

FOTOFOSFORILACIÓN, BOMBEO DE PROTONES E INTERCAMBIO GASEOSO DE DOS VARIETADES DE TRIGO AFECTADOS POR LA SEQUÍA

PHOTOPHOSPHORYLATION, PROTON PUMPING, AND GAS EXCHANGE IN TWO WHEAT CULTIVARS UNDER DROUGHT

Martha Blanca Irizar Garza^{1*}, Cecilia Beatriz Peña Valdivia² y Alfredo Salazar Zazueta¹

¹ Lab. de Tecnología de Cereales. INIFAP. Apartado Postal 10. Chapingo, Estado de México. C. P. 56230. Tel y Fax: (01) 5954-6528. E-mail: martha-irizar@yahoo.com. ² Botánica, Instituto de Recursos Naturales, Colegio de Postgraduados. Km 36.5 Carretera México- Texcoco, Montecillo, Estado de México. C.P. 56230. Tel y Fax: (01) 5952-0242. E-mail: cecilia@colpos.colpos.mx

*Autor responsable

RESUMEN

El presente estudio se realizó para evaluar las diferencias fotoquímicas y de los estomas en las variedades de trigo (*Triticum aestivum* L.), Ciano T-79 (sensible) y Temporalera M-87 (tolerante) con diferente sensibilidad al déficit de agua. Las plantas se desarrollaron en un invernadero del Colegio de Postgraduados en 1994, se sometieron a déficit de agua (por suspensión del riego) durante la etapa vegetativa, se mantuvieron en sequía durante siete días y después se reanudó el riego. Se evaluó la fotofosforilación y el bombeo de protones en cloroplastos aislados y las características de los estomas en las hojas intactas, al final de la sequía y después del riego de recuperación a la sequía. En Temporalera el déficit de agua incrementó 183 % la síntesis de ATP, 197 % el bombeo de protones, 3 °C la temperatura de la cuarta hoja y la conductancia estomática disminuyó en 50 % respecto al testigo irrigado; en contraste, en Ciano T-79 ambas actividades fotoquímicas se inhibieron parcialmente (40 y 45 %, respectivamente); ninguno de los cultivares mostró diferencias en la concentración de CO₂ intercelular ni en la tasa transpiratoria. Con el riego posterior a la sequía de siete días, se reestablecieron las características estomáticas en ambos cultivares. Temporalera M-87 recuperó sus actividades fotoquímicas y el cv. Ciano T-79 las incrementó al triple. Estos resultados confirman la hipótesis de que el cv. Temporalera M-87 parece tener ajustes en su metabolismo fotosintético que lo hace más tolerante a la sequía.

Palabras clave adicionales. *Triticum aestivum* L., déficit de agua, fotofosforilación, bombeo de protones.

SUMMARY

The aim of this study was to evaluate photochemical and stomatal differences between two contrasting cultivars drought tolerance cv. Ciano T-79 (sensible) and Temporalera M-87 (tolerant) wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.). Plants were grown in a greenhouse at Colegio de Postgraduados, during 1994, water deficit was induced by withholding irrigation during the vegetative stage, plants were under drought during seven days, thereafter they were rewatered. At the end of the drought period and after rewatering photophosphorylation and proton pumping in isolated chloroplasts

were evaluated as well as intact leaves stomatal traits. Water deficit increased the ATP synthesis in 183%, proton pump in 197 %, and temperature leaf in 3°C, and decreased 50 % the stomatal conductance as compared with the irrigated control; differences in intercellular CO₂ concentration and transpiratory rate were similar in both cultivars. Stomatal traits were regenerated after rewatering of two cultivars, Temporalera M-87 recovered its photochemical activities, and Ciano T-79 increased three times these activities. All these results confirm the hypothesis that Temporalera M-87 cultivar seems to have photosynthetic metabolic adjustment that confers its tolerance to drought.

Additional index words. *Triticum aestivum* L., water deficit, photophosphorylation, proton pumping.

