

VARIABILIDAD EN LA RESPUESTA AL ESTRÉS HÍDRICO DE CULTIVARES DE TRIGO EN URUGUAY

M Castro¹, E Hoffman², O Pérez¹, L Viega³

RESUMEN

El estrés hídrico, tanto por exceso como por déficit, reduce los rendimientos y puede afectar la calidad del grano. El estrés por exceso hídrico afecta 10% de la superficie terrestre, y es un importante factor limitante de la productividad. Las mermas en rendimiento pueden variar de 15 a 80%, dependiendo de las especies, tipo de suelo, estadio y duración del estrés. El déficit hídrico, muchas veces asociado a estrés térmico, provoca alteraciones en la productividad y calidad de grano de los cultivos. Los estudios sobre el cambio climático global prevén que algunas zonas del planeta irán evolucionando a más secas y otras a más húmedas, pero es la variación interanual de clima la que actualmente preocupa por sus efectos inmediatos en la estabilidad de la producción agrícola. En la región del Cono Sur de América se está incrementando la frecuencia en que se registran situaciones de exceso o déficit hídrico durante alguna etapa del ciclo de crecimiento de los cultivos de invierno, con las consiguientes mermas en rendimiento y calidad de grano. El mejoramiento de cereales en zonas con ocurrencia de estos estreses abióticos considera entre sus objetivos la obtención de cultivares tolerantes a los mismos, ya que se ha reportado variabilidad genética en este carácter. Las plantas cultivadas desarrollan diferentes mecanismos morfológicos, fisiológicos y bioquímicos que pueden inhibir o remover el efecto nocivo de los estreses am-

bientales. Desde el punto de vista agronómico, la definición de tolerancia al exceso o déficit hídrico es mantener rendimientos de grano relativamente altos en condiciones de estrés comparados con no estrés. El objetivo de este trabajo es presentar la variabilidad observada en caracteres agronómicos de distintos cultivares de trigo utilizados en la región en respuesta al exceso o déficit hídrico, tanto en condiciones de invernáculo como en ensayos a campo. Se identificaron genotipos con mejor tolerancia a este tipo de estreses en distintos estadios de desarrollo, y caracteres fisiológicos asociados a la respuesta varietal diferencial. La profundización de las bases fisiológicas que explican dicho comportamiento diferencial permitirá la elaboración de criterios de selección en programas de mejoramiento.

INTRODUCCIÓN

El trigo (*Triticum aestivum* L.) con 220 millones de ha es el cereal más ampliamente sembrado en el mundo, con una amplia distribución geográfica desde Escandinavia (67 °N) hasta Argentina, Chile y Nueva Zelanda (45 °S) (Trethowan *et al.*, 2005). Este cereal provee el 19% de las calorías y el 20% de las proteínas consumidas por la población en los países en desarrollo (FAO STAT, 2009). Los estudios sobre el cambio climático global prevén que algunas zonas del planeta se tornarán más secas y otras más húmedas (Agritech Toolbox, IFPRI-CGIAR), pero

¹INIA La Estanzuela, Programa Cultivos de Secano. E.E. Alberto Boerger. Ruta 50 km 11. CP 70006. Colonia, Uruguay;

²EEMAC, GTI Agricultura, Dpto. Producción Vegetal, Facultad de Agronomía, UdelaR. Ruta 3 km 363 Uruguay;

³ Dpto. de Biología Vegetal, Facultad de Agronomía, UdelaR. Avda. Garzón 780, Montevideo, Uruguay
E-mail: mcastro@inia.org.uy

es la variación interanual del clima lo que actualmente más preocupa por sus efectos inmediatos en la estabilidad de la producción agrícola (IPCC 2011). El estrés hídrico tanto por exceso como por déficit, muchas veces acompañado de estrés térmico, reduce el rendimiento y puede también afectar la calidad del grano (Guttieri *et al.*, 2000, Samad *et al.*, 2001, Castro *et al.*, 2007). La magnitud del efecto de ambos tipos de estrés depende del genotipo, clasificación y manejo del suelo, fecha de siembra, momento de ocurrencia y duración del estrés, pudiendo provocar pérdidas de hasta un 80% del rendimiento en grano (Zhou, 2010). En la región del Cono Sur de América se está incrementando la frecuencia en que se registran situaciones de exceso o déficit hídrico durante alguna etapa del ciclo de crecimiento de los cultivos de invierno (Bidegain *et al.*, 2013). En este sentido los programas de mejoramiento han incorporado a sus objetivos la obtención de cultivares tolerantes al estrés hídrico utilizando la variabilidad genética reportada para varios caracteres de interés (Samad *et al.*, 2001, Labuschagne y Tarekegne, 2003, Setter *et al.*, 2009, Castro y Vázquez, 2010, Castro *et al.*, 2011, Hoffman *et al.*, 2011, Castro *et al.*, 2012, Castro *et al.*, 2013). Desde un punto de vista agronómico, la definición de tolerancia al exceso o déficit hídrico es la capacidad de un cultivar de mantener rendimientos en grano relativamente altos en condiciones de estrés, comparado a condiciones de no estrés (Setter y Waters, 2003). Para ello las plantas desarrollan diferentes mecanismos morfológicos, fisiológicos y bioquímicos para paliar los efectos nocivos de los estreses abióticos. Es deseable por tanto identificar caracteres heredables, sencillos en su determinación, y con una alta correlación genética con el objetivo final del programa, de modo de incorporarlos en genotipos de buen desempeño agronómico, adaptación y calidad industrial (Jackson, 2001, Richards *et al.*, 2001). El objetivo de este artículo es presentar la variabilidad en características agronómicas y fisiológicas observadas en distintos cultivares de trigo (*Triticum aestivum* L.) utilizados en la región del Cono Sur de América en respuesta al exceso o déficit hídrico,

