

ECOFISIOLOGIA DEL STRESS EN LAS PLANTAS

A. Soriano (1)

INTRODUCCION

El concepto de stress adquiere distinto grado de amplitud según los autores y el contexto en que es aplicado. Para los fines de identificar caracteres fisiogenéticos vinculados a la acción del stress sobre el rendimiento de los cultivos se puede considerar que todo stress se manifiesta como una deformación de procesos biofísicos, bioquímicos y fisiológicos, que aparta a la planta de su comportamiento potencial. Las plantas manifiestan su resistencia al stress eludiéndolo o soportándolo con distinto grado de daño.

El stress hídrico constituye un buen ejemplo del stress en general. La forma en que se genera el stress hídrico y las respuestas que provoca constituye los aspectos fundamentales del fenómeno. No se cuenta con una teoría general, pero varios autores han tratado de identificar efectos primarios del stress y de analizar el metabolismo del fósforo, los cambios de tur-

gencia celular y el balance citocininas-ácido abscísico. Algunos aspectos de la fotosíntesis y del crecimiento radical tienen especial significado para la resistencia a la sequía.

La evaluación de la resistencia a la sequía requiere una buena cuantificación del stress. En este sentido, la marcha del potencial agua de la planta constituye uno de los mejores indicadores. Varios procesos o mecanismos que se alteran bajo los efectos del stress son utilizados para evaluar la resistencia. Entre ellos se encuentran: el potencial agua y el contenido relativo de agua, la exposición foliar, la actividad de la fotosíntesis, la estabilidad de la clorofila, el contenido de prolina y de glicinabetaína, la germinación bajo condiciones de stress y la conductancia foliar.

(1) *Cátedra de Fisiología Vegetal. Facultad de Agronomía. UBA. Av. San Martín 4453
1417 - Buenos Aires*

La magnitud del rendimiento de un cultivo depende de las características del cultivo, de los factores del ambiente y de las técnicas agrícolas puestas en práctica.

Cada genotipo posee un determinado potencial de producción, ya sea en término de materia seca final o de producto cosechable. Para que dicho potencial se manifieste es preciso que el intercambio de materia y energía y los procesos de crecimiento y desarrollo de la planta se cumplan en un ambiente con determinadas condiciones, que generalmente representamos en términos de valores o rangos de ciertos factores: agua, temperatura, nitrógeno, intensidad luminosa, duración del día, etc.

En los casos en que algunos de estos factores se presentan como claramente limitantes para la expresión del potencial de rendimiento, ello configura una restricción ecológica para la especie o cultivo en cuestión.

A consecuencia de la restricción ecológica, el medio aparece ejerciendo sobre la planta o cultivo una tensión o stress. El efecto de esa tensión o stress consiste en apartar en mayor o menor medida a los procesos biofísicos, bioquímicos y fisiológicos de las rutas y los ritmos que conducirían a la planta a una respuesta máxima u óptima en cuanto a producto cosechable.

El concepto de stress adquiere distinto grado de amplitud según los autores y el contexto en que es explicado. Grime (1977) denomina stress a toda condición que restringe la producción, por ejemplo, deficiencia de luz, de agua, de nutrientes, o acción de temperaturas extraóptimas. En este caso, el patrón de referencia es la productividad de los sistemas más productivos y, de este modo, el autor considera que los ambientes árticos o alpinos, los desérticos y los que poseen suelos deficientes en nutrientes esenciales provocan

stress, cualquiera sea el sistema que viva en ellos.

Barrett, Van Dyne y Odum (1976) en cambio, consideran el stress como una perturbación (stresor) aplicada al sistema, a) que es ajena al sistema, ó b) que es propia del sistema pero aplicada en un nivel excesivo. En este caso el stress es caracterizado, no por sus efectos (disminución de la producción) sino por su origen o por su intensidad.

Levitt (1972) define como stress biológico a todo factor del ambiente capaz de inducir una tensión o deformación potencialmente dañina en los organismos vivos.

El propósito en el caso presente es delimitar una noción de stress operativamente útil para los fines de identificación de caracteres fisio-genéticos vinculados a la acción del stress sobre el rendimiento de los cultivos. En este sentido, puede aplicarse el concepto antes expresado, según el cual el stress se manifiesta como una deformación de procesos que aparta a la planta de su comportamiento potencial.

