

RESISTENCIA A SEQUÍA DE *BRACHIARIA SPP.* I. ASPECTOS FISIOLÓGICOSDROUGHT RESISTANCE OF *BRACHIARIA SPP.* I. PHYSIOLOGICAL ASPECTS

Ivone Carmona Muñoz^{1*}, Carlos Trejo López², Porfirio Ramírez Vallejo¹, Gabino García de los Santos³
y Carlos Becerril Pérez⁴

¹ Programa de Genética, Producción de Semillas³ y Programa de Ganadería⁴, Instituto de Recursos Genéticos y Productividad, Colegio de Postgraduados Km 36.5 Carr. México-Texcoco, Montecillo, Texcoco, Edo. de México. Tel. 01 (595) 952-0200. Fax: 01 (595) 952-0262. Correo electrónico: icarmona@colpos.colpos.mx ² Programa de Botánica, Instituto de Recursos Naturales, Colegio de Postgraduados. Tel: 01 (595) 952-0247.

* Autor responsable

RESUMEN

Para determinar la respuesta a sequía de cuatro pastos: *Brachiaria decumbens* cv Chontalpo (BD), *Brachiaria brizantha* cv Insurgente (BB) y los híbridos CIAT 36060 y 36061, se estableció un experimento en invernadero en Montecillo, México, en el año 2000. Se probaron dos periodos de sequía: 80 y 100 días después de la siembra (estados vegetativo y reproductivo, respectivamente), además del testigo que permaneció con riego. La conductancia estomática en estado vegetativo en todos los genotipos disminuyó alrededor del día 10, mientras que en estado reproductivo el híbrido CIAT 36061 resistió más días en sequía. En potencial hídrico se encontraron diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0.05$) entre periodos de sequía, entre genotipos y en la interacción de ambos. La acumulación de prolina presentó diferencias ($P \leq 0.05$) entre periodos de sequía y entre materiales, en donde el híbrido CIAT presentó la acumulación más baja en los dos tratamientos de sequía. En la acumulación de biomasa aérea se encontraron diferencias ($P \leq 0.05$) entre periodos de sequía, y los híbridos tuvieron el mayor rendimiento de materia seca, en raíz. El híbrido CIAT 36061 presentó la relación biomasa de raíz/biomasa aérea más alta, y fue el que resistió mejor la sequía.

Palabras clave: Pastos, conductancia estomática, prolina, potencial hídrico, biomasa.

SUMMARY

The effects of drought stress on stomatal conductance, leaf water potential, leaf proline content and both shoot and root biomass was studied in four grasses: *Brachiaria decumbens* cv Chontalpo (BD), *Brachiaria brizantha* cv Insurgente (BB), and the hybrids CIAT 36060 and 36061. The experiment was conducted under greenhouse conditions in 2002, where two drought treatments were applied at the vegetative and reproductive stages (80 and 100 days after sowing, respectively), in addition to an irrigated control. During vegetative stage, drought stress significantly ($P \leq 0.05$) reduced stomatal conductance by day 10, while in the reproductive stage of CIAT 36061 stomata remained open for a longer time under drought. Plant water potentials were statistically different ($P \leq 0.05$) between drought treatments, among genotypes and for the interactions of both factors. Proline accumulation showed statistical differences ($P \leq 0.05$) between drought treatments and among genotypes, the hybrid CIAT 36061 having the lowest proline accumulation in both stages. Statistical differences

($P \leq 0.05$) in biomass production were found between drought treatments and the two hybrids had the highest root dry matter production. The hybrid CIAT 36061 was the most drought resistant variety and had also the highest root shoot biomass ratio.

Index words: Grasses, stomatal conductance, proline, water potential, biomass.

INTRODUCCIÓN

Una característica deseable en pastos es la adaptación a condiciones adversas, tales como sequía, quemas e inundaciones, ya que en estas condiciones muchas especies detienen su desarrollo, lo cual ocasiona pérdidas económicas en la ganadería basada en el consumo de pastos como fuente principal de alimentación durante el año. En las regiones tropicales con clima cálido seco la estación seca puede ser de hasta siete meses, por lo que sería conveniente contar con especies tolerantes al déficit hídrico.

Los pastos y otras especies vegetales poseen diferentes mecanismos que les permiten escapar a los efectos negativos de la sequía. Uno de ellos es el ajuste osmótico, que consiste en la acumulación de solutos para que los tejidos se mantengan turgentes en bajos potenciales de agua. Munns *et al.* (1979) encontraron que la mayoría de los solutos acumulados son azúcares y aminoácidos, principalmente prolina, substancia que se acumula rápidamente en situaciones de estrés para contribuir al ajuste osmótico y cuyo contenido declina una vez que la humedad es restablecida. Singh *et al.* (1973) indicaron que en cebada (*Hordeum vulgare* L.) los cultivares que acumulan más prolina tienden a sobrevivir a condiciones de sequía extrema; sin embargo, Hanson *et al.* (1977) detectaron también que en variedades de cebada susceptibles a sequía ocurre una acumulación de prolina mayor. En *Phaseolus vulgaris* L. la

acumulación de prolina también se presenta en cultivares susceptibles a déficit hídrico (Andrade *et al.*, 1995).