tanto en experimentos realizados en invernáculo como en el campo.

EFFECTOS DEL ESTRÉS HÍDRICO EN LA GENERACIÓN Y CONCRECIÓN DEL RENDIMIENTO EN EL CULTIVO DE TRIGO

1. Efectos preantesis

El período desde inicios de elongación (Z 31) (Zadoks, 1974) hasta antesis (Z 65), es el periodo en donde se ubica gran parte de la etapa crítica del cultivo de trigo (20 días antes y 10 días después de antesis) porque es allí donde se determina el rendimiento en grano potencial (Fisher, 1985, Miralles y Slafer, 1999, Slafer, 2003, Reynolds *et al.*, 2009, Reynolds *et al.*, 2012). Es durante este período en donde se concreta el número final de tallos fértiles, se define el número de espiguillas y flores por espiguilla que generarán granos. La ocurrencia de cualquier factor de estrés en este período, entre ellos el estrés hídrico, resulta irreversible, condicionando el rendimiento final de grano de trigo (Gadner y Flood, 1993, Richards *et al.*, 2001, Setter y Waters, 2003, de San Celedonio *et al.*, 2014, Marti *et al.*, 2015). Sin embargo, existe variabilidad entre genotipos de trigo en la respuesta al estrés hídrico, tanto por déficit como por exceso ocurrido antes de la espigazón (Castro y Vázquez 2010, Hoffman *et al.* 2011, Castro *et al.*, 2011, de San Celedonio *et al.*, 2014).

1.1. Experimentación en invernáculo

En Uruguay, en condiciones experimentales semi-controladas con imposición de tres condiciones hídricas contrastantes por nueve días a partir de Z 32 (control, con exceso y con déficit de agua) en siete genotipos de trigo, Hoffman y Viega (2011) encontraron que el déficit hídrico redujo en promedio un 23% el rendimiento en grano, y el exceso hídrico, un 13% ($P < 0,05$). A su vez, para esta misma variable, la interacción tratamiento de estrés hídrico por cultivar fue significativa ($P < 0,03$). Los genotipos Atlas y LE 2331 (INIA Don Alberto) no fueron afectados

tados por los tratamientos de estrés (exceso y déficit hídrico). Los restantes cinco cultivares redujeron su rendimiento frente al déficit hídrico: Baguette Premium 11, Biointa 1001, LE 2333 (INIA Carpintero) y LE 2249 (INIA Churrinche). A su vez, estos tres últimos cultivares fueron menos susceptibles tanto al déficit como al exceso hídrico (Figura 1). En trabajos preliminares, el mismo grupo de investigación encontró que el cultivar LE 2331 (INIA Don Alberto), acumuló una importante cantidad de prolina en determinaciones realizadas al final del periodo de estrés por déficit hídrico. Dicha acumulación se asocia con una respuesta fisiológica del cultivar al déficit hídrico a través de un posible ajuste osmótico que le permite a aquellos cultivares que la presentan una mayor tolerancia a la falta de agua (Díaz *et al.*, 1999).