Sobre esta base, puede resultar ilustrativo esquematizar algunas de las situaciones posibles. En la Figura 1 se han escogido cuatro genotipos, G_A , G_B , G_C , y G_D que podrían pertenecer a una misma especie o representar especies distintas, para ejemplificar cuatro situaciones diferentes. El genotipo G_A , sensible a una deficiencia del factor F , responde a ella con una deformación creciente cuanto mayor es la deficiencia. En tal caso, a mayor deformación, mayor es la reducción del rendimiento. G_B por su parte, es un genotipo capaz de producir rendimiento mayor que el máximo de G_A , pero se comporta como más sensible que éste, de modo que, a igual deficiencia de F , su rendimiento se aparta aún más que el de G_A de su propio potencial. En el caso de G_C la deficiencia

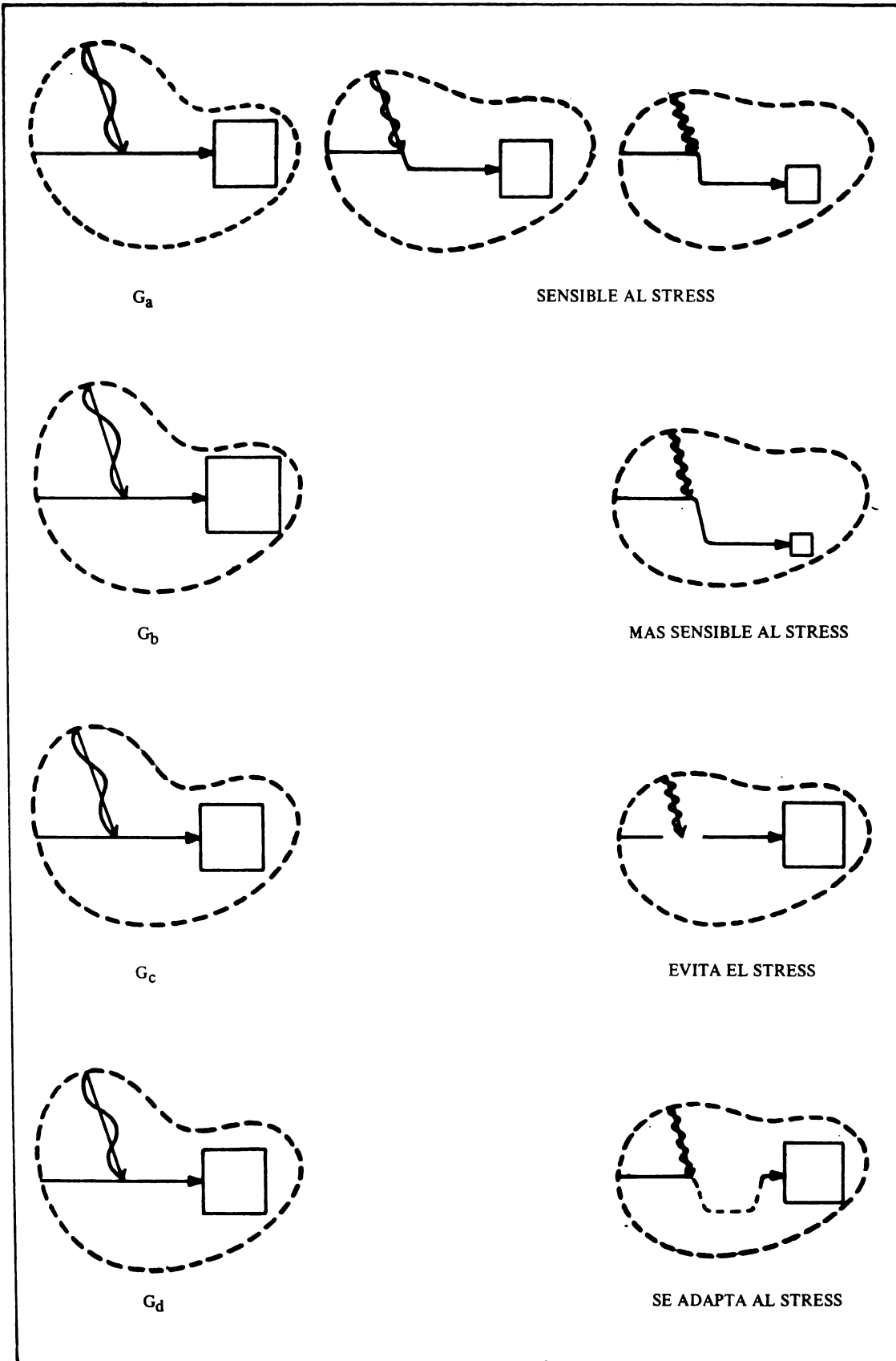


Fig. 1: Comportamiento de cuatro genotipos Ga, Gb, Gc y Gd frente al stress.

de F no es operante, pues debido a alguna característica particular, la planta evita dicha deficiencia; no aparece pues deformación alguna y no hay mayor cambio de comportamiento con respecto al potencial.