Otro mecanismo de tolerancia a la sequía es el cierre de los estomas cuando la humedad del aire es escasa, lo que permite optimizar el uso del agua disponible en relación con la asimilación de carbono (Hall y Schulze, 1980). Esta regulación estomática asegura una alta conductividad del agua en la planta.

Entre las especies de pastos que actualmente tienen una gran aceptación en las áreas tropicales de América Central y del Sur se encuentra *Brachiaria decumbens*. Esta especie está adaptada a condiciones de trópico húmedo con estación seca menor de cuatro meses (Loch, 1977), aunque también se ha desarrollado satisfactoriamente en el Cerrado Brasileño donde la estación seca es de siete meses y la lluvia es menor a 1300 mm (Pizarro *et al.*, 1996). Otra especie con amplia difusión en estas regiones es *Brachiaria brizantha*, que tolera mejor la sequía que *B. decumbens* (Thomas y Grof, 1986; Pizarro *et al.*, 1996).

Tanto *B. decumbens* como *B. brizantha* son tetraploides ($2n=4x=36$) y apomícticos. Aún así, ha sido posible su cruzamiento, y la obtención de híbridos en los que, entre otras características, se ha buscado la resistencia al ataque de mosca pinta (*Aenolamia postica*). Dichos híbridos han mostrado mejor adaptación a variantes edáficas y algunos otros atributos deseables (Do Valle *et al.*, 1993; Miles y Do Valle, 1996). Entre estos híbridos destacan como los más promisorios CIAT 36061 y CIAT 36060, tanto para la producción de semilla como la de forraje. El híbrido CIAT 36061 tiene como progenitor femenino (sexual) al híbrido originado de la cruce *B. ruziziensis* clon 44-6 X CIAT 6297 (*B. brizantha* cv. Marandú), y el híbrido CIAT 36060 tiene como progenitor femenino al híbrido originado de la cruce *B. ruziziensis* clon 44-3 X CIAT 606 (*B. decumbens* cv. Basilisk) (Miles, 1999).

Se conoce poco acerca de la adaptación de estos híbridos a condiciones extremas de falta de humedad, de los mecanismos de supervivencia que permiten su recuperación, y de las consecuencias del estrés en la producción de forraje y de semilla. Tales atributos son deseables para enfrentar las frecuentes sequías que inciden en las áreas en donde se desarrolla la mayor parte de la ganadería tropical en América.

Dado que el conocimiento de estos mecanismos fisiológicos de tolerancia a sequía es importante para la selección de genotipos resistentes, el objetivo del presente trabajo fue determinar en *B. decumbens*, *B. brizantha*, y los híbridos CIAT 36060 y CIAT 36061, la conductancia es-

tomática, el potencial hídrico y el contenido de prolina en condición de déficit de agua en el suelo.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en invernadero, de octubre del 2000 a enero del 2001, en Montecillo, Edo. de México. Las temperaturas máxima y mínima promedio imperantes en los años de evaluación fueron 35 y 6 °C, respectivamente. Los pastos *B. decumbens* cv Chontalpo, *B. brizantha* cv Insurgente, y los híbridos CIAT 36060 y CIAT 36061, fueron sometidos a dos tratamientos inducidos de sequía y uno de riego (testigo).

Se sembró una planta en cada maceta en una mezcla de suelo y arena en una proporción 1:1. Cuando las plantas alcanzaron una altura aproximada de 20 cm fueron fertilizadas con el equivalente a la dosis 150N-50P-00K. Las macetas se regaron cada tercer día para mantenerlas aproximadamente a capacidad de campo. Los tratamientos de sequía consistieron en la suspensión del riego a los 80 días (estado vegetativo) y a los 100 días (estado reproductivo) después de la siembra (dds), lo que condujo a una disminución progresiva del agua del suelo por evapotranspiración hasta niveles menores de -2.5 MPa; en el tratamiento testigo no se suspendió el riego. El diseño experimental que se utilizó fue un completamente al azar con arreglo factorial de cuatro genotipos y tres tratamientos de sequía.

Desde el inicio de los tratamientos (riego y suspensión de riego a 80 y 100 días), en una hoja joven completamente expandida se midió diariamente entre las 13:00 y 14:30 h, la conductancia estomática con un porómetro LI-1600 (LI-COR Inc. Lincoln, Ne. EE.UU.). Cuando tales hojas alcanzaron valores de conductancia mínimos y constantes, con una bomba de presión tipo Scholander (Turner, 1981) se determinó el potencial de agua (ψ_w) y el contenido de prolina foliar en las primeras horas de la mañana, cuando el potencial de la hoja se encuentra en equilibrio con el del suelo (Slatyer, 1967). La hoja muestreada fue similar a la utilizada en las determinaciones de conductancia. Una vez determinado el potencial de agua de las hojas, éstas se colocaron en nitrógeno líquido, se liofilizaron y acondicionaron para determinar la concentración de prolina con el método colorimétrico descrito por Bates *et al.* (1973).