1.2. Experimentación a campo

En otro experimento realizado en condiciones de campo en siembra del 16 de julio 2010, se impuso a nueve genotipos de trigo estrés por exceso hídrico en la etapa Z 29 (Aneg Z29) por 14 días a partir de principios de octubre, comparados con un tratamiento Control sin anegar. El anegamiento ocasionó en promedio una disminución significativa de 38% de la biomasa aérea, 17% de peso de grano, 28% de espigas m^{-2} , y 50 % en el rendimiento en grano respecto al Control

($P < 0,001$) (Castro *et al.*, 2011). Así mismo se observó una correlación negativa entre la temperatura del dosel de los cultivares de trigo determinada por termografía infrarroja al final del periodo de anegamiento y el rendimiento en grano obtenido ($r = -0,94^{**}$) (Castro *et al.*, 2017). Bajo esta situación, por cada grado de incremento en la temperatura del dosel se perdieron 800 kg de grano ha^{-1} (Figura 2). Los cultivares menos afectados en rendimiento en grano por el exceso hídrico, fueron LE 2331 (INIA Don Alberto), Baguette 9 y GENESIS 2354 (disminuciones de rendimiento de 48%, 46% y 37%, respectivamente), y el que presentó mayor disminución fue ATLAX (62%) ($P < 0,001$). Los primeros tres cultivares mostraron una menor temperatura del dosel tanto en el anegamiento como en el Control. La menor temperatura del dosel es una característica fisiológica relacionada a plantas que mantienen alta conductancia estomática aún bajo condiciones de estrés, de modo que la pérdida de energía consumida en el proceso de evaporación y posterior transpiración por parte de una hoja, logra descender la temperatura del dosel (Cossani *et al.*, 2012).

2. Efectos durante el llenado de grano

Durante la etapa de llenado de grano en trigo se concreta el nivel de rendimiento al-

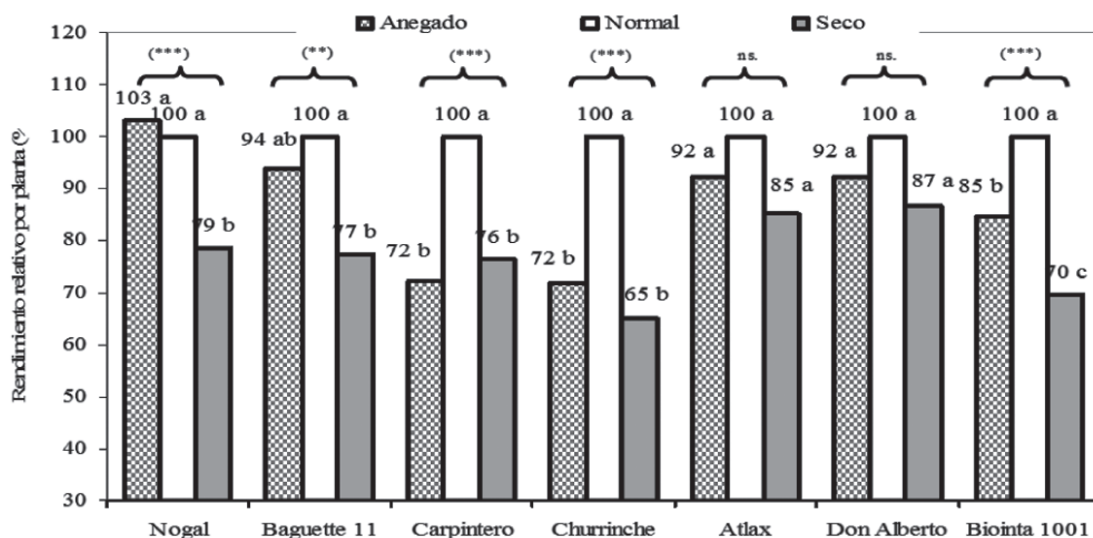


Figura 1. Rendimiento en grano relativo (%) a riego normal de cultivares de trigo en respuesta al estrés hídrico en Z 31-32 en condiciones semi-controladas (Hoffman y Viega, 2011).

