

LAS CURVAS PRESION-VOLUMEN COMO METODO PARA EVALUAR LA CAPACIDAD DE AJUSTE OSMOTICO EN HOJAS DE MAIZ Y GIRASOL

Alfonso Peña Ramos¹ y Víctor A. González Hernández²

RESUMEN

El ajuste osmótico es un importante mecanismo de tolerancia a sequía en plantas, cuya detección requiere conocer los potenciales osmóticos y de turgencia a diversos grados de deshidratación del órgano vegetal de interés. Dado que la técnica de curvas presión-volumen permite determinar tanto el potencial osmótico como el de turgencia, el objetivo del presente estudio fue evaluar la capacidad de dicha técnica para detectar ajuste osmótico en hojas inmaduras de plantas del maíz y de girasol sometidas a una deficiencia progresiva de humedad edáfica, mediante el uso de una cámara de presión. En ambas especies se observó que conforme se acentuaba el déficit de agua, los potenciales osmóticos a iguales contenidos relativos de agua se abatieron gradualmente, y que la pérdida de turgencia se alcanzaba a potenciales hídricos cada vez más bajos; lo anterior indica que el maíz y girasol presentaron ajuste osmótico, siendo este fenómeno de mayor magnitud en girasol. Se concluyó que la técnica de curvas presión-volumen es efectiva para detectar ajuste osmótico en hojas, aunque sólo pueden medirse pocas muestras a la vez. Además, la técnica permitió estimar la fracción de agua ligada al apoplasto y el módulo de elasticidad de las paredes celulares.

SUMMARY

The osmotic adjustment is an important mechanism for drought tolerance in plants. Its detection requires measurements of the osmotic and turgor potentials at several degrees of dehydration in a plant organ. Since the pressure-volume curves allow estimations of both the osmotic and turgor potentials, the main purpose of this study was to evaluate the capacity of this technique to detect osmotic adjustment in immature leaves of maize and sunflower plants subjected to a progressive soil water depletion, by using a pressure bomb. It was observed, in both species a gradual reduction in the values of leaf osmotic potential for equal relative water contents, and that the loss of leaf turgor was reached at decreasingly leaf water potentials, as the soil moisture decreased. These results show osmotic adjustment in both maize and sunflower young leaves, the magnitude of which was larger in sunflower than in maize. It was concluded that the technique of pressure-volume curves is effective to detect osmotic adjustment in plant leaves, even though the sample size is small. In addition, this technique allows to make estimations of the apoplastic water and the elasticity module of the sample.

¹/ Ex-estudiante de Maestría del Centro de Genética del Colegio de Postgraduados. Actualmente Investigador del Programa de Maíz en el Campo Agrícola Experimental Pabellón, Ags. INIFAP, SARH. 20660.

²/ Profesor-Investigador del Centro de Genética, Colegio de Postgraduados. Chapingo México. 56230.

INTRODUCCION

Un importante mecanismo fisiológico de tolerancia a sequía en plantas es el ajuste osmótico, el cual consiste en el mantenimiento parcial o total de la turgencia celular a pesar de la deficiencia hídrica del tejido. Ello se debe fundamentalmente a que en éste ocurre acumulación activa de solutos ocasionando que su potencial osmótico descienda en forma paralela al abatimiento del potencial hídrico inducido por la deficiencia de agua, de manera que el tejido conserva su presión de turgencia por arriba de cero (Turner y Jones, 1980). La detección de este mecanismo, en consecuencia, requiere hacer mediciones sucesivas del potencial hídrico y sus componentes conforme el déficit hídrico se acentúa en el órgano o tejido.

Una técnica para estudiar las relaciones internas del agua en las plantas consiste en obtener curvas de presión-volumen, con las que se pueden estimar tanto el potencial osmótico como el potencial de turgencia de una muestra vegetal en una amplia gama de grados de hidratación, que van desde la turgencia completa hasta una marchitez avanzada, pasando por la plasmólisis o marchitez incipiente. Estas curvas también permiten estimar la proporción de agua retenida en los microcapilares del apoplasto (agua apoplástica), con la cual a su vez se puede estimar el módulo de elasticidad de la pared celular.

Por tanto, en plantas con capacidad de ajuste osmótico sería de esperarse que ocurrieran cambios graduales en los potenciales osmóticos e hídricos correspondientes a cada valor de contenido relativo de agua conforme avanza el grado de deshidratación en la planta. Es decir, se esperarían obtener una familia de curvas presión-volumen si cada una se construyera a partir de muestras obtenidas a diferentes intensidades de sequía.