Al final de las determinaciones de potencial de agua, las plantas fueron regadas nuevamente y se tomaron muestras para medir el peso seco de la parte aérea y de la raíz.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el tratamiento de sequía aplicado durante la etapa vegetativa (80 días después de la siembra), la conductancia estomática disminuyó significativamente a los seis días de haber suspendido el riego en *B. decumbens* y en el híbrido CIAT 36061, mientras que en *B. brizantha* y en el híbrido CIAT 36060 la conductancia estomática empezó a disminuir significativamente hasta el séptimo día. A medida que se prolongó la suspensión de riego, la reducción en la conductancia estomática se acentuó hasta alcanzar valores de cero en el octavo día sin riego, en todos los materiales genéticos (Figura 1). Es importante señalar que los híbridos, a pesar de haber cerrado sus estomas al mismo tiempo que *B. decumbens* y *B. brizantha*, no mostraron síntomas de marchitez como lo hicieron estas especies, y además conservaron un color verde pálido en sus hojas.

Cuando la sequía se aplicó durante la etapa reproductiva (a los 100 dds), la conductancia estomática exhibió tendencias similares a las encontradas en el estado vegetativo, aunque en la fase reproductiva ocurrió el cierre máximo de los estomas a los 21 días en CIAT 36061, y varió entre 12 y 14 días en *B. decumbens*, *B. brizantha* y CIAT 36060, tanto en riego como en sequía, de manera que al final del estudio la conductancia estomática fue similar entre las plantas testigo y las sometidas a sequía. Según algunos autores, la resistencia a sequía resulta de contrarrestar el déficit de agua a través de un potencial osmótico bajo, probablemente por hidrólisis de polímeros de reserva (Gardner *et al.*, 1985; Volaire y Thomas, 1995; White *et al.*, 1992). En el caso de la sequía aplicada en estado reproductivo, es decir en plantas de mayor edad (100 dds), probablemente las plantas acumularon una mayor cantidad de fotoasimilados que les ayudaron a resistir por más tiempo la sequía (Munns *et al.*, 1979). En forma similar, Meinzer y Grantz (1990) al calcular la conductancia estomática e hidráulica sobre el área de la hoja, demostraron en caña de azúcar (*Saccharum officinarum* L.) que la acción conjunta de ambas variables permite a la planta mantener su homeostasis.

En el potencial hídrico de la planta se encontraron diferencias estadísticas ($P \leq 0.05$) entre tratamientos de sequía, entre genotipos y en la interacción de ambos factores. Con la sequía inducida en el estado vegetativo, *B. brizantha* mostró el potencial hídrico más bajo, con un promedio de -2.3 MPa (Figura 2). En el tratamiento de sequía inducida en la etapa reproductiva, aunque los potenciales hídricos foliares fueron muy similares entre genotipos, hubo diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0.05$) entre ellos, donde CIAT 36060 mostró el potencial hídrico más alto con -2.5 MPa, y el más bajo correspondió a *B. decumbens* con -3.0 MPa. Estos valores son más bajos que los encon-

trados en maíz (*Zea mays* L.), especie en la que Watts (1974) observó que la elongación foliar disminuye cuando el potencial de la hoja es de -0.2 MPa y cesa por completo en potenciales de -0.7 a -0.9 MPa. En hojas de otros pastos tropicales se han registrado potenciales hídricos inferiores a -4.4 MPa en *Panicum maximum*, de -3.8 MPa en *Heteropogon contortus*, y de -3.3 MPa en *Cenchrus ciliaris* (Wilson *et al.*, 1980).

Algunas especies presentan adaptaciones específicas que les permiten permanecer vivas y mantener incluso un crecimiento mínimo (Munns *et al.*, 1979). Las plantas de *B. decumbens* y *B. brizantha* se secaron totalmente, con excepción de los meristemos, en cuanto el suelo alcanzó el punto de marchitez permanente, lo que permitió su posterior recuperación; en cambio, los híbridos conservaron la turgencia foliar en ambos tratamientos de sequía.

En producción de materia seca también se detectaron diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0.05$) entre los tratamientos de sequía, pero no entre materiales genéticos. Con la sequía inducida durante la etapa vegetativa, la falta de agua ocasionó una reducción de biomasa en la planta (Figura 3), atribuible al cierre estomático y la consecuente reducción en la asimilación de CO_2 (Kaiser, 1987; Schulze, 1986). En esta etapa de desarrollo las plantas aún eran jóvenes, y prácticamente no ocurrió senescencia; los híbridos fueron capaces de conservar un color verde pálido del follaje durante la sequía.

Cuando las plantas estuvieron sometidas a sequía en estado reproductivo, la materia seca total no presentó diferencias estadísticamente significativas entre genotipos ($P \leq 0.05$), pero los híbridos tuvieron mayor biomasa foliar que *B. decumbens* y *B. brizantha* (Figura 4), y el rendimiento de follaje fue inversamente proporcional a la cantidad de material muerto presente. Esto tal vez se deba a que una de las características que permite a las plantas resistir a la sequía, es la mayor proporción de biomasa que destinan a la raíz, mecanismo que está asociado con variaciones en el consumo de agua y, por tanto, con la actividad fotosintética, lo que permite la sobrevivencia de las plantas durante periodos de escasez de agua (Jones *et al.*, 1981; Perdomo *et al.*, 1996).