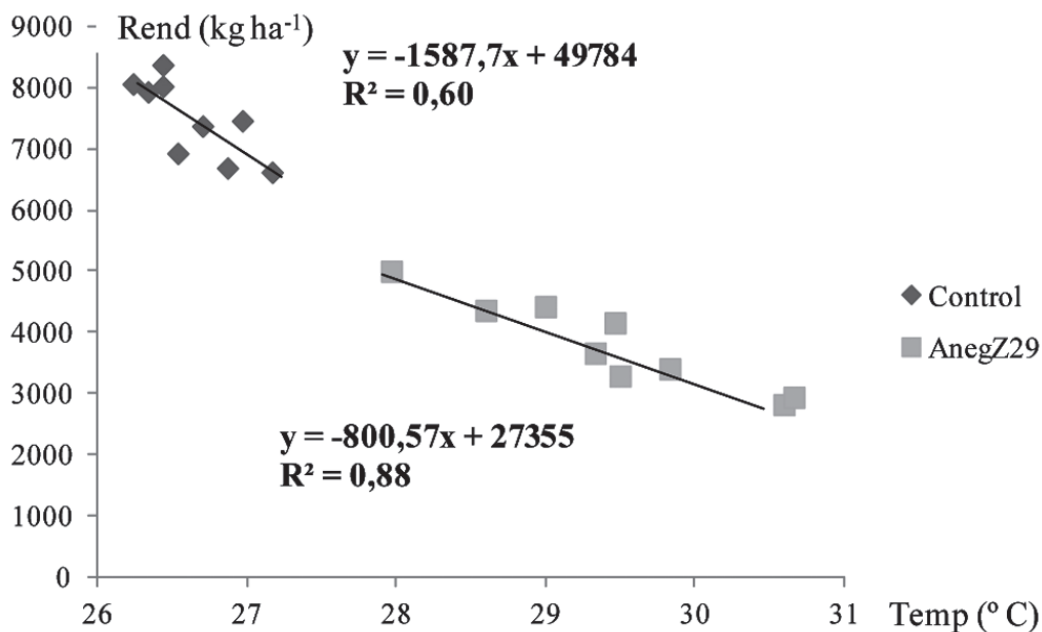


Figura 2. Relación entre rendimiento en grano (kg ha⁻¹) y temperatura (°C) del dosel en cultivares de trigo sin exceso hídrico (Control) y anegados en Z 29 (AnegZ29) (Castro *et al.*, 2017)

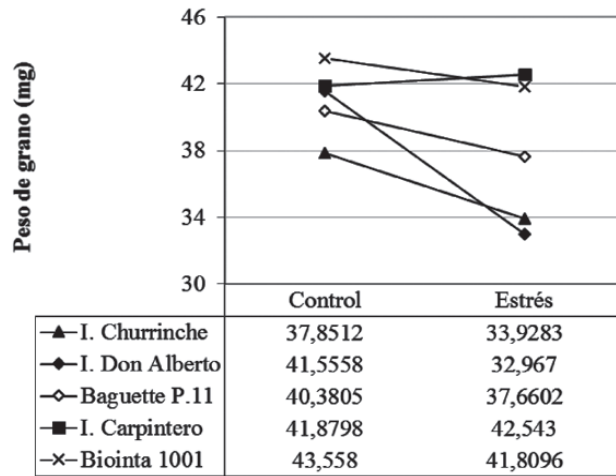
canzado en la etapa preanthesis. Los estreses abióticos como las temperaturas elevadas y el déficit hídrico, muchas veces variando concomitantemente, son los factores que más suelen afectar el crecimiento del grano en esta etapa (Panozzo, 1997, Reynolds *et al.*, 2010). Varios trabajos reportan la existencia de genotipos tolerantes al estrés por déficit hídrico durante el llenado de grano (López *et al.*, 2002, López *et al.*, 2003, Pérez *et al.*, 2009, Castro y Vázquez, 2010, del Pozo *et al.*, 2012).

2.1. Experimentación en ambiente controlado

Para determinar el comportamiento de cinco cultivares de trigo, de amplia difusión en el área de siembra de Uruguay, frente al déficit hídrico durante el llenado de grano, se condujo en invernáculo con temperatura y luz controlada en INIA La Estanzuela un experimento con dos niveles hídricos desde antes a madurez fisiológica. El tratamiento sin imposición de estrés hídrico (Control) se mantuvo con riego en una condición de agua no limitante, y el tratamiento de déficit hídrico (Estrés) fue regado con 50% de la cantidad de agua que recibió el Control. El

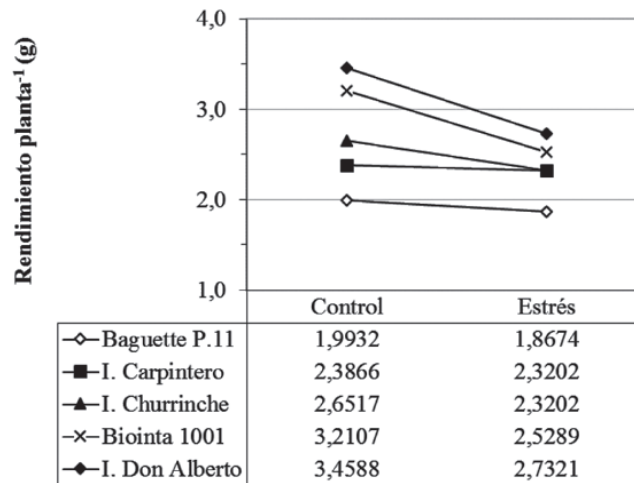
estrés afectó el peso y el rendimiento en grano, encontrándose una disminución en promedio de 8% ($P=0,0005$) y 11% ($P=0,0093$), respectivamente para cada variable (Pérez *et al.*, 2009, Pérez, 2015) (Figuras 3 y 4). En el caso de peso de grano, éste fue afectado de forma diferencial según los cultivares ($P=0,019$).