INTRODUCCIÓN

En México, más de 80% de las áreas de producción de trigo (*Triticum aestivum* L.) se localizan en zonas áridas y semiáridas donde se siembra en condiciones variables de disponibilidad de agua (FAO, 1995). Estas zonas se caracterizan por periodos secos prolongados, algunas veces dentro de la temporada regular de lluvias, que inciden en alguna de las etapas del desarrollo del cultivo; esto trae como consecuencia la disminución del rendimiento y la calidad del grano. En el campo, la tolerancia a la sequía se evalúa principalmente con el rendimiento de grano; sin embargo, éste se mide al final del ciclo de cultivo, lo que alarga el tiempo de selección.

Como resultado de la búsqueda de índices que muestren la característica de tolerancia en la planta, se ha encontrado que las actividades fotoquímicas involucradas en la fotosíntesis son de las más sensibles a los cambios de humedad (Sharkey y Badger, 1982). La actividad de la ATP sintetasa y el bombeo de protones inducido por luz en cloroplastos aislados, han sido utilizados para

evaluar el efecto del estrés por déficit de agua en diversas especies (Mayoral *et al.*, 1981; Peña-Valdivia, 1994; Peña-Valdivia *et al.*, 1997; Raya *et al.*, 1997). Sin embargo, la respuesta depende de la especie, de la variedad y de su tolerancia al déficit de agua, además de la etapa de desarrollo y severidad del estrés (Peña-Valdivia, 1994). Así, la evaluación combinada de las actividades fotoquímicas y de los estomas pueden ayudar a entender y reconocer los mecanismos fisiológicos involucrados de tolerancia a la sequía en un periodo determinado

Se evaluó y comparó la respuesta fisiológica al déficit de agua de dos cultivares mexicanos de trigo, en etapa vegetativa temprana, con diferente tolerancia al estrés inducido por sequía, medida a través de la fotofosforilación y el bombeo de protones, con el objetivo de avanzar en el conocimiento de los procesos fisiológicos involucrados en la tolerancia a la sequía. La hipótesis es que un cultivar con mayor tolerancia a la sequía presentará una mayor variación en sus actividades fotoquímicas, como una característica de adaptación al déficit de agua.

MATERIALES Y MÉTODOS

Condiciones experimentales y tratamientos

Se evaluaron las variedades de trigo Ciano T79 (sensible al déficit de agua) y Temporalera M87 (tolerante al déficit de agua) (Rodríguez *et al.*, 1992). Ciano T79 fue liberado en Sonora para condiciones de riego, es de ciclo tardío porque florece entre los 79 y 82 días después de la siembra en esta condición de humedad óptima (Martínez *et al.*, 1983), es de espiga barbona, con hábito de crecimiento de primavera, forma oblonga con longitud de 11.2 cm, resistente al desgrane y a la roya de la hoja y del tallo, la planta es semi-enana (89 cm), su tallo es fuerte y blanco (Martínez *et al.*, 1979). Temporalera M87 es un trigo harinero, seleccionado para ser cultivado en primavera y en zonas de secano tiene espigamiento no uniforme; su altura va de 50 cm, en zonas como Calera, Zacatecas a 125 cm en Toluca, México; su ciclo vegetativo es semitardío, cuyos días a floración varían de 50 en Calera a 85 en Toluca, mientras que la madurez fisiológica la alcanza a los 85 y 150 días en las mismas localidades; y tiene un potencial de rendimiento de 4.6 t/ha (Villaseñor *et al.*, 1989). En el Valle de México, Temporalera M87 se es de ciclo intermedio, pues florece alrededor de los 61 días y alcanza la madurez fisiológica a los 105 días después de la siembra (Rodríguez, 1991). Temporalera M87 se considera más resistente a la sequía por sus mayores rendimientos, habilidad para emitir alto número de macollos, valores de potenciales hídricos

mínimos, tendencia a presentar osmorregulación, lenta recuperación del potencial osmótico y menor modificación del desarrollo radical, respecto a Ciano (Rodríguez, 1991).