La producción de raíz presentó diferencias significativas entre tratamientos de sequía, donde los híbridos superaron ($P \leq 0.05$) a *B. decumbens* y *B. brizantha* (Figura 5). Este incremento en la biomasa radical puede ser uno de los factores que permiten a la planta mantener la turgencia mediante un consumo eficiente de agua (Huang y Gao, 2000). El análisis de la relación biomasa de raíz/biomasa aérea (Cuadro 1), mostró diferencias entre las condiciones de riego y las de estrés hídrico. En el tratamiento de sequía

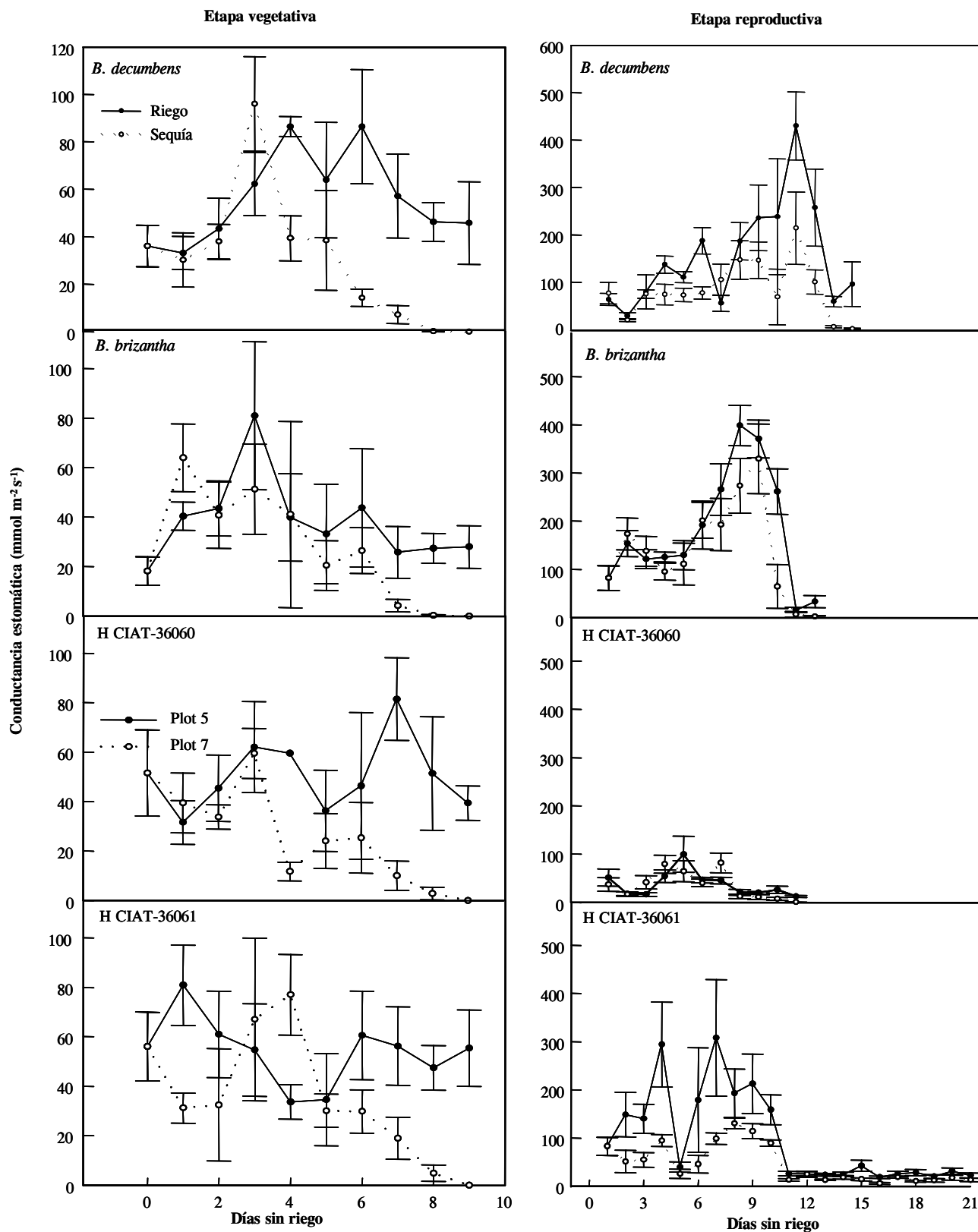


Figura 1. Efecto de la suspensión de riego (≤ -2.5 MPa) en la conductancia estomática de dos especies de *Brachiaria* y dos híbridos durante dos etapas fenológicas (vegetativa y reproductiva). Cada punto representa el promedio de 3 ó 4 mediciones por especies \pm error estándar.