El cultivar que presentó el mayor rendimiento, tanto en el Control como en el Estrés, fue LE 2331 (INIA Don Alberto) (Figura 4), a pesar de ser uno de los que tuvo una disminución significativa de peso de grano. El estado hídrico de los cinco cultivares fue evaluado a través del contenido relativo de agua (CRA). El CRA descendió durante el llenado de grano tanto en el tratamiento de estrés como en el control, pero la dinámica fue diferente según el cultivar (Pérez, 2015). Los cultivares que descendieron en mayor medida su peso de grano por efecto del estrés, mostraron a su vez un temprano descenso del CRA. Ello supone diferente comportamiento de los cultivares frente al descenso en la disponibilidad de agua, lo que permitiría identificar genotipos superiores a través del monitoreo del CRA.



Control vs Estrés $P = 0,0005$. Trat hídrico x Cultivar $P = 0,019$.

Figura 3. Peso de grano (g) de cinco cultivares de trigo en el Control y déficit hídrico (Estrés) (Pérez *et al.*, 2009).



Control vs Estrés $P = 0,0093$

Figura 4. Rendimiento en grano planta⁻¹ (g) de cinco cultivares de trigo en el Control y déficit hídrico (Estrés) (Pérez *et al.*, 2009).

2.2. Experimentación a campo

Dentro del marco del proyecto regional FONTAGRO «Aumento de la competitividad de los sistemas productivos de papa y trigo en Sudamérica ante el cambio climático», que involucró a Chile, Perú y Uruguay, se realizaron experimentos a campo con 400 genotipos de trigo para evaluar la tolerancia a déficit hídrico y realizar el genotipado por secuenciación (Lado *et al.*, 2013). De ese pool de materiales, se seleccionaron en Chile en el año 2011, 16 genotipos de trigo, ocho susceptibles y ocho tolerantes a déficit

hídrico [entre estos últimos LE 2331 (INIA Don Alberto)]. Estos 16 genotipos fueron sembrados en INIA La Estanzuela Uruguay en el año 2012. La primavera de ese año en particular fue extremadamente lluviosa, y si bien se logró imponer el tratamiento de déficit hídrico en llenado de grano mediante el uso de túneles protectores y canaletas que evitaban el agua de las precipitaciones, en el exterior de los túneles los genotipos sufrieron exceso hídrico. Las determinaciones realizadas del contenido de prolina en hoja en las parcelas protegidas (déficit hídrico) mos-

traron una mayor acumulación que en las parcelas sin protección (exceso hídrico) ($P < 0,001$). El peso de grano y el rendimiento en grano (Figuras 5 y 6 respectivamente) de los genotipos evaluados mostraron me-

nor efecto del estrés hídrico en aquellos genotipos seleccionados en Chile como tolerantes con respecto a los susceptibles al déficit hídrico. En los trigos catalogados como tolerantes la diferencia entre tratamien-

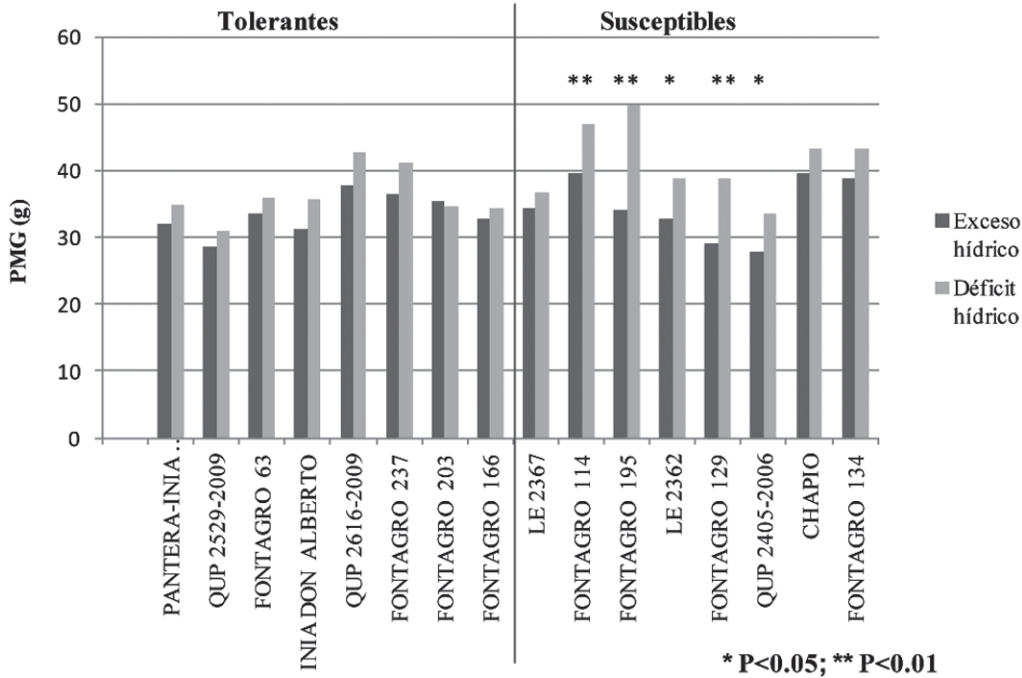


Figura 5. Peso de mil granos (g) en trigos tolerantes y susceptibles a sequía en Chile, bajo exceso o déficit hídrico en INIA La Estanzuela.