Para probar la hipótesis anterior, en el presente estudio se examinaron las relaciones de agua en láminas foliares del híbrido de maíz H-204 y de la variedad de girasol Victoria, sujetas a deficiencias progresivas de humedad, mediante curvas presión-volumen obtenidas con datos de una cámara de presión tipo Scholander.

REVISION DE LITERATURA

El parámetro más conveniente para cuantificar deficiencias de agua en las plantas es el potencial hídrico (Ψ), porque representa la actividad del agua en los te-

jididos. Por lo mismo, el Ψ puede ser dividido en tantos componentes como factores haya que alteren dicha actividad (Slatyer, 1967). Es común dividir el Ψ en dos componentes: el potencial osmótico (π , debido a la presencia de solutos) y el potencial de presión o de turgencia (P , debido a la presión hidrostática), de manera que: $\Psi = \pi + P$.

Otro parámetro muy utilizado en estos estudios es el contenido relativo de agua (CRA):

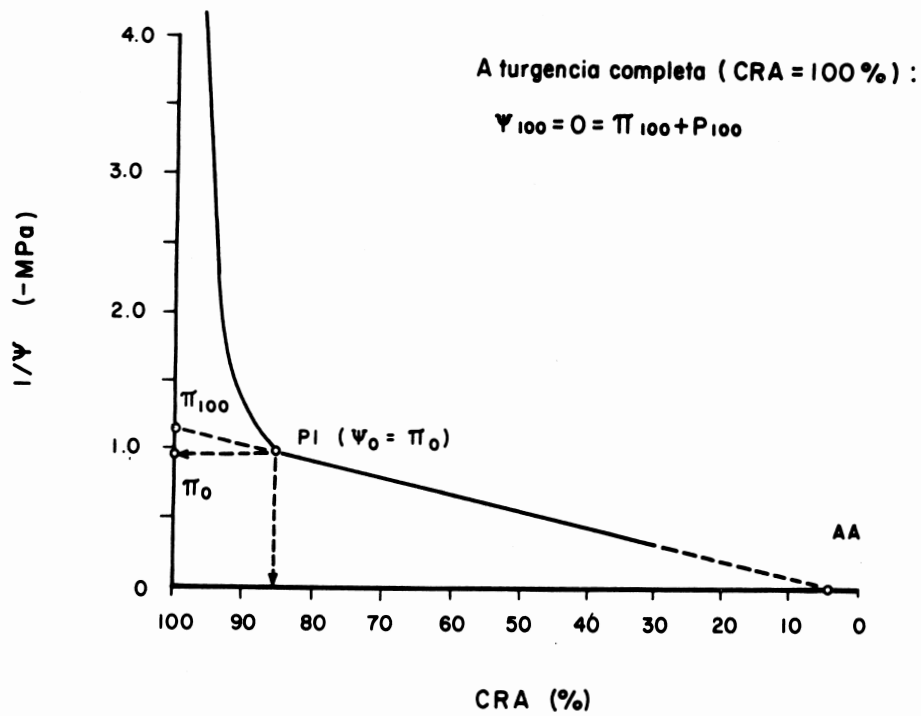
$$\text{CRA} = \frac{\text{Peso fresco} - \text{Peso Seco}}{\text{Peso turgente} - \text{Peso Seco}} \times 100$$

el cual representa la proporción de agua en el órgano o tejido en relación a la máxima posible (turgencia completa); entonces, la diferencia: $100 - \text{CRA}$, estima el déficit de saturación de agua en el órgano, o sea su déficit hídrico (Milburn, 1979; Kramer, 1980).

Según Jones y Turner (1978), la técnica de curvas presión-volumen (P-V) consiste en medir el Ψ de un órgano a CRA's decrecientes, o a volúmenes crecientes de savia extraída del órgano. Cuando estas curvas expresan la relación entre el inverso del potencial hídrico ($1/\Psi$) y el CRA de una hoja, es característico que todos aquellos puntos en donde la turgencia celular es cero (*i.e.*: $P = 0$) se unan por una línea recta, y por ende en todos ellos el Ψ y el π son exactamente equivalentes para un CRA dado (Scholander *et al.*, 1965).