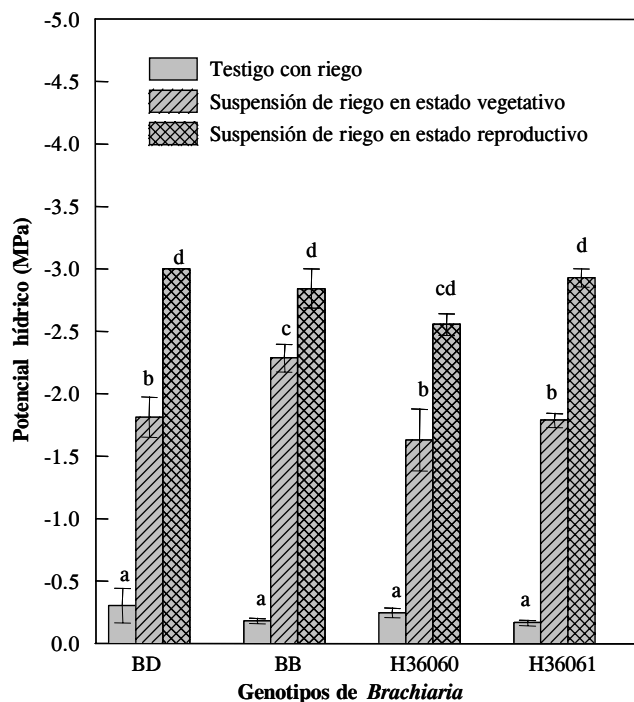


Figura 2. Efecto de suspensión de riego (≤ -2.5 MPa) en el potencial hídrico (MPa) en dos etapas fenológicas (vegetativa y reproductiva) en dos especies de *Brachiaria* y dos híbridos. Cada barra representa el promedio de 3 ó 4 mediciones por especie \pm error estándar. Letras iguales indican valores estadísticamente iguales entre sí ($P \leq 0.05$).

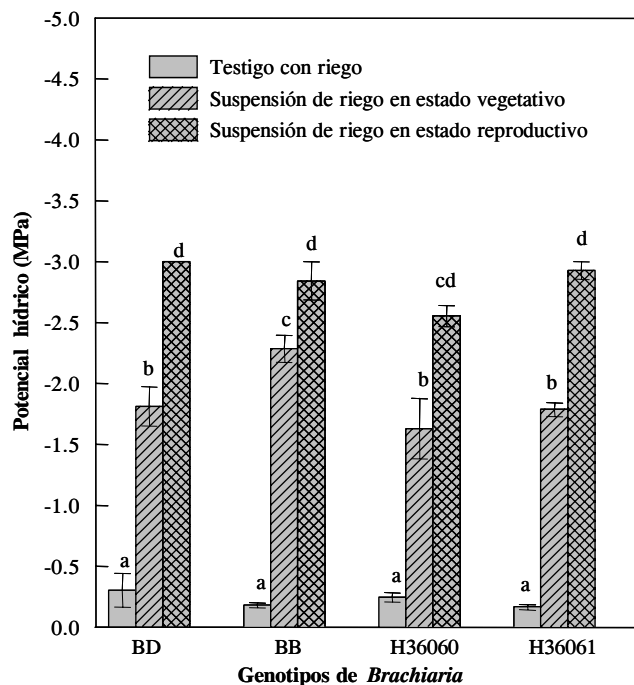


Figura 3. Efecto de suspensión de riego (≤ -2.5 MPa) en la producción de materia seca (g/planta) en dos etapas fenológicas (vegetativa y reproductiva), en dos especies de *Brachiaria* y dos híbridos. Cada barra representa el promedio de 3 ó 4 mediciones por especie \pm error estándar del promedio. Letras iguales indican valores estadísticamente iguales entre sí ($P \leq 0.05$).

aplicado durante la etapa vegetativa esta relación se incrementó como también ha ocurrido en otros estudios (Huang y Fry, 1998), ya que muchas especies aumentan la proporción de fotoasimilados asignados a la raíz en respuesta a las sequías lo que incrementa la razón raíz/tallo y el volumen de agua en el suelo disponible para la planta. Otras especies producen una mayor cantidad de raíces finas durante los periodos de sequía, como una estrategia para lograr la absorción de agua y nutrientes con un gasto mínimo de energía. Una alta relación raíz/parte aérea, también puede resultar de la pérdida de biomasa aérea por la falta de agua (Jones *et al.*, 1981).

Cuadro 1. Razón biomasa raíz/biomasa aérea en respuesta a sequía impuesta (≤ 2.5 MPa) en dos etapas fenológicas (vegetativa y reproductiva), en dos especies de *Brachiaria* y dos híbridos.

Material genético	Etapa vegetativa		Etapa reproductiva	
	Riego	Sequía	Riego	Sequía
<i>B. decumbens</i> cv Chontalpo	0.57 \pm 0.07	0.72 \pm 0.14	0.67 \pm 0.08	0.61 \pm 0.1
<i>B. brizantha</i> cv Insurgente	0.48 \pm 0.06	0.71 \pm 0.05	0.84 \pm 0.2	0.67 \pm 0.1
Híbrido CIAT 36060	0.25 \pm 0.03	0.97 \pm 0.27	1.10 \pm 0.05	0.77 \pm 0.08
Híbrido CIAT 36061	0.54 \pm 0.04	0.75 \pm 0.15	1.10 \pm 0.05	1.40 \pm 0.05

*Promedio de 3 ó 4 mediciones por especie \pm error estándar.