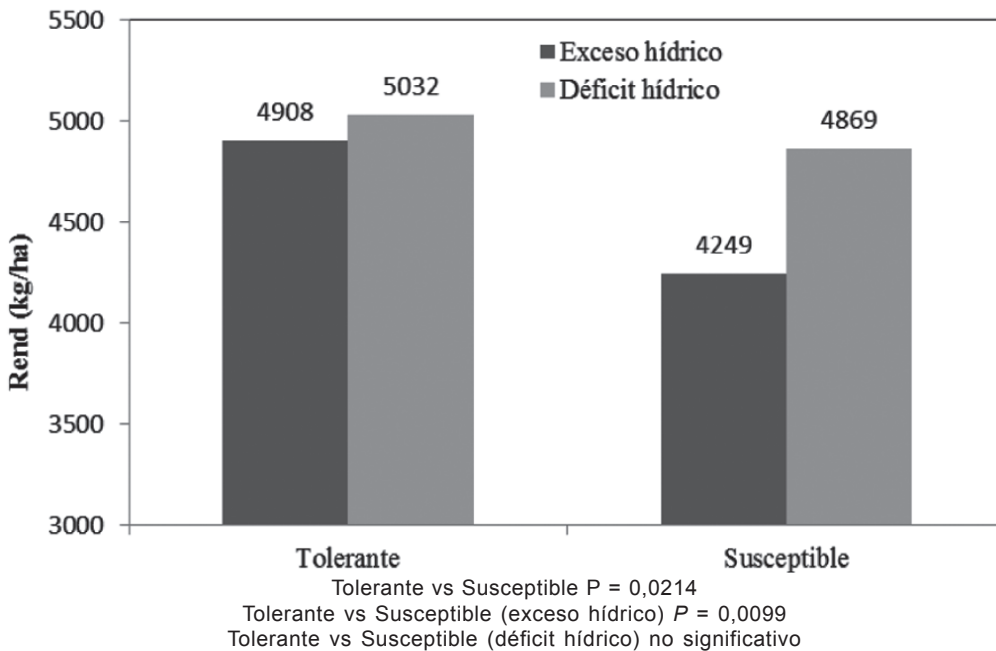


Figura 6. Rendimiento en grano (kg ha^{-1}) de trigos tolerantes y susceptibles a sequía en Chile, bajo exceso o déficit hídrico en INIA La Estanzuela.

tos en peso de mil granos fue de 2,8 g y en rendimiento en grano fue de 124 kg ha⁻¹, mientras que en los trigos susceptibles esas diferencias fueron de 6,9 g y 620 kg ha⁻¹, respectivamente. Esto estaría mostrando una mayor estabilidad frente a estreses abióticos de los trigos seleccionados en Chile como tolerantes al déficit hídrico comparados con los susceptibles.

CONCLUSIONES

Bajo diferentes condiciones experimentales y ambientales, frente a la imposición de condiciones de estrés por déficit o exceso hídrico y diferente germoplasma utilizado, se identificaron en distintos estadios fenológicos, genotipos con diferencias en el grado de susceptibilidad al estrés hídrico. Esta respuesta varietal diferencial en cuanto a rendimiento en grano se asoció a variaciones en temperatura del dosel, acumulación de prolina y contenido relativo de agua. La profundización de las bases fisiológicas que explican dicho comportamiento diferencial permitirá la elaboración de criterios de selección en programas de mejoramiento. Serán útiles en dichos programas aquellos caracteres morfo-fisiológicos que presenten una alta heredabilidad y alta correlación genética entre ellos y el rendimiento en grano (o el carácter de interés primario), sin dejar de contemplar la existencia de posibles interacciones negativas entre caracteres de interés. Con estas consideraciones se podría realizar una selección indirecta por estos caracteres en etapas tempranas de poblaciones de progenie logrando una mayor eficiencia de los programas de mejoramiento.