En el caso de G_C la deficiencia de F no es operante, pues debido a alguna característica particular, la planta evita dicha deficiencia; no aparece pues deformación alguna y no hay mayor cambio de comportamiento con respecto al potencial. En este caso podría arguirse que la deficiencia de F no constituye un factor de stress. Lo que ocurre es que, cuando se trata de factores tales como: déficit hídrico, temperaturas extremas, condiciones extremas de radiación, exceso o déficit de ciertos elementos minerales, etc., que tienen efectos muy notables sobre un gran número de organismos, se los considera por se como factores de stress. Por último en el genotipo G_D se produce una deformación ante la deficiencia de F, pero el organismo la autorepara más o menos inmediatamente, o la deformación pasa a formar parte de un proceso más complejo que desemboca en una adaptación al stress. Este último proceso es el denominado temple o rusticación (el "hardening" de los autores anglo-sajones). Por cualquiera de estas vías, el rendimiento de G_A resulta menos reducido, con respecto a su propio potencial, que en otros organismos, a igualdad de condiciones.

Los cuatro ejemplos utilizados configuran situaciones diferentes en cuanto a la resistencia al stress. Levitt (l. c.) utiliza el término resistencia para referirse a toda forma en que una planta puede salir airoso de la prueba que significa el stress. Al igual que otros autores, distingue dentro de la idea de resistencia, dos alternativas. En efecto, una planta puede ser resistente porque elude o evita el stress, gracias a estructuras o mecanismos que le permiten mantenerse ajena a él. La otra posibilidad

es la de plantas que soportan el stress y sobreviven con consecuencias más o menos notables.

EL STRESS HIDRICO

Entre los factores de stress que frecuentemente provocan reducción del rendimiento de los cultivos se encuentra la sequía o déficit hídrico. En este sentido abundan en la literatura datos experimentales, tecnológicos y económicos (Fischer y Hagan, 1965; Slatyer, 1969; Begg y Turner, 1976; Yevjevich, Hall y Salas, 1978).

El resto de esta revisión se concentrará pues en los aspectos referentes al stress hídrico, como ejemplo válido de los que sucede con el stress en general.

La forma en que se genera el stress hídrico y las respuestas que provoca en las plantas constituyen los aspectos fundamentales del fenómeno que nos ocupa.

Un déficit hídrico en los tejidos de las plantas puede producirse con muy variadas combinaciones de: la disponibilidad de agua en el suelo, la demanda de vapor de la atmósfera y las condiciones estructurales y funcionales de la planta misma. Los tres grupos de factores actúan de un modo integrado. Es preciso tener en cuenta que las resistencias de la planta controlan el flujo de agua y por lo tanto la relación entre absorción y transpiración, interviniendo así en el génesis, mantenimiento y declinación del déficit.

A igualdad de oferta de agua en el suelo el flujo transpiratorio varía, regulado por la resistencia estomática, cuando la demanda de vapor lo determina (Denmead y Shaw, 1962).

Brouwer (1961) demostró que el flujo transpiratorio en plantas de arveja y de poroto variaba sensiblemente cuando se modificaba la temperatura de las raíces. La disponibilidad de agua y la demanda de vapor permanecían esencialmente

constantes y lo que controlaba en ese caso el estado del agua en la planta o sea su potencial agua era la resistencia de las membranas de las células al pasaje del agua, en los tejidos de la raíz. Esa resistencia o su inversa, la conductancia, varía bajo el efecto de diversos factores, entre los que está la temperatura.

Una vez que el déficit hídrico ha hecho real impacto en alguna parte de la planta comienzan a producirse las deformaciones que serán soportadas por ella según su grado de tolerancia. Ese grado varía no sólo con el genotipo sino también con la intensidad y duración del stress y con la oportunidad en que se produce, dentro de las etapas ontogénicas del organismo en cuestión.

Interesa sobremanera identificar la naturaleza de esas deformaciones, sobre todo de las que ocurren inmediatamente, ya que en períodos más largos se produce, en general, un efecto en cascada que amplifica el fenómeno hasta abarcar prácticamente todos los procesos fisiológicos.

Efectos del stress hídrico

Durante las últimas décadas ha crecido considerablemente el volumen de información acerca de los efectos más directos del déficit hídrico. Existen sobre el tema excelentes revisiones y obras de conjunto (Slavik, 1965; Kozlowski, 1968-1976; Levitt, l. c.; Hsiao, 1973). El hecho es que no se cuenta con una teoría general de este fenómeno, pero sobre la base de la información disponible se han ido manifestando algunos intentos de síntesis. A fines de la década del 50, Gates y Bonner (1959) y Kursanov (citado por May y Milthorpe, 1962) atribuyeron al metabolismo del fósforo un papel central, en la perturbación provocada por el déficit hídrico.