Cuando las plantas fueron sometidas a sequía durante la etapa reproductiva, el híbrido CIAT 36061 fue el único que incrementó su relación biomasa de raíz/biomasa aérea (Cuadro 1), lo cual sugiere que incrementó la resistencia hidráulica al flujo de agua desde la raíz, lo que se reflejó en menor producción de biomasa aérea (Figura 3). El aumento en la resistencia al flujo probablemente haga decrecer más la turgencia de la hoja que el de la raíz (Turner, 1986). Al respecto, Schultz y Matthews (1988 a y b) observaron en vid (*Vitis vinifera* L.) que un ligero incremento en la resistencia hidráulica reduce apreciablemente la tasa de desarrollo de los tallos. En el caso de los factores aquí estudiados, las diferencias observadas en el comportamiento entre ambos estados fenológicos, vegetativo y reproductivo, pudieran ser debidas a las características intrínsecas de los diferentes genotipos en sus respuestas a la sequía.

En la acumulación de prolina se encontraron diferencias estadísticas ($P \leq 0.05$) entre los tratamientos de sequía y entre genotipos. Los híbridos CIAT 36061 y 36060 presentaron la menor acumulación (Figura 6), sobre todo en el CIAT 36061, y ambos híbridos presentaron la mayor resistencia a la sequía. Varios autores relacionan la acumulación de prolina con la regulación y reducción de la pérdida de agua durante periodos de sequía (Aspinall y Paleg, 1981), como una forma de proveer carbono y nitrógeno para el metabolismo post-estrés (Spollen y Nelson, 1994); por ello se ha considerado que las especies resistentes a la sequía pueden acumular más prolina. En contraste,

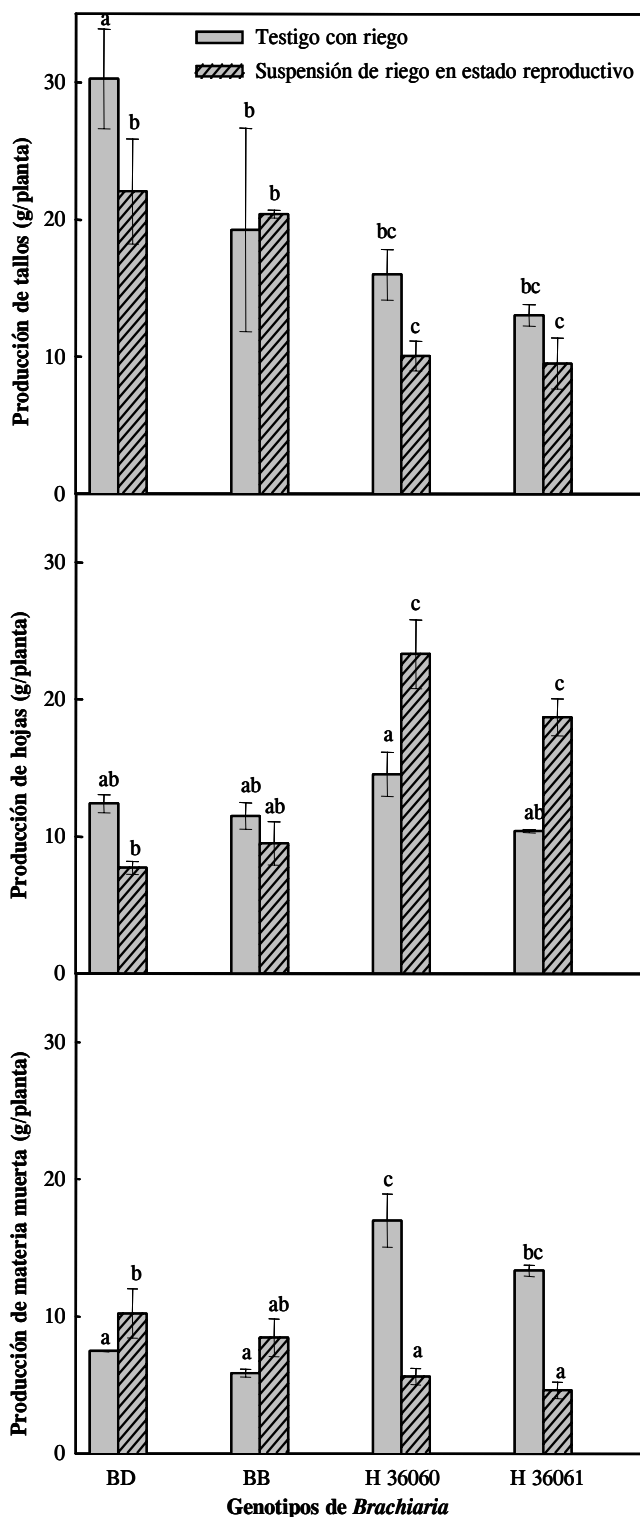


Figura 4. Efecto de suspensión de riego (≤ -2.5 MPa) en la producción de materia seca por componentes (hojas, tallos y materia muerta) durante la etapa reproductiva en dos especies de *Brachiaria* y dos híbridos. Cada barra representa el promedio de 3 ó 4 mediciones por especie \pm error estándar del promedio. Letras iguales indican valores estadísticamente iguales entre sí ($P \leq 0.05$).