El experimento se llevó a cabo en el periodo comprendido entre enero y abril de 1994, en un invernadero del Colegio de Postgraduados, en Chapingo, México (19°29' latitud Norte; 98°53' longitud Oeste y 2250 msnm, según García, 1973). Dentro del invernadero, la temperatura media fue de 28 °C durante el día y de 15 °C durante la noche y la intensidad luminosa correspondió a 60 % de la intensidad luminosa externa (máxima intensidad luminosa externa de un día de febrero, sin nubosidad \cong 2300 μ moles de fotones $m^{-2} s^{-1}$). Se utilizaron macetas cilíndricas de polivinil carbono (PVC), de 50 cm de largo y 10 cm de diámetro; se sembraron 3 semillas en cada tubo de PVC o unidad experimental (UE); cada tubo contenía 4.2 kg de una mezcla de tierra para invernadero. Las constantes de humedad de dicha mezcla fueron 17.6 % a capacidad de campo (CC) y 8.6 % en el punto de marchitez permanente (PMP). Cuando las plantas expusieron la segunda hoja (28 días después de la siembra) se suspendió el riego, reiniciándolo 14 días después (siete días de marchitez permanente, o condición en la que las plantas no recuperaron su turgencia durante la noche) y enseguida se aplicaron dos riegos con 24 h de diferencia; además, se mantuvo un lote de plantas con riego adecuado como testigo. Las evaluaciones se realizaron al final del periodo de sequía y tres días después del primer riego posterior a la sequía.

Diseño estadístico

El diseño experimental utilizado fue un completamente al azar, con ocho repeticiones. Los tratamientos incluyeron dos factores: dos variedades de trigo (Ciano T79 y Temporalera M 87) y las condiciones de humedad (riego adecuado durante el ciclo completo de desarrollo y riego adecuado hasta los 28 días después de la siembra (DDS), cuando la segunda hoja estuvo expuesta, con suspensión del riego durante 14 días seguido de riego normal posterior al déficit de agua hasta el final del desarrollo). Se hicieron dos muestreos: siete días después de haber alcanzado el PMP (42 DDS); y tres días después de reiniciado el riego, al final del periodo de sequía (45 DDS); en cada muestreo se incluyeron los testigos respectivos con riego adecuado.

Con los datos obtenidos se hizo el análisis de varianza incluyendo contrastes ortogonales entre tratamientos y análisis multivariado de componentes principales, todo

con el paquete estadístico SAS para computadora personal (SAS, 1988).

Aislamiento de cloroplastos intactos

Se utilizó la técnica propuesta por Mills *et al.* (1980) y modificada por Peña-Valdivia (1994): las hojas de trigo (entre 30 y 40 g) se lavaron con agua destilada y se dividieron en secciones pequeñas con tijeras. Se colocaron en un vaso de licuadora que contenía 40 mL de medio de aislamiento a 4°C (sorbitol 0.35 M, ácido ascórbico 5 mM, ácido 2-(N-morfolino)etano sulfónico (MES) 20 mM, ajustado a pH 6.5 con KOH). Se homogeneizaron durante cinco segundos a máxima velocidad y se filtró a través de gasa previamente humedecida con medio de aislamiento. El filtrado se centrifugó a 2000 g, durante 5 min a 4 °C. El precipitado (cloroplastos) se lavó dos veces con 10 mL de medio de aislamiento y se resuspendió en 150 mL de medio de resuspensión (sorbitol 0.35 M, ácido etilendiamino-tetra acético 2 mM, MgCl₂ 1 mM, ácido N-2, hidroxietilpiperazina-N'-2, etanosulfónico (HEPES) 50 mM, y pH ajustado a 7.6 con KOH). La concentración de clorofila se cuantificó por el método propuesto por Arnon (1949).

Actividades fotoquímicas de los cloroplastos

El bombeo de protones y la fotofosforilación (tasa de síntesis de ATP) se cuantificaron por el método propuesto por Dilley (1972) y modificado por Peña-Valdivia (1994). Para el bombeo de protones se mezcló una alícuota de cloroplastos intactos que contenían entre 60 y 90 µg de clorofila con 2 mL de medio de ensayo (sorbitol 100 mM, MgCl₂ 1 mM, KCl 100 mM, metilviológeno 50 mM, y tricina 1 mM, pH ajustado a 8.0 con KOH). El mismo ensayo adicionado con ADP 1 mM y KH₂PO₄ 3 mM se utilizó para cuantificar la velocidad de síntesis de ATP; ésta se calculó con la ecuación: $V = A \cdot h/C$, donde: V = velocidad de síntesis de ATP en moles ATP mg⁻¹ clorofila h⁻¹; o liberación de protones en micromoles de H⁺ mg⁻¹ clorofila h⁻¹ inducidos por luz; A = concentración de H⁺ usados en la titulación [moles de H⁺ cm³] o altura del trazo [cm]; C = concentración de clorofila empleada [mg mL⁻¹ de medio]; h = pendiente de la curva obtenida durante la iluminación de los cloroplastos [cm h⁻¹].