Hsiao, más recientemente, ha reivindicado en cierto modo, para el potencial

de turgencia como fuerza impulsora del alargamiento celular, el papel de disparador de los cambios y ajustes provocados por el stress. Sus argumentos son, algunos de carácter directo, y otros indirectos. Entre los directos de mayor peso que le hacen señalar a la disminución de turgencia como efecto primario, se hallan los derivados de experimentos en los que se comprobó que los efectos de la disminución del potencial agua sobre el crecimiento y algunos procesos metabólicos eran reducidos o eliminados, si el grado de turgencia era mantenido, suministrando al tejido soluto fácilmente absorbible (Ordin *et. al.*, 1956; Ordin, 1960). Por otra parte, diversos autores han comprobado en varias especies (sorgo, girasol, *Chlorella emersonii*) el fenómeno de osmorregulación o ajuste osmótico que la pérdida de turgencia parece poner en marcha. Mediante la osmorregulación el potencial osmótico disminuye, ya sea por la síntesis de sustancias solubles (azúcares, prolina) o por acumulación de ciertos iones, favoreciéndose así el influjo de agua y el aumento de la turgencia (Turner Begg y Lorraine Tonnet, 1978; Greenway y Setter, 1979).

Según la interpretación de Hsiao, la amplificación del fenómeno de pérdida de turgencia, y por ende de expansión celular, producido aún por un pequeño déficit hídrico, proseguiría con la reducción del incremento de área foliar y con la acumulación en las fuentes de los fotoasimilados, por reducción de la actividad de los destinos (Hsiao y Acevedo, 1974).

Las posibilidades de que el déficit hídrico actúe a través de la reducción de la actividad del agua, de cambios en la concentración de macromoléculas y de sus relaciones especiales o de la deshidratación de macromoléculas, son minimizadas por Hsiao. Sin embargo, el mismo autor hace hincapié en la aptitud demostrada por *Nitella* y maíz para ajustar rápidamente la

extensibilidad de la pared celular en respuesta al stress, fenómeno que juzga estrechamente dependiente de hechos metabólicos que ablandan la pared.

Itai y Benzioni (1976) exponen su discrepancia con la hipótesis de Hsiao alegando que la reducción de la turgencia como respuesta inicial al stress hídrico no se produce con otros tipos de stress (salino, térmico, toxicidad) los que, por otra parte, provocan una reconocida serie de respuestas comunes con el stress hídrico. En este sentido consideran que las alteraciones hormonales, comunes a las diversas situaciones de stress, pueden ser señaladas como efecto primario. La hipótesis de estos autores sugiere que la respuesta adaptativa de las plantas al stress hídrico consistiría en un programa regulado por un balance de las citocininas y el ácido abscísico (ABA).

Tal como se ha dicho, la información existente acerca de los cambios en los sistemas subcelulares que se suceden a raíz de un stress hídrico, es actualmente bastante abundante. Entre esos cambios es posible mencionar: modificaciones en la actividad de enzimas ligadas a la trama lipoproteica o a la fracción soluble de los extractos (Vieira de Silva, 1970; Todd, 1972); alteraciones en los procesos que tienen lugar en los cloroplastos y mitocondrias (Stocker, 1960; Brix, 1962; Nir y Poljakoff-Mayber, 1967; Pinto y Flowers, 1970); cambios en la estructura del ADN (Chen et al., 1968); desaparición de poliribosomas y su reemplazo por dímeros o monómeros (Henckel, 1967; Hsiao, 1970); incremento del contenido de prolina (Stewart et al., 1966, Wynn Jones y Storey, 1978); disminución de la actividad de citocininas endógenas y de glicinabetaína, (Itai y Benzioni, l. c.); aumento del contenido de ABA (Mittelheuser y Van Steveninck, 1969; Mizrahi et al., 1972); cambios en la permeabilidad de las mem-

branas al agua y otros compuestos (Lee-Stadelmann y Stadelmann, 1976).

La amplificación de las deformaciones más directas provocadas por el stress conduce a alteraciones de los procesos fisiológicos tales como la fotosíntesis, la circulación, la morfogénesis, el crecimiento, etc.

El rendimiento de un cultivo es función de la magnitud que alcanza la fotosíntesis y ésta a su vez, depende del ritmo del intercambio de CO_2 y del área foliar. Tanto el intercambio neto de CO_2 como el área foliar pueden resultar disminuidos por acción del stress hídrico. Se suele distinguir entre los efectos estomáticos y los no-estomáticos del stress sobre la fotosíntesis.

La conductancia a la difusión del CO_2 varía en forma aproximadamente lineal con el ancho del poro del estoma (Burrows y Milthorpe, 1976). El grado de apertura estomática deriva del estado de turgencia de las células oclusivas, el que a su vez depende del potencial agua de la hoja.

El grado de sensibilidad de la respuesta estomática a las condiciones hídricas de la planta constituye un carácter que regula la relación entre consumo de agua y ganancia de peso seco por la planta. Se trata de un carácter que varía dentro de un apreciable rango. Algunos autores consideran que, dentro del complejo mecanismo que gobierna la apertura y el cierre de los estomas ha habido diversas soluciones adaptativas, en distintas especies y ecotipos, cuya comprensión contribuirá a la interpretación de sus efectos sobre la productividad (Hall et al, 1976).