BIBLIOGRAFÍA

- Agritech Toolbox, IFPRI-CGIAR, <http://agritech.harvestchoice.org> (acceso septiembre 2016).
- Bidegain M, Crisci C, del Puerto L, Inda H, Mazzeo N, Taks J, Terra R. 2013. Clima de cambios: nuevos desafíos de adaptación en Uruguay. 2. Variabilidad climática de importancia para el sector productivo. http://www.cure.edu.uy/sites/default/files/02-bidegain%20et%20al%202013_%20Cap2.pdf
- Castro M, Berger A, Ibáñez V, Viega L, Sastre M, Vázquez D, Gaso D, Otero A. 2011. Efecto del anegamiento en diferentes estados fenológicos de trigo y cebada. In *Mudancas climáticas globais: de gene a planta*, XIII Congreso Brasileiro de Fisiología Vegetal y XIV Reunión Latinoamericana de Fisiología Vegetal, Buzios, Brasil. p. 202.
- Castro M, Berger A, Viega L, Vázquez D, Gaso D, Otero A. 2012. Effect of flooding stress on wheat and barley. In *Plant Abiotic Stress Tolerance II*, Viena, Austria. Abstracts N 164.
- Castro M, Gaso D, Vázquez D, Pirelli J, Berger A, Calistro R, Vera M, Viega L, Otero, A. 2013. Alternativas varietales y de manejo para mitigar el efecto del anegamiento en cereales de invierno. In *Jornadas de Cultivos de Invierno. Herramientas para un manejo inteligente en trigos y cebadas*. Young. Serie Actividades de Difusión N° 720. INIA La Estanzuela.
- Castro M, Peterson CJ, Dalla Rizza M, Díaz Dellavalle P, Vázquez D, Ibáñez V, Ross A. 2007. Influence of heat stress on wheat grain characteristics and protein molecular weight distribution. In Buck HT, Nisi JE, Salomón N (Eds.). *Wheat Production in Stressed Environments. Developments in Plant Breeding 12*: 365-371. 7th International Wheat Conference, Mar del Plata, Argentina, 2005.
- Castro M, Vázquez D. 2010. Influence of drought stress during grain filling in agronomic characteristics, grain protein concentration and rheological properties of wheat cultivars. *Advances of Agricultural Sciences Problem Issues*, 545: 123-130.
- Castro M, Viega L, Gaso D, Otero A. 2017. Tolerancia al anegamiento en trigo se relaciona con menores temperaturas de la canopia. In *III Workshop Internacional de Ecofisiología de Cultivos*, Mar del Plata, Argentina, 2017. <http://www.ecofisiovegetal.com.ar/semapapers/ecofis/4.9%20RESCastro.pdf>
- Cossani CM, Pietragalla J, Reynolds MP. 2012. Canopy temperature and plant water relations. In: Reynolds MP, Pask AJD,

- Mullan DM (Eds.). *Physiological Breeding I: Interdisciplinary Approaches to Improve Crop Adaptation*. Mexico, D.F.: CIMMYT.
- De San Celedonio RP, Abeledo LG, Miralles DJ. 2014. Identifying the critical period for waterlogging on yield and its components in wheat and barley. *Plant Soil*. 378, 265-277.
- Del Pozo A, Lobos GA, Inostroza L, Matus I, Quincke M, Tapia G, Yáñez A, Rodríguez A, Castro M, von Zitzewitz J, Lado B, Romero S. 2012. Field phenotyping to improve drought tolerance of spring wheat. In *The China-EU Workshop on Phenotypic Profiling and Technological Transfer on Crop Breeding*, Barcelona. p 22.
- Díaz P, Borsani O, Monza J. 1999. Acumulación de prolina en plantas en respuesta al estrés osmótico. *Agrociencia* III: 1-10.
- FAO STAT. 2009. Available at: <http://faostat.fao.org/site/339/default.aspx> (acceso 31 agosto 2015).
- Fischer RA. 1985. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *Journal of Agricultural Science* 108:447-461.
- Gardner WK, Flood RG. 1993. Less waterlogging damage with long season wheats. *Cereal Research Communications* 21(4):337-343.
- Guttieri MJ, Ahmad R, Stark JC, Souza E. 2000. End-use quality of six hard red spring wheat cultivars at different irrigation levels. *Crop Science* 40:631-635.
- Hoffman E, Viega L. 2011. Caracterización preliminar de cultivares de trigo y cebada por su comportamiento al estrés hídrico. In Castro A, Hoffman E y Viega L. (Eds.). *Limitantes para la productividad de trigo y cebada*, CYTED. 53-57.
- Hoffman E, Viega L, Baeten A, Lamarca A, Lamarca M, Wornicov S. 2011. Respuesta de siete cultivares de trigo al déficit y exceso hídrico durante el encañado. *Cangüé* No. 31. Facultad de Agronomía, Paysandú, 10-17.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). 2011. Extreme weather and climate change: IPCC 2011 report. Disponible en: <http://climate.uu-uno.org/articles/view/171595>. (acceso 31 agosto 2015).
- Jackson PA. 2001. Directions for physiological research in breeding: issues from a breeding perspective. In Reynolds, M.P., Ortiz-Monasterio, J.L., and McNab, A., (Eds.) *Application of Physiology in Wheat Breeding*. Mexico, D.F.: CIMMYT.
- Labuschagne MT, Tarekegne A. 2003. Tolerance to waterlogging stress in bread wheat genotypes. In *Proceedings of the Tenth International Wheat Genetics Symposium*. 1:364-367. 1-6 September, Paestum, Italy.
- Lado B, Matus I, Rodríguez A, Inostroza L, Poland J, Belzile F, del Pozo A, Quincke M, Castro M, von Zitzewitz, J. 2013. Increased Genomic Prediction Accuracy in Wheat Breeding Through Spatial Adjustment of Field Trial Data. *G3: Genes | Genomes | Genetics* 312: 2105 – 2114.
- López CG, Banowetz GM, Peterson CJ, Kronstad WE. 2002. Wheat dehydrin accumulation in response to drought stress during anthesis. *Functional Plant Biology*. 29:1417-1425.
- López CG, Banowetz GM, Peterson CJ, Kronstad WE. 2003. Dehydrin expression and drought tolerance in seven wheat cultivars. *Crop Science* 43:577-582
- Marti J, Savin R, Slafer G. 2015. Wheat yield as affected by length of exposure to waterlogging during stem elongation. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 201(6), 473-486.
- Miralles D, Slafer GA. 1999. Wheat Development. In Satorre EH, Slafer GA (Eds.), *Wheat Ecology and Physiology of Yield Determination*. p 13-43.
- Panozzo JF. 1997. Grain filling and protein synthesis in wheat grown in environments with different temperature and soil conditions. *Ph.D. Thesis*, University of New South Wales, Australia.
- Pérez O. 2015. Efectos del Déficit Hídrico en Cinco Cultivares de Trigo. Tesis *Magister* en Ciencias Agrarias. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 100 p.
- Pérez O, Castro M, Viega L, Hoffman E, Vázquez D. 2009. Respuesta al déficit hídrico