Intercambio gaseoso

La conductancia estomática, temperatura de la hoja, concentración interna de CO₂ y tasa transpiratoria fueron evaluadas con un analizador portátil, automático, de intercambio gaseoso al infrarrojo (ADC, LCA-2). Las mediciones se realizaron en la última hoja expuesta de cada planta, entre las 11 y 12 A. M., en condiciones del invernadero.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Síntesis de ATP y bombeo de protones

Con la sequía, la variedad Temporalera M87 incrementó en más del doble (283.8 %), respecto a su testigo, el bombeo de protones y casi el triple (297.3%) la síntesis de ATP, mientras que la variedad Ciano T79 disminuyó ambas actividades fotoquímicas respecto a su testigo (Cuadro 1). Estos resultados coinciden parcialmente con los obtenidos por Mayoral *et al.* (1981), quienes detectaron que el trigo tolerante a sequía incrementó su eficiencia en la síntesis de ATP cuando las plantas fueron mantenidas con bajos potenciales de agua. Los resultados de la presente investigación y los de Mayoral *et al.* (1981), relacionados con las actividades fotoquímicas, pueden interpretarse como una respuesta de adaptación del trigo a condiciones de déficit de agua.

Cuadro 1. Bombeo de protones y síntesis de ATP (porcentaje respecto al testigo) inducidos por luz en cloroplastos aislados de plantas de trigo.

Cultivar	Porcentaje respecto al testigo			
	Bombeo de Protones		Síntesis de ATP	
	Sequía	Riego Posterior	Sequía	Riego posterior
Ciano	66.3	427.6	54.4	382.4
Temporalera	283.8	91.6	297.3	65.3
CV	32.1	31.7	80.1	124.4
Significancia	**	*	**	*

CV = Coeficiente de variación, *: P<0.05, **: P<0.05

La actividad promedio de los testigos del cv. Temporalera y el cv. Ciano fue: síntesis de ATP = 62.5 y 254.2 micromoles mg⁻¹ clorofila h⁻¹, respectivamente, y bombeo de protones = 31.3 y 46.1 micromoles mg⁻¹ clorofila h⁻¹, respectivamente.

Otro aspecto importante es que a los 42 días después de la siembra, la síntesis de ATP en Ciano T79 sin sequía (testigo) (278.5 moles mg⁻¹ clorofila h⁻¹) fue 3.6 veces más activa que en Temporalera M87 sin sequía (testigo) (76.0 micromoles mg⁻¹ clorofila h⁻¹). En contraste, la actividad del bombeo de protones fue semejante en los testigos de ambos cultivares a los 42 DDS.

FOTOFOSFORILACIÓN, BOMBEO DE PROTONES

Diferencias semejantes en la tasa síntesis de ATP fueron observadas en cultivares de maíz (*Zea mays* L.) sensible y tolerante a la sequía por Peña-Valdivia *et al.* (1997). En ese caso se observó que en la variedad Tuxpeño Sequía C₀, sensible a la sequía, la síntesis de ATP (en cloroplastos aislados) de secciones centrales de la segunda hoja fue de dos a cuatro veces mayor a la variedad tolerante Tuxpeño Sequía C₈. Los resultados observados en maíz por Peña-Valdivia *et al.* (1997) y los del presente trabajo en trigo, sugieren que la síntesis de ATP podría ser un marcador bioquímico para identificar variedades de cereales sensibles y tolerantes al déficit de agua.

El riego posterior a la sequía, incrementó tales actividades en Ciano T-79 y las disminuyó ligeramente Temporalera M-87 (Cuadro 1); al parecer, la segunda variedad no recuperó la síntesis de ATP con el riego postsequía.

Características de los estomas

La conductancia estomática disminuyó aproximadamente a la mitad durante la sequía, respecto a su testigo. El efecto significativo del déficit de agua en la conductancia estomática contrastó con el efecto del riego posterior a la sequía, pues éste permitió la recuperación de la conductancia estomática en las dos variedades (Cuadro 2).