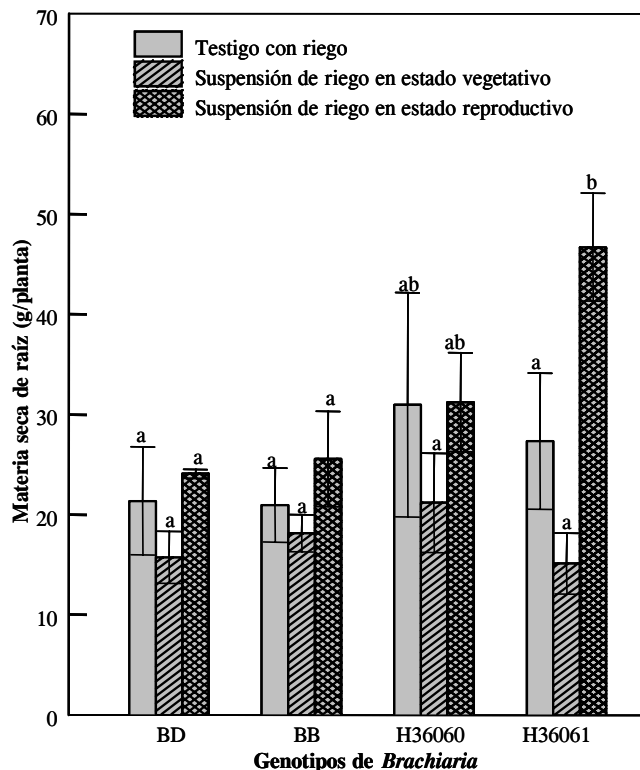


Figura 5. Efecto de suspensión de riego (≤ -2.5 MPa) en la producción de materia (MS) de la raíz en dos etapas fenológicas (vegetativa y reproductiva), en dos especies de *Brachiaria* y dos híbridos. Cada barra representa el promedio de 3 ó 4 mediciones por especie \pm error estándar del promedio. Letras iguales indican valores estadísticamente iguales entre sí ($P \leq 0.05$).

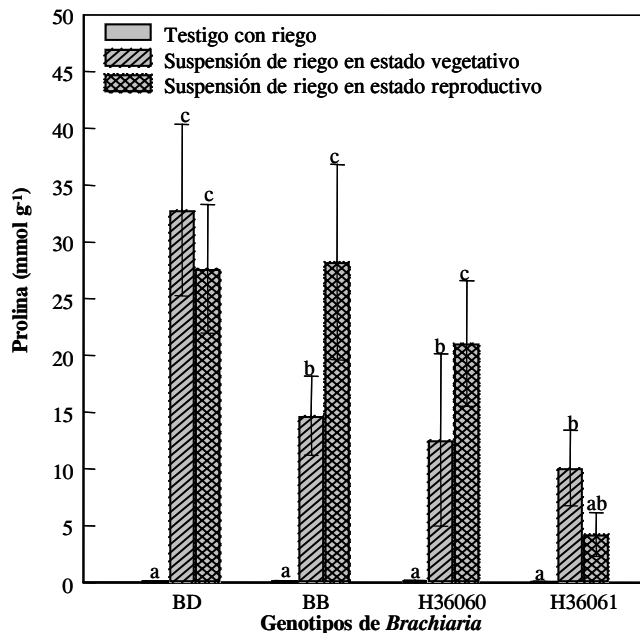


Figura 6. Efecto de la suspensión de riego (≤ -2.5 MPa) en la concentración de prolina (mmol g^{-1}) en dos etapas fenológicas (vegetativa y reproductiva) de dos especies de *Brachiaria* y dos híbridos. Cada barra representa el promedio de 3 ó 4 mediciones por especie \pm error estándar del promedio. Letras iguales indican valores estadísticamente iguales entre sí ($P \leq 0.05$).

Hanson *et al.* (1977) observaron que la prolina se incrementó más en una especie sensible que en una resistente a sequía en cebada (*Hordeum vulgare* L). Es posible entonces que los híbridos CIAT 36061 y 36060, sean plantas con alto potencial osmótico y que, en cierta forma, tengan un comportamiento muy similar al de las plantas poiquilohídricas (resucitadoras), en las cuales el contenido de la vacuola se solidifica repentinamente durante el proceso de deshidratación (Tymms y Gaff, 1979).