- durante el llenado de grano de cinco cultivares de trigo. In *XI Jornada de Rendimiento y Calidad de Trigo*. Mesa Nacional de Trigo, Dolores. 18-25.
- Reynolds M, Foulkes J, Furbank R, Griffiths S, King J, Murchie E, Parry M, Slafer GA. 2012. Achieving yield gains in wheat. *Plant Cell Environment*. 35, 1799-1823.
- Reynolds M, Foulkes J, Slafer GA, Berry P, Parry MAJ, Snape JW, Angus WJ. 2009. Raising yield potential in wheat. *Journal of Experimental Botany*. 60, 1899-1918.
- Reynolds MP, Hays D, Chapman S. 2010. Breeding for adaptation to heat and drought stress. In: Reynolds MP (Ed.) *Climate change and crop production*. CABI, London, UK.
- Richards RA, Condon AG, Rebetzke GJ. 2001. Traits to improve yield in dry environments. In Reynolds MP, Ortiz-Monasterio JI, and McNab A, (Eds.) *Application of Physiology in Wheat Breeding*. Mexico, D.F.: CIMMYT.
- Samad A, Meisner CA, Saifuzzaman M, van Ginkel M. 2001. Waterlogging tolerance. In Reynolds MP, Ortiz-Monasterio JI, and McNab A, (Eds.) *Application of Physiology in Wheat Breeding*. Mexico, D.F.: CIMMYT.
- Setter TL, Waters I. 2003. Review of prospects for germplasm improvement for waterlogging tolerance in wheat, barley and oats. *Plant and Soil* 253: 1-34.
- Setter TL, Waters I, Sharma SK, Singh KN, Kulshreshtha N, Yaduvanshi NPS, Ram PC, Singh BN, Rane J, McDonald G, Khabaz-Saberi H, Biddulph TB, Wilson R, Barclay I, McLean R, Cakir M. 2009. Review of wheat improvement for waterlogging tolerance in Australia and India: the importance of anaerobiosis and element toxicities associated with different soils. *Annals of Botany* 103: 221-235.
- Slafer GA. 2003. Genetic basis of yield as viewed from a crop physiologist's perspective. *Annals of Applied Biology*. 142, 11-128.
- Trethowan RM, Hodson D, Braun HJ, Pfeiffer WH. 2005. Wheat breeding environments. In: Dubin J, Lantican MA and Morris ML (Eds.) *Impacts of International Wheat Breeding research in the Developing World, 1998-2002*- p 4-11. Mexico, F.F.: CIMMYT.
- Zadoks JC, Chang TT, Konzak CF. 1974. A decimal code for the growing stages of cereals. *Weed Research* 14: 415-421.
- Zhou MZ. 2010. Improvement of plant waterlogging tolerance. In Mancuso S, Shabala S, (Eds.) *Waterlogging signaling and tolerance in plants*. Heidelberg, Germany: Springer-Verlag, 267-285.