De acuerdo al análisis teórico de Tyree y Hammel (1972), la tasa de cambio de π al variar el CRA permanece constante en el protoplasto sin importar el grado de deshidratación, supuestamente porque el producto presión por volumen permanece también constante. En consecuencia, en una gráfica de $1/\Psi$ vs CRA (Fig. 1) la intersección de la línea recta con el eje $1/\Psi$ estimará el potencial osmótico a turgencia completa (π_{100}); el punto donde la curva se une con la recta estimará el potencial osmótico a cero turgencia (π_0 , equivalente a plasmólisis o marchitez incipiente); y la intersección con el eje CRA estimará la cantidad de agua apoplástica, la que a su vez permitirá calcular el módulo de elasticidad (E).

La utilización de esta técnica se ilustra en la Figura 1, la cual muestra la curva de presión-volumen obtenida por González-Hernández (1982) con hojas maduras de sorgo, trazada con los recíprocos de potenciales hídricos foliares ($1/\Psi$) y sus respectivos CRA. A turgencia completa, o sea a 100% de CRA, el potencial hídrico foliar (Ψ_{100}) alcanza su máximo valor que es cero y el potencial osmótico está marcado por el punto



| | Ψ | π | $P = \Psi - \pi$ | CRA |
|-----------------------------|---------------------------|--------------------------|------------------|-----|
| Turgencia completa | 0 | $-\frac{1}{1.15} = -.87$ | .87 | 100 |
| Plasmólisis incipiente (PI) | $-\frac{1}{0.95} = -1.05$ | $-\frac{1}{.95} = -1.05$ | 0 | 85 |
| Agua apoplástica (AA) | - | - | 0 | 5 |

Figura. 1 Curva de presión - volumen de hojas maduras de sorgo (adaptada de González-Hernández, 1982), ilustrando su uso para estimar π y P a distintos contenidos relativos de agua.

π_{100} , de manera que la correspondiente presión de turgencia (P_{100}) tiene que ser igual a π_{100} pero de signo contrario, puesto que $\pi_{100} + P_{100} = 0$. Al llegar a plasmólisis incipiente (PI), o sea cuando la turgencia llega a cero, tanto el potencial hídrico foliar (Ψ_0) como el potencial osmótico (π_0) quedan indicados por el punto π_0 , ya que a partir de PI ambos valores son exactamente iguales. La fracción de agua ligada al apoplasto queda definida por el punto AA. Una descripción más detallada de las curvas P-V, y de la forma de obtener los datos, es dada por Turner (1981).

La técnica de las curvas P-V ha sido utilizada ampliamente en el estudio de las relaciones hídricas de las plantas y en la caracterización de genotipos tolerantes a sequía. Ejemplo de ello lo presentan Jones y Turner (1978), quienes encontraron que una deficiencia de humedad alteró la relación entre el Ψ y el CRA en sorgo. Estos autores observaron que para un mismo Ψ las plantas bajo sequía mostraron CRA más altos que las plantas bajo riego, y que bajo sequía el π_{100} resultó significativamente menor que en riego, lo cual implicó un incremento significativo en la turgencia; es decir, hubo ajuste osmótico. La deficiencia de humedad ocasionó también una reducción del Ψ a cero turgencia, punto que es fisiológicamente importante debido a que está relacionado con el cierre estomatal. Similarmente, Ike y Thurtell (1981) en yuca y Campbell *et al.* (1979) en trigo, determinaron que el π_0 y el π_{100} sufrieron una reducción significativa por efecto de la sequía. Jones y Turner (1978) e Ike y Thurtell (1981) concuerdan en que esta respuesta es ventajosa en las plantas, debido a que les permite mantener la turgencia, evitar el cierre estomatal temprano y la reducción de la fotosíntesis y continuar creciendo en períodos cortos de sequía.

En relación al módulo de elasticidad (E), se ha considerado que éste permite inferir sobre el grado de rigidez de la pared celular y la respuesta que puede tener una planta a deficiencias de humedad. Los incrementos en E por efecto de sequía (*i.e.*: decrementos en la elasticidad de los tejidos) han sido interpretados como característicos de tolerancia a sequía (Ike y Thurtell, 1981; Johnson *et al.*, 1984), dado que permiten a la planta mantener su turgencia a potenciales hídricos más bajos. Jones y Turner (1978) encontraron que un genotipo de sorgo exhibió decrementos en elasticidad de la pared celular al incrementarse el déficit de agua, lo cual se tradujo en una mayor reducción del potencial osmótico. Algo similar encontraron Coyne *et al.* (1982), quienes agregan que el CRA de plantas con paredes celulares rígidas fue mayor a cero turgencia que el de plantas con paredes celulares más elásticas. Campbell *et al.* (1979), en cambio, señalan que el módulo de elasticidad fue insensible al efecto de ambientes húmedo y seco, en dos variedades de trigo.