CONCLUSIONES

Los híbridos CIAT 36060 y 36061 presentaron una mayor resistencia a sequía que *B. decumbens* y *B. brizantha*, tanto en la etapa vegetativa como en la reproductiva. Durante la etapa reproductiva los híbridos produjeron más biomasa total que los otros materiales, que en su mayor proporción estuvo constituida por hojas y raíz, lo que probablemente permitió mantener los procesos fotosintéticos y la acumulación de fotoasimilados. El híbrido CIAT 36061 presentó las más alta relación biomasa de raíz/ biomasa aérea y, en conjunto con el híbrido CIAT 36060, los menores contenidos de prolina, lo que sugiere capacidad para sobrevivir la sequía mediante la conservación de un potencial osmótico más bajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Andrade J L, A Larqué, C Trejo (1995) Proline accumulation in leaves for four cultivars of *Phaseolus vulgaris* L. with different drought resistance. *Phyton Rev. Itnal. Bot. Exp.* 57:149-157.
- Aspinall D, L G Paleg, D Aspinall (eds) (1981) Proline accumulation: physiological aspects. *In: L G Paleg, D Aspinall (eds). The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants.* Academic Press. New York. pp: 206-240.
- Bates L S, R P Waldren, I D Teare (1973) Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil* 39:205.
- Do Valle C B, G Glienke, G O Leguizamón (1993) Breeding of apomictic *Brachiaria* through interspecific hybridisation. *In: Proc. XVII Intnal. Grassland Congress. Vol I Palmerson North, New Zeland.* pp:427-428.
- Gardner F P, R B Pearce, R L Mitchell (1985) *Physiology of Crop Plants.* Iowa State University Press. Ames, Iowa. 327 p.
- Hall A E, E D Schulze (1980) Stomatal response to environment and a possible interrelation between stomatal effects on transpiration and CO₂ assimilation. *Plant Cell Environ.* 3:467-474.
- Hanson A D, C E Nelson, E H Everson (1977) Evaluation of free proline accumulation as an index of drought resistance using two contrasting barley cultivars. *Crop Sci.* 17:720-726.
- Huang B, H Gao (2000) Root physiological characteristics associated with drought resistance in tall fescue cultivars. *Crop Sci.* 40:196-203.
- Huang B, J D Fry (1998) Root anatomical, physiological and morphological responses to drought stress for tall fescue cultivars. *Crop Sci.* 38:1017-1022.
- Jones M M, N C Turner, C B Osmond (1981) Mechanisms of drought resistance. *In: L G Paleg, D. Aspinall (eds). The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants.* Academic Press, New York. pp:15-35.
- Kaiser W M (1987) Effects of water deficits on photosynthetic capacity. *Plant Physiol.* 71:142-149.
- Loch D S (1977) *Brachiaria decumbens* (signal grass), a review with particular reference to Australia. *Tropical Grassland* 11:141-157.
- Meinzer F C, D A Grantz (1990) Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane: stomatal adjustment to water transport capacity. *Plant Cell Environ.* 13:383-388.
- Miles J W (1999) Nuevos híbridos de *Brachiaria*. *Pasturas Tropicales* 21:78-80.
- _____, Do Valle C B (1996) Manipulation of apomixis in *Brachiaria* breeding. *In: J W Miles, B L Maas, C B Do Valle (eds). Brachiaria: Biology, Agronomy and Improvement.* CIAT Publication 259. pp:164-167.
- Munns R, C J Brady, W R Barlow (1979) Solute accumulation in the apex and leaves of wheat during water stress. *Aust. J. Plant Physiol.* 6:379-389.
- Perdomo P, J A Murphy, G A Berkowitz (1996) Physiological changes associated with performance of Kentucky bluegrass cultivars during summer stress. *Hort Sci.* 31:1182-1186.
- Pizarro E A, C B do Valle, G Keller-Grein, R Schultze-Kraft, A H Zimmer (1996) Regional experience with *Brachiaria*: Tropical America-savannas. *In: J W Miles, B L Maas, C B Do Valle (eds). Brachiaria: Biology, Agronomy and Improvement.* CIAT publication 259. pp:225-243.
- Schulze E D (1986) Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and the soil. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 37:247-274.
- Schultz H R, M A Matthews (1988a) Vegetative growth distribution during water deficits in *Vitis vinifera* L. *Aust. J. Plant Physiol.* 15:641-656.
- Schultz H R, M A Matthews (1988b) Resistance to water transport in shoots of *Vitis vinifera* L. Relation to growth at low potential. *Plant Physiol.* 88:718-724.
- Singh T N, L G Paleg, D Aspinall (1973) Stress metabolism III. Variation in response to water deficit in the barley plant. *Aust. J. Biol. Sci.* 26:65-76.
- Slatyer R O (1967) *Plant-Water Relationships.* Academic Press. London. 366 p.
- Spollen W G, C J Nelson (1994) Response of fructans to water deficit in growing leaves of tall fescue. *Plant Physiol.* 106:329-336.
- Thomas D, B Grof (1986) Some pastures species for the tropical savannas of South America. III. *Andropogon gayanus, Brachiaria spp* and *Panicum maximum.* *Herb. Abs.* 56:557-565.
- Turner N C (1981) Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant Soil Sci.* 58:339-366.
- _____, (1986) Crop water deficits: a decade of progress. *Adv. Agron.* 39:1-51.
- Tymms M J, D F Gaff (1979) Proline accumulation during water stress in resurrection plants. *J. Exp. Bot.* 30:165-166.
- Volaire F, H Thomas (1995) Effects of drought on water relations mineral uptake, water soluble carbohydrate accumulation and survival of two contrasting populations of *Dactylis glomerata*. *Ann. Bot.* 75:513-524.
- Watts W R (1974) Leaf extension in *Zea mays* III. Field measurements of leaf extension in response to temperature on leaf water potential. *J. Exp. Bot.* 25: 1085-1096.
- White R H, M C Engelke, S J Morton, B A Ruemmele (1992) Competitive turgor maintenance in tall fescue. *Crop Sci.* 32:251-256.
- Wilson J R, M M Ludlow, M J Fisher, E D Schulze (1980) Adaptation to water stress of the leaf water relations of four tropical forage species. *Aust. J. Plant Physiol.* 7:207-220.