A pesar de que la conductancia estomática disminuyó significativamente como resultado de la sequía, la tasa transpiratoria de los dos cultivares se redujo en apenas 11 a 14%, efecto que no fue significativo. Además, con el riego posterior a la sequía sólo la variedad sensible (Ciano T79) alcanzó una tasa transpiratoria significativamente mayor (20 %) que su testigo. Esta respuesta señala indirectamente la menor tolerancia de Ciano T79 al estrés inducido por la sequía, pues al reanudar el riego después del periodo con sequía, parece ser incapaz de regular su tasa transpiratoria. Por otro lado, la concentración intercelular de CO₂ no fue afectada por la sequía ni por el riego posterior, en ninguno de los dos cultivares de trigo (Cuadro 2). Estos resultados son semejantes a los obtenidos por Peña-Valdivia (1994) en cuatro cultivares de frijol en etapa vegetativa temprana, con estrés inducido por déficit de agua; en éstos, dicho déficit indujo la caída de la tasa transpiratoria y de la conductancia estomática, en promedio de 50 y 71 %, respectivamente; en cambio, la concentración intercelular de CO₂ se mantuvo en ambos casos con fluctuaciones ligeras. Los resultados de la presente investigación confirman la hipótesis de que el estrés inducido por sequía afecta en magnitud diferente al funcionamiento de los estomas y a la actividad fotosintética; si la planta es sometida a cierto nivel de estrés, con el riego posterior la actividad de los estomas puede reactivarse, pero la concentración intercelular de CO₂ alcanza un equilibrio porque la reducción fotosintética de CO₂ se inhibe parcialmente y hay incorporación limitada de CO₂ debida a

Cuadro 2. Conductancia estomática (CS), transpiración (Trans), concentración intercelular de CO₂ (Ci), temperatura de la hoja (Th) y diferencia de temperatura antes la hoja y el aire (Th-Ta) en dos cultivares de trigo (porcentaje del testigo).

Cultivar	CS	Trans	Ci	Th	Th-Ta	
% del testigo						
<u>Sequía</u>						
Ciano T79	45.8	85.7	98.8	114.7	19.1	
Temporalera M87	49.6	88.9	98.4	114.1	21.4	
	CV	41.56	18.86	2.13	3.20	50.9
	Significancia	**	ns	ns	**	**
<u>Riego posterior</u>						
Ciano T79	120.9	119.1	98.7	104.9	144.1	
Temporalera M87	66.2	109.4	104.4	106.0	52.0	
	CV	70.45	16.08	5.53	4.15	98.07
	Significancia	ns	ns	ns	ns	Ns

CV = coeficiente de variación; * = P < 0.01; ** = P < 0.001; ns = no significativo.

la caída de la conductancia estomática (Peña-Valdivia, 1994; Peña-Valdivia *et al.*, 1997).

El déficit de agua incrementó en 3 °C (34 %) la temperatura de las hojas de ambas variedades, respecto a sus testigos (Cuadro 2). Las menores temperaturas de las láminas foliares de las plantas bien irrigadas o su modificación en dependencia del estado hídrico de la planta, se ha explicado con base en la modificación de la composición de solutos inducida por la deshidratación de las plantas (Tichá *et al.*, 1985). La temperatura de la hoja depende del balance energético, el que incluye la radiación absorbida y la emitida, la pérdida de calor sensible, la tasa transpiratoria y el calor latente de vaporización de agua; así, cualquier cambio en la ontogenia de la planta o modificación del ambiente que cambie el balance de energía, cambiará la temperatura (Tichá *et al.*, 1985).

Para reconocer la variación real de la temperatura de la hoja respecto a la ambiental, se calcularon las diferencias entre las dos temperaturas (de la hoja menos la del ambiente, ΔT). Así se vio que ambas variedades mantuvieron la temperatura foliar abajo de la temperatura ambiente, independientemente de la condición de riego. Con

riego adecuado los dos cultivares mantuvieron su temperatura foliar en promedio 1.6 °C por debajo de la ambiental, y la sequía incrementó significativamente la temperatura foliar (14 %), por lo que el ΔT se redujo de 2.0 a 0.4 °C, en ambos cultivares; esto correspondió a una reducción de 80 % del valor original del ΔT (Cuadro 2). Por otro lado, el riego posterior a la sequía revirtió el efecto de calentamiento de las hojas, y en Ciano T-79 la temperatura foliar aumentó su ΔT en 44 % (1.73 °C), respecto al testigo, mientras que en Temporalera M-87 el ΔT permaneció inferior en 48 % respecto al testigo (Cuadro 2). Es probable que Temporalera M87 tienda a mantener una temperatura alta de la lámina de manera que se encuentre en equilibrio con su ambiente, y la recuperación sea menos acelerada, con lo que previene daños celulares.