Respecto a las curvas P-V, Hellkvist *et al.* (1974) coinciden con otros autores al señalar que son útiles para determinar el potencial de solutos; sin embargo, advierten que la técnica es lenta y difícil para realizar suficientes determinaciones con las cuales describir los cambios en las relaciones de agua en el tiempo y posición en el dosel de la planta; por ende, también resulta poco práctica para evaluar grandes poblaciones de plantas por su tolerancia a la sequía, a menos que la técnica pueda modificarse (Frank *et al.*, 1984).

MATERIALES Y METODOS

Se usaron en el estudio al híbrido H-204 de maíz (*Zea mays* L.) y a la variedad Victoria de girasol (*Helianthus annuus* L.), pues ambos cultivares han resultado sobresalientes en condiciones de campo cuando la precipitación pluvial es reducida. La siembra se hizo a principios de Febrero de 1985 en macetas (planta/maceta) con capacidad para 11 kg de suelo seco, el cual era de textura franco-arenosa y cuya curva de retención de humedad fue determinada en el Laboratorio de Física de Suelos del Colegio de Postgraduados (C.P.). El experimento se condujo en un invernadero de polietileno del C.P., en Montecillos, México.

Antes de ser sometidas a sequía, las plantas fueron regadas cada tercer día con una solución nutritiva completa (González-Hernández, 1982) hasta los 50 días de edad, procurando mantenerlas a un potencial de agua cercano a capacidad de campo (-0.03 MPa).

Al cumplir esa edad, cuando el maíz tenía en promedio nueve hojas liguladas y el capítulo del girasol empezaba a ser visible, se determinaron las primeras curvas presión-volumen en una planta de cada especie. En ese día, el potencial de agua del suelo fue de -0.03 MPa (tratamiento testigo), ya que el día anterior se regaron por última vez las plantas para que durante la noche las hojas lograran una alta hidratación. Por la mañana (7:00 AM) se cortó una hoja inmadura a cada planta haciendo el corte debajo del agua, dejando la hoja inmersa por dos horas para llevarla a turgencia completa; luego cada hoja se extrajo, se le eliminó el exceso de agua, inmediatamente se pesó en una báscula de 0.01 g de precisión y se determinó enseguida su potencial hídrico (Ψ) con la cámara de presión. Esta contenía en su interior una franela húmeda para evitar una deshidratación excesiva de la muestra. Nuevamente se pesó la hoja y se determinó su Ψ . El procedimiento se repitió de 12 a 14 ocasiones; las lecturas iniciales fueron continuas una tras otra, mientras el Ψ mostraba descensos notables y cada vez menos frecuentes, cada 15 a 30 minutos, cuando el Ψ mostró reducciones peque

ñas (*i.e.*: cuando se pierde la turgencia en el tejido). Finalmente, las hojas se llevaron a peso seco constante en un horno de secado.

Se calculó el contenido relativo de agua (CRA) para cada punto donde se midió el Ψ ; para ello se consideró el valor del peso de la hoja a completa turgencia, el peso fresco de la hoja en cada medición y el peso seco de la misma. El peso de la hoja a completa turgencia se estimó por extrapolación a un $\Psi = 0$ (Figura 2), según lo indican Campbell *et al.* (1979).

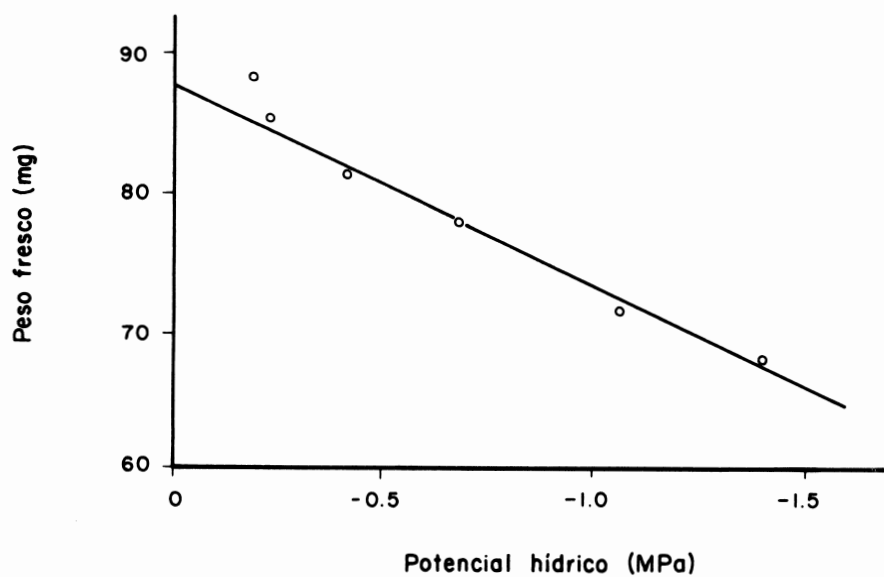


Figura 2. Peso fresco de la hoja en función del potencial hídrico, y extrapolación a cero potencial de agua para obtener el peso de la hoja a turgencia completa.