En las plantas de metabolismo C_4 , en las que la conductancia interna de la hoja es muy alta, el ritmo de fotosíntesis se halla directamente relacionado con el grado de apertura, es decir, la conductancia de los estomas (Ludlow y Wilson, 1975); en cambio, en alfalfa, planta C_3 en que la

conductancia interna de la hoja se halla entre 0,03 y 0,20 cm s^{-1} , es ésta la que gobierna el ritmo de fotosíntesis en condiciones de alta irradiancia (Hodgkinson, 1974). En lo que se refiere al umbral de respuesta de los estomas al potencial agua, las plantas con el síndrome C_4 no parecen tener diferencias con las plantas C_3 (Ludlow, 1976). Dentro del grupo mismo de las plantas C_4 , el sorgo tiene un umbral de respuesta más bajo que el maíz, es decir, sus estomas comienzan a cerrarse con potenciales agua más bajos (Turner, 1974).

En experimentos realizados en nuestro laboratorio, en los que plantas de maíz fueron sometidas a dos intensidades de sequía, y en los que se midieron, además del potencial agua de la hoja, la fotosíntesis y la conductancia foliar (Hall et al., 1978), tanto la conductancia como la fijación de $^{14}\text{CO}_2$ de las plantas sometidas a déficit hídrico se apartaron de los valores del testigo, cuando el potencial agua de la hoja disminuyó. Aún cuando los potenciales agua de las hojas en los períodos de máximo stress no difirieron entre tratamientos, la conductancia foliar y la fijación de $^{14}\text{CO}_2$ fueron menos afectadas por la segunda intensidad de sequía; la explicación podría residir en una adaptación del comportamiento de los estomas.

Además de la conductancia estomática, otros componentes y factores relacionados con la fotosíntesis son modificados por el stress hídrico. Varios autores han comprobado una disminución del contenido de clorofila de la hoja por efecto de la sequía (Sánchez et al., 1978), y también diferencias en la conductancia interna del mesófilo (Boyer, 1970).

El tamaño del área foliar de la planta y el cultivo, del cual depende en parte el rendimiento es resultante, al mismo tiempo, del crecimiento y de la senescencia, ambos procesos son modificados por el stress hídrico a través de diferentes mecanismos. El balance entre la capacidad para

reducir el consumo de agua mediante disminución del área foliar y la de mantener un determinado ritmo de asimilación del carbono constituye una importante y compleja forma de resistencia a la sequía.

Las características del sistema subterráneo de las plantas han sido tradicionalmente asociadas a su comportamiento en relación con el agua. El crecimiento de las raíces de lino ubicadas a distintas profundidades se comportó en cada caso como dependiente del potencial agua del suelo en cada sitio correspondiente (Newman, 1966), es decir, independiente de los valores de potencial agua en otros puntos de la planta. En caso de desecamiento intenso del perfil, ha sido postulado que las resistencias al flujo de agua que aparecen en la base de las raíces, en la parte superior del suelo o del sustrato, podrían reducir dicho flujo y mantener una mejor disponibilidad para los ápices, que continúan creciendo (Soriano, 1970).

El sistema subterráneo en su conjunto, ya sea de la planta o del cultivo, tiene una directa influencia en la absorción del agua a través de su geometría y de sus propiedades hidráulicas. En el caso, por ejemplo, del trigo cultivar Pelissier (Hurd, 1974), se comprobó que su excelente comportamiento en situaciones de sequía estaba asociado a su sistema radical más extenso que el de otros cultivares, y con mayor capacidad de crecimiento bajo condiciones de stress. En este sentido resultan de interés las comprobaciones efectuadas por Passioura (1976) acerca de las ventajas que representa para la producción de grano, en el trigo, cuando la planta depende totalmente de una cantidad de agua almacenada en el suelo, poseer un sistema radical que utilice el agua lentamente durante las primeras semanas, de modo de contar con una buena cantidad durante el período de antesis. El autor pudo lograr este tipo de economía dejando a la planta una sola raíz, en lugar de 5

ó 6. Resultados similares podrían obtenerse con un genotipo que tuviera alta resistencia radical.

Algunas de las ideas apriorísticas asociadas a la relación entre las raíces y la economía del agua no parecen haber recibido apoyo experimental. En el caso, por ejemplo, de la reconocida diferencia en resistencia a la sequía entre el maíz y el sorgo, las mediciones comparadas, bajo las mismas condiciones, mostraron que no había diferencias, ni en densidad, ni en profundidad alcanzada, entre las dos especies (Vega, citado por Hsiao et al., 1976). Por otra parte, en el caso de plantas de trigo, la poda de una parte de las raíces no aumentó la susceptibilidad a la sequía (Newman, 1974) quizás por razones relacionadas con el fenómeno descrito por Passioura (v.s.).

