

RECUPERACION Y AJUSTE OSMOTICO DE CICLOS AVANZADOS DE SELECCION MASAL EN TRIGO

José Luis Rodríguez Ontiveros y Luis Manuel Serrano Covarrubias¹

RESUMEN

Con el propósito de evaluar los cambios morfológicos y fisiológicos ocurridos en materiales de trigo *Triticum aestivum* L. en respuesta a la selección masal, así como la capacidad de recuperación después de sequía, se estudiaron 5 genotipos en los que se incluyó el material original (compuesto balanceado F₂, CB F₂), dos ciclos de selección masal bajo sequía con recombinación (ciclos 2 y 5, SMVS CR2 y SMVS CR5) y dos ciclos de selección masal sin recombinación, efectuada también bajo condiciones de sequía (ciclos 3 y 6, SMVS SR3 y SMVS SR6), a los cuales se les dio tratamientos de riego y sequía. El tratamiento de sequía fue dado en dos ciclos consecutivos, que consistieron cada uno en suspensión del riego hasta que se presentó marchitez permanente y luego riego de recuperación a capacidad de campo. Las variables fisiológicas consideradas fueron tasa transpiratoria, potencial hídrico y sus componentes (potencial osmótico y potencial de turgencia) y ajuste osmótico. Se midió también el peso seco de la parte aérea, el de la raíz, el de grano y se determinó la relación raíz/parte aérea. Los resultados mostraron que los ciclos avanzados de selección bajo sequía recuperaron en un grado mayor su tasa transpiratoria después del riego de recuperación respecto al material original. Los ciclos más avanzados, CR5 y SR6, mostraron una capacidad de ajuste osmótico mayor que el material original y que los ciclos menos avanzados. Respecto al peso seco de los diferentes órganos, no se observó una tendencia clara de los ciclos de selección respecto al material original.

PALABRAS CLAVE ADICIONALES

Selección masal, recuperación, ajuste osmótico, *Triticum aestivum* L.

SUMMARY

In order to evaluate the morphological and physiological changes occurred in wheat *Triticum aestivum* L. materials in response to mass selection, as well as their recovery ability after drought, five genotypes were studied; these included a balanced composite F₂, (CB F₂), two cycles of mass selection with recombination carried out under drought conditions (cycles 2 and 5, SMVS CR2 and SMVS CR5), and two cycles of mass selection without recombination, also carried out under drought conditions (cycles 3 and 6, SMVS SR3 and SMVS SR6). The genotypes were treated with two levels of moisture: well-watered and drought-stressed; drought stress consisted of two consecutive cycles of drought each one imposed by withholding the water until the permanent wilting point was observed, then water to field capacity was supplied. The variables measured were transpiration rate, water potential and its components (osmotic and turgor potentials) and also osmotic adjustment. Dry weight of shoot, root and grain were measured, as well as the root/shoot ratio. Results showed that advanced selection cycles under drought, recovered their transpiration rate after watering them to field capacity, in a higher extent than the original materials. The most advanced selection cycles (CR5 and SR6) showed a higher ability to adjust themselves osmotically than the CB F₂ and the less advanced selection cycles. With respect to the dry weight of the different organs, no clear tendency among the genotypes was observed.

ADDITIONAL INDEX WORDS

Mass selection, recovery, osmotic adjustment, *Triticum aestivum* L.

¹ Profesor Investigador e Investigador docente, respectivamente, del Centro de Genética del Colegio de Postgraduados, C.P. 56230. Chapingo, Edo. de México.

INTRODUCCION

La selección masal, aunque es el método más antiguo para el mejoramiento de plantas alógamas, generalmente maíz *Zea mays* L., ha resultado tan eficiente como otros métodos más modernos y sofisticados (Gutiérrez, 1986). Actualmente se ha aplicado a plantas autógamias, específicamente trigo, con buenos resultados (Serrano, 1986), usando como criterio básico de selección al rendimiento. Sin embargo, no hay una explicación desde el punto de vista de las diferencias morfológicas y fisiológicas, de la superioridad de los genotipos sobresalientes. Por ello los objetivos de este trabajo fueron: investigar sobre los cambios morfológicos y fisiológicos que han ocurrido a través de 5 y 6 ciclos de selección masal en trigo, con y sin recombinación, en respuesta a selección por rendimiento bajo condiciones de sequía.

REVISION DE LITERATURA

Efectos del déficit hídrico

Hsiao *et al.* (1976) señalan como efectos generales más obvios del déficit hídrico en las plantas, la reducción del tamaño de la planta, del área foliar y del rendimiento. Específicamente, el déficit hídrico se manifiesta en primer lugar en el alargamiento y división celular como resultado de una reducción en la turgencia, que se puede considerar como la parte mecánica del crecimiento o expansión celular.

La apertura estomatal, aunque en menor grado que el alargamiento celular, también es muy sensible al déficit hídrico como respuesta a una reducción en la turgencia de las células oclusivas y a una acumulación de ácido abscísico (Raschke, 1975).