A los 62 y 67 días de edad se realizaron otras mediciones similares a las anteriores, siguiendo el procedimiento descrito. El potencial hídrico del suelo en las macetas de maíz fue de -0.40 MPa a los 62 días, y de -1.50 MPa los 67 días, mientras que en las de girasol fue de -0.73 y -1.50 MPa, respectivamente. La tensión de humedad del suelo se determinó extrayendo una muestra de suelo de la parte media de cada maceta, de la cual se obtuvo su porcentaje de humedad y se calculó su Ψ_{suelo} equivalente en función de la curva de retención de humedad.

De esta forma se definieron tres tratamientos correspondientes a tres niveles de humedad: tratamiento S_0 (50 días, sin sequía), tratamiento S_1 de sequía (12 días sin riego) y tratamiento S_2 de sequía (17 días sin riego).

Con los inversos del potencial hídrico ($1/\Psi$) y los contenidos relativos de agua (CRA), se trazaron las curvas P-V para cada planta en cada tratamiento de humedad; en éstas, se estimó el potencial osmótico a completa turgencia (π_{100}) y a cero turgencia (π_0), el CRA a cero turgencia (CRA_0), el agua apoplástica ligada a paredes celulares y el módulo de elasticidad (E) a 100% de CRA. Este último se calculó usando el método de Wilson *et al.* (citado por Johnson *et al.*, 1984), cuya fórmula es:

$$E = P_{100} \quad (CRA_0/CRA_{100} - CRA_0) \quad (1)$$

donde P_{100} es el potencial de turgencia a un CRA_{100} , y equivalente al π_{100} pero de signo contrario.

Finalmente, por diferencia entre los valores de Ψ y π determinados en cada curva, se estimó el potencial de turgencia (P). Con las gráficas de π vs CRA y de P vs Ψ se examinó la capacidad de ajuste osmótico del maíz y el girasol.

RESULTADOS Y DISCUSION

Las curvas P-V resultantes para cada una de las plantas y de los tratamientos (Figura 3) muestran la forma típica de todas las curvas P-V (Tyree y Hammel, 1972; Turner, 1981; Ike y Thurtell, 1981). Algunas de ellas tuvieron un reducido número de puntos antes de alcanzar la región rectilínea, lo que en cierta medida ocasionó dificultad para definir el punto de pérdida de turgencia (*i.e.*: el punto donde la línea deja de ser curva para continuar en trazo recto); de ahí que para mayor precisión de este punto, se requieren más mediciones de Ψ y CRA en la muestra, como lo sugieren Hellkvist *et al.* (1974).

Los tratamientos de sequía progresiva (S_0 , S_1 y S_2) permitieron diferenciar una familia de curvas en orden decreciente en las dos especies (Figura 3). Esto significa que el potencial osmótico, para un mismo CRA, disminuye conforme se incrementa la sequía (Figura 4). La disminución en potencial osmótico fue más pronunciada a cero turgencia (π_0) que a completa turgencia (π_{100}) y más en girasol que en maíz. En girasol, el π_0 en plantas testigo S_0 fue -0.9 MPa; en el tratamiento S_1 , -1.15 MPa y