Evaluación del stress y de la resistencia a la sequía

Hace exactamente 10 años, el Prof. Slatyer, en una reunión sobre "Aspectos fisiológicos del rendimiento", urgió a los investigadores a usar condiciones de stress definidas y reproducibles, registrándolas con datos cuantitativos. Esta recomendación conserva su validez. En estos diez años el instrumental para mediciones de rutina se ha difundido considerablemente y es posible, en la actualidad, caracterizar diversos parámetros ligados al stress sin mayores dificultades.

Si bien subsisten diferencias entre los autores en cuanto a la importancia relativa del potencial agua y del potencial osmótico para caracterizar el estado hídrico de las células (Walter y Wiebe, 1966) y a ellos se ha sumado la opinión según la cual "los valores de potencial agua no serían cruciales para el comportamiento de la planta" (Hsiao, 1973), un gran volumen de datos señala al potencial agua

como el mejor índice con que contamos para medir el estado momentáneo del agua en la planta y en los tejidos (Richter, 1976) y por lo tanto del stress alcanzado.

La cuantificación del stress es un requisito indispensable en cualquier tratamiento experimental, pero en cuanto a la caracterización de diferentes genotipos frente al stress, lo que interesa es medir de alguna manera su resistencia a la sequía.

Para evaluar la resistencia a la sequía, Levitt (l. c.) aconseja en primer término diagnosticar en qué medida el stress es evitado, ya que los mecanismos de absorción o de limitación de la transpiración que contribuyen a ello se han de reflejar en la marcha del potencial agua de la planta.

En cuanto a la capacidad para tolerar deformaciones provocadas por el stress en los tejidos, y más íntimamente en el protoplasma, si se la evalúa en función de la supervivencia, una forma de hacerlo es determinar, de acuerdo al método descrito por Iljin (1927) el stress capaz de provocar la muerte del 50% de las células del tejido puesto a prueba. Varios autores han utilizado, siguiendo la misma idea, alta temperatura y baja humedad para poner a prueba la resistencia al stress en diversas especies (Kilen y Andrew, 1969).

Todos los procesos y mecanismos que se alteran de una u otra forma bajo los efectos del stress pueden ser, en principio, utilizados para caracterizar y evaluar la resistencia. Pero desde el punto de vista de la relación Rendimiento/Resistencia a la sequía, el interés se centra en la correlación entre la magnitud de las deformaciones o cambios y el nivel de rendimiento, comparado con el potencial. En este sentido han sido desarrollados y puestos a prueba una serie de métodos, entre los que se encuentran los basados en caracteres ya mencionados, tales como el potencial agua y el contenido relativo de

agua. Dedio (1975) los utilizó para la selección en trigo, con buenos resultados.

Otros caracteres que en la actualidad son utilizados para este fin son: la actividad de la fotosíntesis, la estabilidad de la clorofila, el contenido de prolina y de glicinabetaína, la germinación bajo condiciones de stress y la resistencia estomática.

En trabajos recientes con *Brassica campestris* y *B. napus*, Richards (1978) utilizó algunos de estos caracteres para comparar el comportamiento de diferentes cultivares, en respuesta al stress hídrico. La estabilidad de la clorofila, la acumulación de prolina y el porcentaje de germinación en una solución de -17,5 bares mostraron buena relación con un índice de rendimiento desarrollado para cada cultivar, en el caso de *B. napus* y en menor medida en el de *B. campestris*. Los cultivares analizados no mostraron variabilidad en cuanto a resistencia estomática ni tolerancia al calor.

Se concluye de todo lo dicho que los avances en el conocimiento de aspectos fundamentales de la resistencia al stress hídrico y de su relación con los procesos que intervienen en la génesis del rendimiento han de hacer cada vez más racional y menos arduo el trabajo de identificación de los genotipos más productivos bajo condiciones de stress (Yevjevich, Hall y Salas, l. c.), pero por otra parte, el estado actual del tema y los elementos con que se cuenta permiten aguardar frutos considerables en relación con los problemas presentes.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- 1) Barret, G. W., G. M. Van Dyne and E. P. Odum 1976. Stress ecology. Bioscience 26 (3) 192-194.
- 2) Begg, J. E. y N. C. Turner 1976. Crop water deficits. Adv. in Agr. 28: 161-217.
- 3) Brix, H. 1962. The effects of water stress on the rates of photosynthesis and respiration in tomato plants and loblolly pine seedlings. Physiol. Plant. 15: 10-20.
- 4) Brower, R. 1961. Water transport through the plant. Jaarb. Inst. voor Biolog. en Schelkundig Onderzoek van Landbouwgew., Wageningen Medeling 150 11-24.
- 5) Burrows, F. J. and F. L. Milthorpe 1976. Stomatal conductance in the control of gas exchange, in Kozłowski, T. T. (ed). Water deficits and plant growth Vol. IV 103-153.
- 6) Chen, D.; S. Savid y E. Katohalski 1968. The role of water stress in the inactivation of messenger RNA of germinating wheat embryos Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. 61: 1378-1383.
- 7) Dedio, W. 1975. Water relations in wheat leaves as screening tests for drought resistance. Ca. J. Plant. Sci. 55: 369-378.
- 8) Denmead, O. T. and R. E. Shaw 1962. Availability of soil water to plants as affected by soil moisture content and meteorological conditions. Agr. J. 54: 385-390.
- 9) Fischer, R. A. y R. M. Hagan 1965. Plant water relations, irrigation management and crop yield. Experim. Agric. 1: 161-177.
- 10) Gates, C. T. and J. Bonner 1959. The response of young tomato plant to a brief period of water hontage. IV. Effects of water stress on the ribonucleic acid metabolism of tomato leaves. Plant. Phys. 24: 49-55.
- 11) Greenway, H. y T. L. Setter 1979. Accumulation of proline and sucrose during the first hours after transfer of *Chlorella emersonii* to high Nace. Austr. J. Pl. Physiol. 6 (1) 69-80.

