E. 1964. Influence of soil strength on the root-growth habits of plants. *Soil Sci.* 98:174-180.
- y GARDNER, H.R. 1963. Penetration of cotton seedling taproots as influenced by bulk density, moisture content, and strength of soil. *Soil Sci.* 96:153-156.
- y RATLIFF, L.F. 1969. Root elongation rates of cotton and peanuts as a function of soil strength and soil water content. *Soil Sci.* 108:113-119.
- ROBERSON, G.M. y PARKER, J.J. 1966. Soil strength-root penetration relations for medium- to coarse-textured soil materials. *Soil Sci.* 102:18-22.
- TERNESI, M. 1994. Root-shoot signalling in sunflower plants with confined root systems. *Pl. Soil* 163:31-36.
- THOMSON, C.J.; ARMSTRONG, W., WATERS, I. y GREENWAY, H. 1990. Aerenchyma formation and associated oxygen movement in seminal and nodal roots of wheat. *Pl. Cell Environ.* 13:395-403.
- TOUCHTON, J.T., REEVES, D.W. y DELANEY, D.P. 1989. Tillage systems for summer crops following winter grazing. *Proc. 1989 Southern Conservation Tillage Conference*. Tallahassee, Florida, pp. 72-75.
- VAN NOORDWIJK, M. y BROUWER, G. 1993. Gas-filled porosity in response to temporary low oxygen supply in different growth stages. *Pl. Soil* 152:187-199.
- VARTAPETIAN, B.B. 1993. Plant physiological responses to anoxia. **In:** Buxton, D.R. et al., eds., *International Crop Science I*, pp. 721-726. Crop Science Society of America, Inc., Madison, Wisconsin.
- VEEN, B.W. 1982. The influence of mechanical impedance on the growth of maize roots. *Pl. Soil* 66:101-109.
- VEIHMEYER, F.J. y HENDRICKSON, A.H. 1948. Soil density and root penetration. *Soil Sci.* 65: 487-493.
- y HENDRICKSON, A.H. 1949. Methods of measuring field capacity and wilting percentages of soils. *Soil Sci.* 68:75-94.
- VEPRASKAS, M.J. y MINER, G.S. 1986. Effects of subsoiling and mechanical impedance on tobacco root growth. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 50:423-427.
- y WAGGER, M.G. 1989. Cone index values diagnostic of where subsoiling can increase corn root growth. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 53:1499-1505.
- VOORHEES, W.B.; FARRELL, D.A. y LARSON, W.E. 1975. Soil strength and aeration effects on root elongation. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 39:948-953.
- WASEL, Y. y ESHEL, A. 1991. Multifunctional behavior of various constituents of one root system. **In:** Waisel, Y., Eshel, A. y Kafkafi, U., eds., *Plant roots: the hidden half*. Ch. 3, pp. 39-52. Marcel Dekker, Inc., New York.
- WALDRON, L.J. y CONSTANTIN, G.K. 1970. Soil resistance to a slowly moving penetrometer. *Soil Sci.* 109:221-226.
- y DAKESSIAN, S. 1981. Soil reinforcement by roots: calculation of increased soil shear resistance from root properties. *Soil Sci.* 132:427-435.
- y DAKESSIAN S. 1982. Effect of grass, legume and tree roots on soil shearing resistance. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 46:894-899.
- WARNAARS, B.C. y EAVIS, B.W. 1972. Soil physical conditions affecting seedling root growth. *Pl. Soil* 36:623-634.
- WATSON, E.R.; LAPINS, P. y BARRON, J.W. 1976. Effect of waterlogging on the growth, grain and straw yield of wheat, barley and oats. *Aust. J. Exp. Agric. An. Husb.* 16:114-122.
- WARRINGTON, I.J. y KANEMASU, E.T. 1983. Corn growth response to temperature and photoperiod I. Seedling emergence, tassel initiation and anthesis. *Agron. J.* 75:749-754.
- WHITE, E.M. 1975. Soil compaction and contraction around plant roots. *Soil Sci.* 119:461-465
- WHITELEY, G.M., y DEXTER, A.R. 1983. Behaviour of roots in cracks between soil peds. *Pl. Soil* 74:153-162.
- WHITELEY, G.M.; UTOMO, W.H. y DEXTER, A.R. 1981. A comparison of penetrometer pressures and the pressures exerted by roots. *Pl. Soil* 61:351-364.

- WIEDENROTH, E.M. y ERDMANN, B. 1985. Morphological changes in wheat seedlings ( *Triticum aestivum* L.) following root anaerobiosis and partial pruning of the root system. *Ann. Bot.* 56:307-316.
- WIERSUM, L.K. 1957. The relationship of the size and structural rigidity of pores to their penetration by roots. P1. *Soil* 9:75-85
- WILLATT, S.T. y SULISTYANINGSIH, N. 1990. Effect of plant roots on soil strength. *Soil Till. Res.* 16:329-336
- WILLIAMS, J. y SHAYKEWICH, C.F. 1970. The influence of soil water matric potential on the strength properties of unsaturated soil. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 34:835-840.
- WILSON, A.J.; ROBARDS, A.W. y GOSS, M.J. 1977. Effects of mechanical impedance on root growth in barley, *Hordeum vulgare* L. II. Effects on cell development in seminal roots. *J. Exp. Bot.* 28:1216-1227.
- WOOD, R.K., MORGAN, M.T., HOLMES, R.G., BRODBECK, K.N., CARPENTER, T.G. y REEDER, R.C., 1991. Soil physical properties as affected by traffic: single, dual, and flotation tires. *Trans. ASAE* 34:2363-2369.
- , REEDER, R.C., MORGAN, M.T. y HOLMES, R.G. 1993. Soil physical properties as affected by grain cart traffic. *Trans. ASAE* 36:11-15.
- WORLD RESOURCES INSTITUTE, 1996. World resources. A guide to the global environment. 1996-97 edition. Oxford University Press, Washington D.C.
- YAMAUCHI, A.; KONO, Y. y TATSUMI, J. 1987. Comparison of root system structures of 13 species of cereals. *Japan. Jour. Crop Sci.* 56:618-631.
- YANG, S.F. y HOFFMAN, N.E. 1984. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. *Ann. Rev. Pl. Physiol.* 35:155-189.
- YAPA, L.G.G.; FRITTON, D.D. y WILLATT, S.T. 1988. Effect of soil strength on root growth under different water conditions. *Pl. Soil* 109:9-19.
- YU, P.T.; STOLZY, L.H. y LETEY, J. 1969. Survival of plants under prolonged flooded conditions. *Agron. J.* 61:844-847.
- ZOBEL, R.W. 1991. Genetic control of root systems. **In:** Waisel, Y., Eshel, A. and Kafkafi, U., eds., *Plant roots: the hidden half*. Ch. 2, pp. 27-38. Marcel Dekker, Inc., New York.
- ZWARICH, M.A. y SHAYKEWICH, C.F. 1969. An evaluation of several methods of measuring bulk density of soils. *Can. J. Soil Sci.* 49:241-245.

[Volver a: Suelos ganaderos](#)