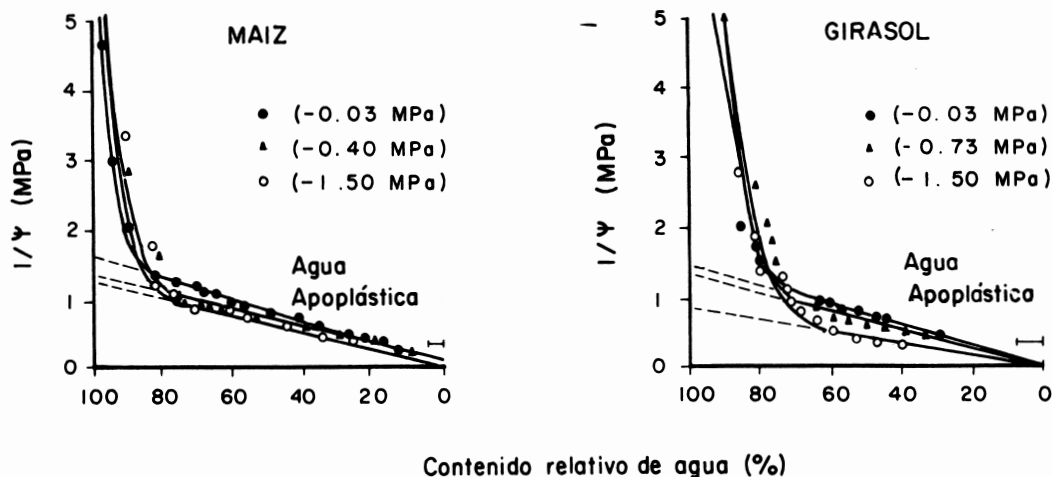


Figura 3. Curvas de Presión-Volumen en respuesta al secamiento progresivo del suelo y estimación del potencial osmótico mediante extrapolación de la línea recta al eje $1/\Psi$.

en el S_2 , -2.1 MPa. En maíz, el π_0 solamente pasó de -0.75 MPa, en las plantas testigo S_0 , a -1.05 MPa en el tratamiento S_2 . Estos resultados indican que tanto en girasol como en maíz ocurrió ajuste osmótico, siendo de mayor grado en girasol (con -1.2 MPa) que en maíz (con -0.3 MPa). Lo anterior sugiere una mayor tolerancia a sequía del girasol, considerando que el ajuste osmótico tiende a mantener la turgencia de las plantas y con ello a prolongar los procesos fisiológicos bajo condiciones de sequía (Morgan, 1984).

La magnitud del ajuste osmótico presentado aquí para el girasol, se ubica dentro de los valores encontrados por Jones y Turner (1978) en sorgo, y por Johnson *et al.* (1984) en trigo. En cambio, en yuca, Ike y Thurtell (1981) determinaron valores de ajuste osmótico menores a los obtenidos aquí para maíz.

Como consecuencia del abatimiento en los valores de π_{100} y π_0 por efecto de la deficiencia de humedad progresiva, la relación entre el potencial de turgencia (P) y el potencial hídrico (Ψ) también sufrió cambios (Figura 5), ya que para cada valor de Ψ se observó un mayor P conforme se acentuó la deficiencia de humedad. Además, al

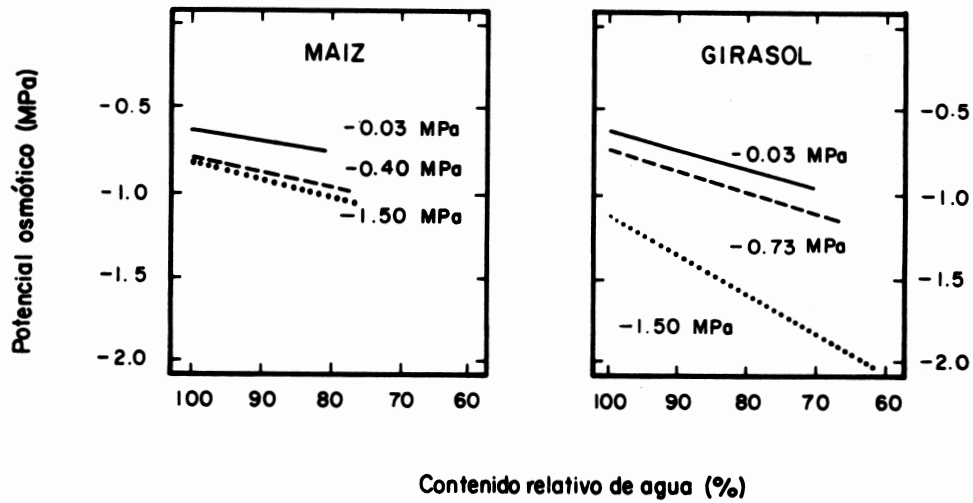


Figura 4. Relaciones entre el potencial osmótico y el contenido relativo de agua en plantas de maíz y girasol sujetas a deficiencia de humedad progresiva del suelo.