Análisis de componentes principales

Con la finalidad de apoyar y comprobar las interpretaciones de los resultados del efecto del déficit de agua en trigo, se realizó el análisis multivariado de componentes principales (CP). En el análisis se incluyeron las siete

Cuadro 3. Valores y vectores propios del análisis de componentes principales de las variables utilizadas para evaluar el efecto del déficit de agua y del riego posterior al déficit, en dos cultivares de trigo.

	Déficit hídrico			Riego posterior		
	CP1	CP2	CP3	CP1	CP2	CP3
a) Valores característicos						
Valor propio	2.73	1.85	0.85	2.28	0.31	1.23
Proporción de la varianza (%)	39	26	12	32	22	17
Proporción de la varianza acumulada (%)	39	65	77	32	54	72
b) Vectores característicos						
Bombeo de protones	0.084	0.646	0.179	-0.124	0.034	0.092
Síntesis de ATP	0.385	0.028	0.704	0.479	-0.299	0.269
Temperatura hoja	0.410	-0.275	-0.490	0.450	0.358	0.412
Concentración intercelular de CO ₂	0.383	0.398	-0.442	-0.015	-0.407	0.691
Conductancia estomática	0.441	-0.238	0.070	0.202	0.716	0.068
Tasa transpiratoria	0.400	0.387	-0.040	0.379	-0.308	-0.470
(ΔT)	0.416	-0.372	0.167	0.604	-0.079	-0.211

Los valores mayores a 60 % del valor absoluto más alto del CP respectivo (Kaiser, 1958) fueron: a) En déficit de agua, CP1 \geq 0.264, CP2 \geq 0.387, CP3 \geq 0.422; b) En riego posterior al déficit, CP1 \geq 0.362, CP2 \geq 0.429, CP3 \geq 0.414.