- 12) Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary theory. *The Americ. Nat.* III (982) 1169-1194.
- 13) Hall, A. E., E-D. Schulze and O. L. Lange 1976. Currents perspectives of steady-state stomatal responses to environment, in Lange O. L., L. Kappen, E-D. Schulze, *Water and Plant Life* 169-188, Springer - Verlag, Berlin.
- 14) Hall, A. J., J. H. Lemcoff, M. S. Carceller, N. Trápani y A. Soriano 1978. Influencia de la sequía sobre algunos determinantes del rendimiento en el maíz. 7a. Reunión Latinoamericana de Fisiología Vegetal, Mar del Plata, Argentina.
- 15) Henkel, P. A., N. A. Satarova y E. K. Tvorus 1967. Effects of drought on protein synthesis and the state of ribosomes in plants. *Fiziol Rast.* 14: 754-762.
- 16) Hodkinson, K. C. 1974. Influence of partial defoliation on photosynthesis, photorespiration and transpiration by lucerne leaves of different ages. *Aust. J. Plant. Physiol.* 1: 561-578.
- 17) Hsiao, T. C. 1970. Rapid changes in levels of polyribosomes in *Zea mays* in response to water stress. *Plant Physiol.* 46: 281-285.
- 18) Hsiao, T. C. 1973. Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Pl. Phys.* 24: 519-570.
- 19) Hsiao, T. C. and E. Acevedo 1974. Plant response to water deficits, water use efficiency and drought resistance. *Agric. Meteorology* 14 (1/2) 59-84.
- 20) Hsiao, T. C., E. Fereres, E. Acevedo and D. W. Henderson 1976. Water stress and dynamics of growth and yield of crop plant, in Lange, O. L., L. Kappen, E-D. Schulze, *Water and Plant Life*, 281-305. Springer Verlag, Berlin.
- 21) Hurd, E. A. 1974. Phenotype and drought tolerance in wheat. *Agric. Meteorology* 14(1/2) 39-55.
- 22) Iljim, W. S. 1927. Veber die Austrocknungstahigkeit des lebendes Protoplasmas der vegetativen Ppflanzellen. *Iahrb. Wiss. Bot.* 66: 947-964.
- 23) Itai, C. y A. Benzioni 1976. Water stress and hormonal response in Lange O. E., L. Kappen, E-D. Schulze. *Water and Plant Life* 225-242. Springer-Verlag, Berlin.
- 24) Kilen, T. C. and R. H. Andrew 1969. Measurement of drought resistance in corn, *Agr. J.* 61: 669-672.
- 25) Kozlowski, T. T. 1968-1976. *Water deficits and plant growth.* 4 vol. Academic Press, N. York.
- 26) Levitt, J. 1972. *Response of plants to environmental stresses.* Academic Press. N. York 697 pp.
- 27) Lee-Stadelmann, O. Y. y E. J. Stadelmann 1976. Cell permeability and water stress, in Lange O. L., L. Kappen, E-D. Schulze, *Water and Plant Life* 268-280, Springer-Verlag, Berlin.
- 28) Ludlow, M. M. and G. L. Wilson 1971. Photosynthesis of tropical pasture plants III Leaf age. *Aust. J. Biol. Sci.* 24: 1077.
- 29) Ludlow, M. M. 1976. Ecophysiology of C₄ grasses in Lange O. L., L. Kappen, E-D. Schulze, *Water and Plant Life*, 364-386, Springer-Verlag, Berlin.
- 30) May, L. H. y F. L. Milthorpe 1962. Drought resistance of crop plants. *Field Crop Abstracts* 15 (3) 171-179.
- 31) Mittelhauser, C. S. y van Stevenick, R. R. M. 1969. Stomatal closure and inhibition of transpiration induced by (RS)- abscisic acid. *Nature London* 221, 281-282.
- 32) Mizrabi, Y., A. Blumenfeld, A. E. Richmond 1972. The role of abscisic acid and salination in the adaptive response of plants to reduced root