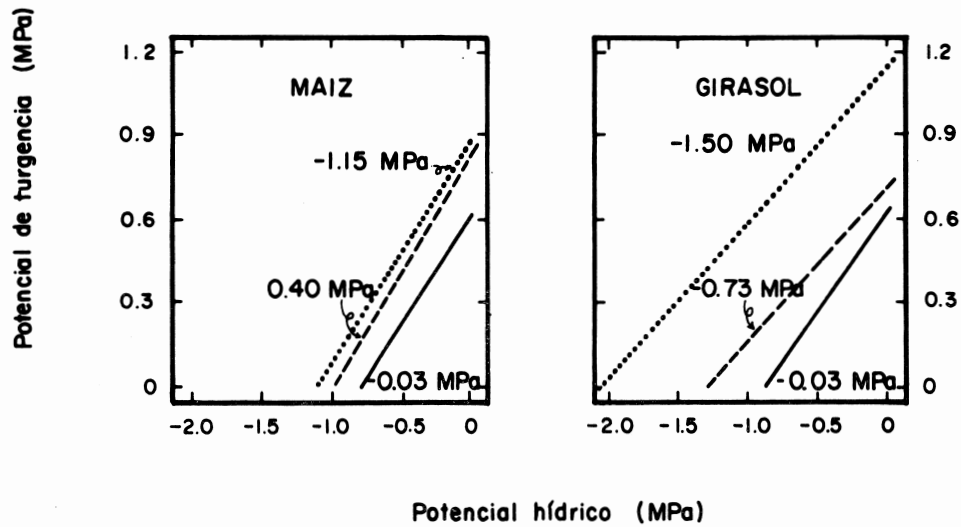


Figura 5. Relaciones entre potencial de turgencia y potencial hídrico de la hoja, en plantas de maíz y girasol sujetas a deficiencias de humedad progresiva del suelo.

acentuarse la sequía, el punto de pérdida de turgencia ($P = 0$), se alcanzó cada vez a potenciales de agua más bajos. En girasol, cero turgencia ocurrió a un valor de Ψ de -0.9 MPa en el tratamiento testigo S_0 ; de -1.35 MPa en el tratamiento S_1 y de -2.09 MPa en el tratamiento S_2 ; mientras que en maíz, el punto de cero turgencia se modificó poco (pasó de -0.8 MPa en S_0 a -1.08 MPa en S_2). El comportamiento anterior ha sido considerado por algunos investigadores (Jones y Turner, 1978; Ike y Thurtell, 1981) como un mecanismo de tolerancia a la sequía debido a que los procesos fisiológicos y morfológicos dependientes de la turgencia (apertura estomatal, fotosíntesis y alargamiento celular) pueden mantenerse activos a niveles mayores de deshidratación. De acuerdo con los presentes resultados, el girasol tiene mayor posibilidad de tolerar sequía que el maíz.

El incremento de la turgencia a un potencial hídrico igual a cero (CRA_{100}) y la disminución del potencial hídrico a cero potencial de turgencia (CRA_0) por efecto de la deficiencia de humedad progresiva (Figura 5), dió lugar a que en ambas especies el módulo de elasticidad (E) prácticamente se mantuviera sin cambio (Cuadro 1). Ello permite suponer que la elasticidad de las paredes celulares no fue un elemento que haya contribuido al ajuste osmótico en maíz y girasol, aunque en sorgo (Jones y Turner, 1978) y en yuca (Ike y Thurtell, 1981) se observó lo contrario. Estos investigadores encontraron que el déficit hídrico originó un aumento en E (menor elasticidad de las paredes celulares) que favoreció el ajuste osmótico. Sin embargo, al igual que en el presente estudio, Campbell *et al.* (1979) tampoco encontraron variación en los valores de E por el cambio de ambiente, en trigo.

Cuadro 1. Módulo de elasticidad (E) en relación a deficiencias de humedad progresiva.

| E s p e c i e | Tratamiento | Módulo de elasticidad (MPa) |
|---------------|-----------------|-----------------------------|
| Girasol | S_0 (testigo) | 1.55 |
| | S_1 | 1.57 |
| | S_2 | 1.65 |
| Maíz | S_0 (testigo) | 2.58 |
| | S_1 | 2.68 |
| | S_2 | 2.69 |

En cuanto a la fracción de agua apoplástica ligada a las paredes celulares, ésta se estimó con valores iguales o inferiores al 6% de CRA en ambas especies, mostrando poca variación por efecto de la deficiencia de humedad (de 1 a 6% en girasol y de 1 a 3% en maíz, con excepción de un valor que dió un CRA negativo). En trigo, Campbell *et al.* (1979) encontraron valores más altos a los estimados en el presente trabajo (entre 20 y 30%), y tampoco ocurrió variación importante por efecto ambiental. Estos investigadores señalan que la proporción de agua apoplástica equivale a una dilución similar a la de la savia celular, y por ende, representa el grado de subestimación en las mediciones convencionales de potencial osmótico; dicha fracción, según los últimos autores, es responsable de la aparente presión de turgencia negativa observada a menudo en las mediciones indirectas de turgencia de las plantas. De acuerdo con lo anterior, es de esperarse que los errores por dilución de la savia celular en maíz y en girasol sean menores de 6%.