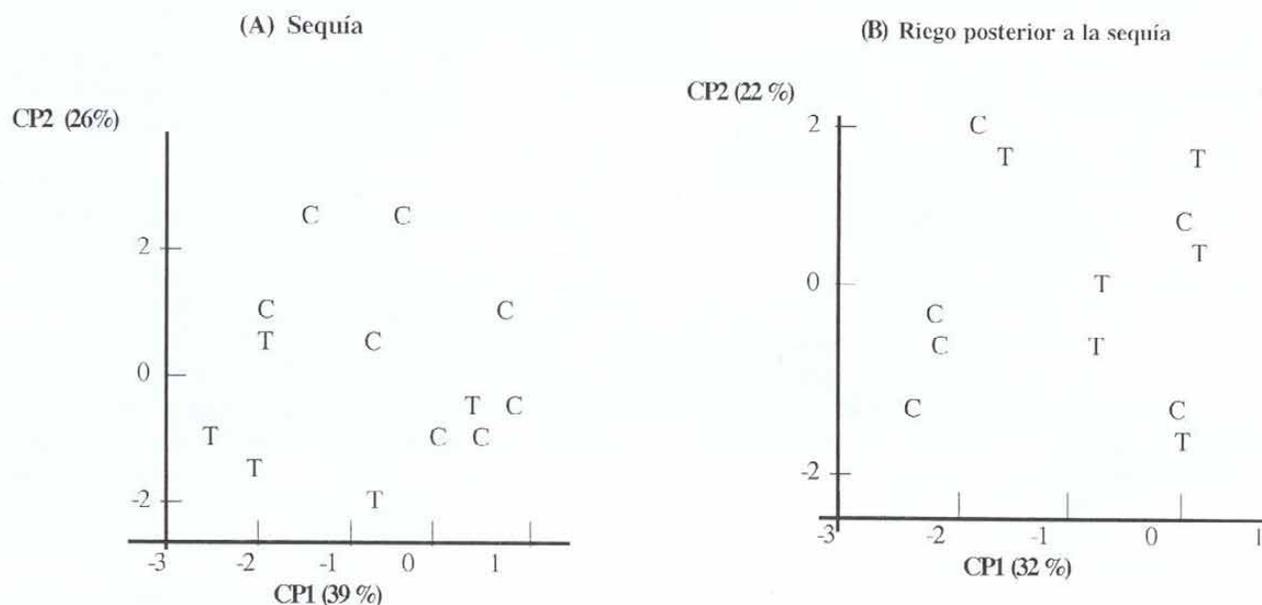


Figura 1. Relación de los dos primeros ejes del análisis de componentes principales que incluyó siete variables en las variedades de trigo Ciano T-79 (C) y Temporalera M-87 (T), mantenidos siete días en sequía (A) y riego posterior al periodo de sequía (B).

variables evaluadas en la condición de sequía y en la correspondiente al riego posterior. Los componentes CP₁ y CP₂ explican 65 % de la varianza acumulada para la condición de sequía y 54 % para la de riego posterior a la sequía, y en ambos casos superaron en más de 15 % al CP₃ (Cuadro 3).

Para el caso de la condición de sequía, en el CP₁, con excepción del bombeo de protones, todas las variables presentaron valores relativos altos; esto significa que el CP₁ estuvo representado por una actividad fotoquímica (síntesis de ATP), una característica de los estomas (conductancia), una variable resultante de la combinación entre la apertura estomática y la actividad fotosintética (la concentración intercelular de CO₂); y otras que dependen de las características internas de la planta y su relación con el ambiente (la temperatura de la hoja y el ΔT). En el CP₂ el bombeo de protones fue la variable que alcanzó el valor relativo mayor, seguido por la concentración intercelular de CO₂ y la tasa transpiratoria (Cuadro 3).

La representación gráfica de los primeros dos CP generó la separación de los cultivares como entidades biológicas bien definidas (Figura 1). Así, aunque la respuesta al estrés por sequía pareciera similar en las dos variedades, el análisis multivariado demostró que son

fisiológicamente distintas y, por ello, responden en forma distinta a la sequía.

Resultados semejantes se obtuvieron para la etapa posterior al estrés por sequía; en este caso, cuatro de las seis variables que conformaron el CP₁ de la condición de estrés obtuvieron una magnitud relativa elevada también en el CP₁ (síntesis de ATP, temperatura de la hoja, tasa transpiratoria y el ΔT), mientras que únicamente la conductancia estomática hizo una contribución importante para la conformación del CP₂ (Cuadro 3). La representación gráfica de los dos primeros CP, generados con las variables correspondientes al riego posterior a la sequía separó parcialmente los cultivares (Figura 1B). Estos resultados indican que aún después del riego posterior al periodo de sequía, el que podría considerarse riego de recuperación, las variedades mantuvieron la expresión de las diferencias fisiológicas que los definen como sensible (Ciano T-79) y tolerante (Temporalera M-87) a la sequía.

CONCLUSIONES

La caracterización de cultivares de trigo con diferente sensibilidad al déficit de agua es posible en etapas fenológicas tempranas, mediante la evaluación de características fisiológicas relacionadas con la fotosíntesis e intercambio gaseoso. Esto apoya la idea de que no es indispensable esperar a que concluya el ciclo de cultivo para

realizar la selección. El déficit de agua afecta en forma diferencial las actividades fotoquímicas y de los estomas en las hojas de cultivares con diferente tolerancia al déficit; además, el riego posterior a la sequía, parece generar alteraciones fisiológicas más conspicuas. Bajo las condiciones de este experimento, la variedad Temporalera M-87 (tolerante a la sequía) modificó ampliamente sus mecanismos fotoquímicos (bombeo de protones y síntesis de ATP) con el déficit de agua, mientras que la variedad Ciano T-79 lo hizo con el riego posterior a la sequía; esto puede ser indicio de que la adaptación al estrés va acompañada de modificación de actividades fisiológicas y no de su estabilidad.