- aeration *Plant and Cell Physiol.* (Tokyo) 13: 15-21.
- 33) Newman, E. F. 1966. Relationships between root growth of flax (*Linum usitatissimum*) and soil water potential. *New Phytol.* 65: 273-283.
 - 34) Newman, E. I. 1974. Root and soil water relations, in Carson E. W., *The Plant root and its environment.* The Univ. Press of Virginia, Charlottesville 691 pp.
 - 35) Nir, I. and A. Poljakoff-Mayber 1967. Effects of water stress on the photochemical activity of chloroplasts. *Nature* 213: 418-419.
 - 36) Ordin, L. 1960. Effect of water stress on cell wall metabolism of *Avena* coleoptile tissue. *Plant Phys.* 35: 443-450.
 - 37) Ordin, L., T. H. Applewhite and J. Borner 1956. Auxin induced water by *Avena* coleoptile sections. *Plant Phys.* 31: 44-53.
 - 38) Passioura, J. B. 1976. Physiology of grain yield in wheat growing on stored water. *Austral. J. Pl. Physiol.* 3 (5) 559-566.
 - 39) Pinto, C. M. D. and T. J. Flowers 1970. The effects of water deficits on slices of beet root and potato tissue. *J. Exp. Bot.* 21: 754-767.
 - 40) Richards, R. A. 1978. Variation between and within species of rapessed (*Bassica campestris* and *B. napus*) in response to drought stress. III. Physiological and physiochemical characters. *Austral. J. Agric. Res.* 29: 491-501.
 - 41) Richter, H. 1976. The water status in the plant-Experimental evidence, in Lange O. L., L. Kappen, E-D. Schulze, *Water and Plant Life*, 42-58. Springer-Verlag, Berlin.
 - 42) Sánchez, R. A. y Hall, A. J. 1978. Efectos de la sequía sobre el nivel de clorofila en hojas de maíz. 7a. Reunión y 2º Simposio Latinoamericano de Fisiología Vegetal. Mar del Plata. Argentina.
 - 43) Slatyer, R. O. 1969. Physiological significance of internal water relations to crop yield, in Eastin J. D. et al (eds). *Physiological aspects of crop yield*, 53-88.
 - 44) Slavik, B. 1965. Water stress in plants. Publ. House of the Czechoslovak Academy of Sciences, Prague. 322 pp.
 - 45) Soriano, A. 1970. Crecimiento y relaciones con el agua de la planta joven de trigo sometidas a condiciones de sequía. *Revista de la Fac. de Agron. y Vet. Buenos Aires* 18 (1) 51-58.
 - 46) Stewart, C. R., C. J. Morris and J. F. Thompson 1966. Changes in amino acid content of excised leaves during incubation. II. Role of sugar in the accumulation of proline in wilted leaves, *Plant Physiol.* 41: 1585-1590.
 - 47) Stocker, O. 1960. Physiological and morphological changes in plants due to water deficiency, in *Plant-water relationships in arid and semiarid conditions.* UNESCO.
 - 48) Todd, G. W. 1972. Water deficits and enzymatic activity, in Kozłowski, T. T. (ed). *Water deficits and plant growth* vol. III, 177-216.
 - 49) Turner, N. C. 1974. Stomatal behaviour and water status of maize, sorghum and tobacco under field conditions II. At low soil water potential *Plant Physiol.* 53: 360-365.
 - 50) Turner, N. C., J. E. Begg and M. Lorraine Tonnet, 1978. Osmotic adjustment of sorghum and sunflower crops in response to water deficits and its influence on the water potential at which stomata closed. *Aust. J. Pl. Physiol.* 5 (5) 597-608.
 - 51) Vieira da Silva, J. 1970. Contribution

- a l'étude de la resistance a la sécheresse dans le genre *Gosypium*. II. La variation de quelques activités enzymatiques. *Physiol Végét.* 8: 413-447.
- 52) Walter, H. and H. Wieba. 1966. Toward clarification of the specific condition of water in protoplasm and in the cell wall of higher plants and its determination. *Adv. Front. Plant. Sci.* 14: 173-218.
- 53) Wyn Jones, R. G. and R. Storey 1978. Salt stress and comparative physiology in the gramineae. II. Glycinebetaine and proline accumulation in two salt- and water- stressed barley cultivars, *Austral. J. Pl. Phys.* 5 (6) 817-830.
- 54) Yevjevich, V., W. A. Hall y J. D. Salas (eds) 1978. Drought research needs. *Proceed. Conf. Drought Res. Needs, Colorado Sta. Univ., 1977. Water Res, Publ., Fort Collins Col.* 276 pp.
-