La estimación del agua apoplástica a CRA negativos, como sucedió en la medición de maíz a -0.4 MPa, pudo ser resultado de efectos de imprecisión en las pesadas de la muestra foliar, ya que se utilizó una báscula con precisión de apenas 0.01 g. Se observó que cuando la muestra de hoja fue pequeña, la balanza no pudo detectar pérdidas diminutas de agua resultantes de la extracción continua del jugo celular; esto posiblemente repercutió en estimaciones erróneas del CRA y en alguna desviación de la curva.

CONCLUSIONES

La técnica de las curvas P-V, obtenidas con una cámara de presión tipo Scholander, fue efectiva para detectar diferencias en la capacidad de ajuste osmótico entre hojas de maíz y girasol cuando las plantas se sometieron a sequía; aunque por su laboriosidad, no es posible medir un alto número de muestras. También permitió estimar convenientemente la fracción de agua apoplástica y el módulo de elasticidad de la pared celular.

Con esta técnica, el ajuste osmótico se distingue por producir una familia de curvas P-V con potenciales osmóticos decrecientes a turgencia completa y a cero turgencia, conforme las muestras son obtenidas en grados progresivos de sequía edáfica.

El girasol mostró una mayor capacidad de reducir su potencial osmótico y de mantener la turgencia a más bajos potenciales hídricos que el maíz, al incrementarse la

deficiencia de humedad del suelo.

BIBLIOGRAFIA

- Campbell, G.S., R.I. Papendick, E. Rabie, and A.J. Shayongowi. 1979. A comparison of osmotic potential, elastic modulus and apoplastic water in leaves of dryland winter wheat. *Agron. J.* 71: 31-36.
- Coyne, P.I., J.A. Bradford, and C.L. Dewald. 1982. Leaf water relations and gas exchange in relation to forage production in four Asiatic Bluestems. *Crop Sci.* 22: 1036-1040.
- Frank, A.B., R.E. Barker, and J.D. Berdahl. 1984. Pressure volume characteristics of genotypes of three wheat-grass species. *Crop Sci.* 24: 217-220.
- González-Hernández, V.A. 1982. Sorghum responses to high temperature and water stress imposed during panicle development. Ph.Thesis. University of Nebraska, Lincoln, Nebraska. 185 p.
- Hellkvist, J., G.P. Richards, and P.G. Jarvis. 1974. Vertical gradients of water potential and tissue water relations in stika spruce trees measured with the pressure chamber. *J. App. Ecol.* 11:637-667.
- Ike, I.F., and G.E. Thurtell. 1981. Osmotic adjustment in indoor cassava in response to water stress. *Physiol. Plant.* 52: 257-262.
- Johnson, R.C., H.T. Nguyen, and L.J. Croy. 1984. Osmotic adjustment and solute accumulation in two wheat genotypes differing in drought resistance. *Crop Sci.* 24: 957-962.
- Jones, M.M., and N.C. Turner. 1978. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. *Plant Physiol.* 61: 122-126.
- Kramer, P.J. 1980. Drought, stress, and the origin of adaptations. In: Turner, N.C. and P.J. Kramer (eds.). *Adaptation of plants to water and high temperature stress.* John Wiley and Sons. New York. pp. 7-20.
- Milburn, J.A. 1979. *Water Flow in Plants.* Longman Group Ltd. London and New York. pp. 50-53.
- Morgan, J.M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35: 299-319.
- Scholander, P.F., H.T. Hammel, E.D. Bradsreer and E.A. Hemingsen. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* 148: 339-346.
- Slatyer, R.O. 1967. *Plant water-relations.* Academic Press. London and New York. pp. 137-140.
- Turner, N.C. 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant and Soil* 58: 399-466.

Turner, N.C. and M.M. Jones. 1980. Turgor maintenance by osmotic adjustment: A review and evaluation. In: Turner, N.C. and P.J. Kramer (eds.). Adaptation of plants to water and high temperature stress. John Wiley and Sons. New York. pp. 87-104.

Tyree, M.T., and H.T. Hammell. 1972. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *J. Exp. Bot.* 23: 267-282.