BIBLIOGRAFÍA

- Arnon D., I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. Plant Physiol. 24:1-15.
- Catsky, J., Solarova, F., Pospisilova, J. and Tichá. 1985. Conductance for carbon dioxide transfer in the leaf. In: Photosynthesis during Leaf Development. Sesták Z. (ed.). Academia, Prague. Czechoslovakia. pp:217-249.
- Dilley, R. A. 1972. Ion transport (H⁺, K⁺, Mg²⁺ exchange phenomena). Meth. Enzymol. 24:68-74.
- FAO. 1995. Estadística No. 125. Vol 48. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma, Italia. 243 p.
- García, E. 1973. Modificación al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. Instituto Geográfico. UNAM. México. 249 p.
- Kaiser H. F. 1958. The barimax criterium for analytic rotation in factor analysis. Revista Psychometrika 23:187-200.
- Martínez G., J.M.S., J.J. Martínez S., F.J., Rodríguez B. M., Salazar G. B. Vásquez M. y R. Zavala F. 1979. CIANO T79, Tesia F79 e Imuris T79, nuevas variedades de trigo harinero para el noroeste de México. Obregón, Son. México. Secretaria de Agricultura y Recursos Hidráulicos, Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas, Campo Agrícola Experimental "Valle de Yaqui". Hoja desplegable Ciano No. 36. 8 p.
- Martínez S., J.J., A.J.A. González S., C. García D., M.I.A. García A., O.H. Moreno R., J. Rodríguez C., C.H. Castro G., L. Guerra S. y E. Contreras C. 1983. Guía para producir trigo en el sur de Sonora. Secretaria de Agricultura y Recursos Hidráulicos. INIA. CIANO. Campo Agrícola Experimental Valle de Yaqui. Cd. Obregon, Sonora, México. Folleto para Productores No.8.
- Mayoral M. L., D. Atsmon, D. Shimshi, and Z. Gromet-Elhanan 1981. Effect of water stress on enzyme activities in wheat and related wild species: carboxylase activity, electron transport and photophosphorylation in isolated chloroplasts. Aust. J. Plant Physiol. 8:385-393.
- Mills, J. D., P. Mitchell, and P. Schurmann. 1980. Modulation of coupling factor ATPase activity in intact chloroplasts. The role of thioredoxin system. FEBS Lett. 112:173-177.
- Peña-Valdivia, C. B. 1994. Functional effects of mild water stress on young *Phaseolus vulgaris* L. plant. Plant Physiol. (Life Sci. Adv.) 13:125-134.
- _____, J.C. Raya P., H.R. Perales R., H.B. Lotina, and R. Merchant. 1997. Biochemical characterization of drought tolerant and susceptible young maize plants under well-watered conditions. In: Developing Drought- and Low N Tolerant Maize: Proceedings of a Symposium. Edmeades. G.O., M. Bänzinger, H. R. Mickelson, and C.B. Peña-Valdivia (eds.). El Batán, México. pp: 163-168.
- Raya P., J.C., C.B. Peña-Valdivia, and G.O. Edmeades. 1997. Procesos bioquímico-fisiológicos del maíz involucrados en la tolerancia a la sequía. In: Developing Drought- and Low N Tolerant Maize: Proceedings of a Symposium. Edmeades. G.O., M. Bänzinger, H. R. Mickelson, and C.B. Peña-Valdivia (eds.). El Batán, México. pp: 169-176.
- Rodríguez P., J. E., A. Muñoz O., e I. Benítez R. 1992. Comparación de varios grupos de trigos (*Triticum aestivum* L.) bajo déficit hídrico y evaluación bajo sequía intraestival. Agrociencia serie Fitociencia 3:53-64.
- SAS. 1988. SAS/STAT User's Guide. Release 6.03 SAS Institute. Cary North Carolina, USA.
- Sharkey, T. D. and M. R. Badger. 1982. Effects of water stress on photosynthetic electron transport, photophosphorylation, and metabolite levels of *Xanthium strumarium* mesophyll cells. Planta 156:199-206.
- Tichá, Y., J. Catsky, D. Hodanová, J. Pospisilová, M. Kase and Z. Sesták. 1985. Gas exchange and dry matter accumulation during leaf development. In: Photosynthesis During Leaf Development. Sesták Z. (ed.). Dr. W. Junk Publishers. Academia Prague. Czechoslovakia. pp: 157-216.
- Villaseñor M., H.E., H. Solano S. y R. Moreno G. 1989. Temporalera M87 Nueva Variedad de Trigo para Temporal. SARH, INIFAP, CIFAP- Edo. de México. CEVAMEX. Folleto Técnico No 13. 19 p.