La pérdida de turgencia, por otra parte, puede ocasionar que las hojas se marchiten reduciendo así la intercepción de luz y la fotosíntesis al cerrar los estomas, lo que a su vez puede afectar no sólo el crecimiento de la parte aérea, sino también el de las raíces y su habilidad para transportar el agua y minerales del suelo. El efecto en la parte aérea es mayor que en la raíz, por lo que la relación raíz/parte aérea se ve favorecida, e incluso, en condiciones moderadas de déficit hídrico se ha observado en maíz un incremento absoluto en el crecimiento de la raíz (Sharp y Davies, 1979).

Componentes del potencial hídrico

Los componentes del potencial hídrico (Ψ), el potencial osmótico (Ψ_{π}) y de turgencia (Ψ_p), también se ven afectados por el déficit hídrico. El Ψ de las hojas se reduce y el Ψ_p también, pero éste en igual o menor proporción que el primero, lo que depende del cambio del Ψ_{π} . Cuando el Ψ_{π} se reduce pasivamente por la reducción del Ψ , la disminución del Ψ_p es proporcional a la del Ψ , y cuando ocurre por acumulación activa de solutos el Ψ_p puede mantenerse o bien reducirse en menor proporción que el Ψ ; a este fenómeno se le conoce como ajuste osmótico.

Ajuste osmótico

El ajuste osmótico se considera como un mecanismo de resistencia a sequía en las plantas porque les permite mantener sus procesos vitales (Turner y Jones, 1980). Este mecanismo se ha observado en hojas, hipocótilos, raíces y órganos reproductivos de diferentes especies (Osonubi y Davies, 1978; Hsiao *et al.*, 1976; Cutler *et al.*, 1980; Jones y Rawson, 1979). Turner y Jones (1980) observaron que la especie *Triticum aestivum* no mostró ajuste

osmótico, pero sí *Triticum dicocum* bajo Ψ similares.

Recuperación al déficit hídrico

Esta recuperación se puede considerar como un mecanismo de resistencia a sequía, por lo que la velocidad de recuperación metabólica es una característica deseable en plantas que crecen bajo condiciones limitantes y temporales de humedad. McCree *et al.* (1984), Sánchez-Díaz y Kramer (1971) coinciden al señalar que maíz y sorgo *Sorghum bicolor* L. Moench reanudaron rápidamente su transpiración, fotosíntesis y los componentes del Ψ , después de un riego de recuperación; el alargamiento de las hojas de maíz sujetas a déficit hídrico por uno o más días, se reanudó pocos segundos después del riego de recuperación, logrando una longitud similar a las hojas del testigo (Acevedo *et al.*, 1971). McCree (1974) sugiere que ciclos moderados de sequía en sorgo acondicionaron los estomas para cerrarse a Ψ cada vez más bajos. Sin embargo, Rawson *et al.* (1977) observaron que dicho acondicionamiento no fue duradero en trigo y cebada, ya que una vez que la planta dispone de agua, recupera rápidamente su transpiración y por lo tanto la eficiencia de uso de agua (g de agua/g de materia seca) no superó al testigo bajo riego.

Con castigos más severos (-32 bares de Ψ foliar) la apertura estomatal de trigo inició su recuperación hasta 2 días después de aplicado el riego (Shimshi *et al.*, 1982). Este retraso puede atribuirse a un lento metabolismo del ácido abscísico sintetizado durante el desarrollo del déficit hídrico (Fischer, 1970). La transpiración es fuertemente influenciada por los factores ambientales que indican el gradiente de presión de vapor entre la hoja y la atmósfera. O'Toole y

Tomar (1982) observaron en arroz *Oryza sativa* que la tasa transpiratoria durante el día respondió más al déficit de presión de vapor y a la velocidad del viento, que a la radiación.

MATERIALES Y METODOS

El material genético utilizado fue: un compuesto balanceado F_2 (CB F_2), formado con la mezcla de igual número de semillas F_2 de 28 cruza simples posibles entre variedades comerciales de trigo del INIFAP; dos ciclos de selección masal visual con recombinación, el 2° y el 5°, obtenidos bajo condiciones de sequía (SMVS CR2 y SMVS CR5); y dos ciclos de selección masal visual sin recombinación, el 3° y el 6°, obtenidos también bajo condiciones limitantes de humedad (SMVS SR3 y SMVS SR6).

La siembra se hizo el 18 de julio de 1986 en Montecillo, Edo. de Méx., en bolsas de polietileno negro de 1 m de alto por 15 cm de diámetro, que se mantuvieron en condiciones de invernadero con la finalidad de controlar la humedad del suelo. Se dieron dos tratamientos de humedad del suelo, riego y sequía. El primero consistió en mantener la humedad aprovechable por arriba del 50% durante el experimento. El segundo consistió en dos ciclos consecutivos de sequía, es decir, se suspendió el riego una vez que las plantas quedaron establecidas después de la siembra, dejándolas que llegaran a marchitez permanente; en este punto se regó a capacidad de campo y nuevamente se dejaron sin riego hasta marchitez permanente. Posteriormente se les mantuvo en riego hasta la cosecha. Las curvas de humedad del suelo indicando la frecuencia de muestreos se presentan en la Figura 1. El diseño utilizado fue bloques completos al azar con cuatro repeticiones. La unidad experimental consistió de 1 bolsa con 3 plantas cada una.

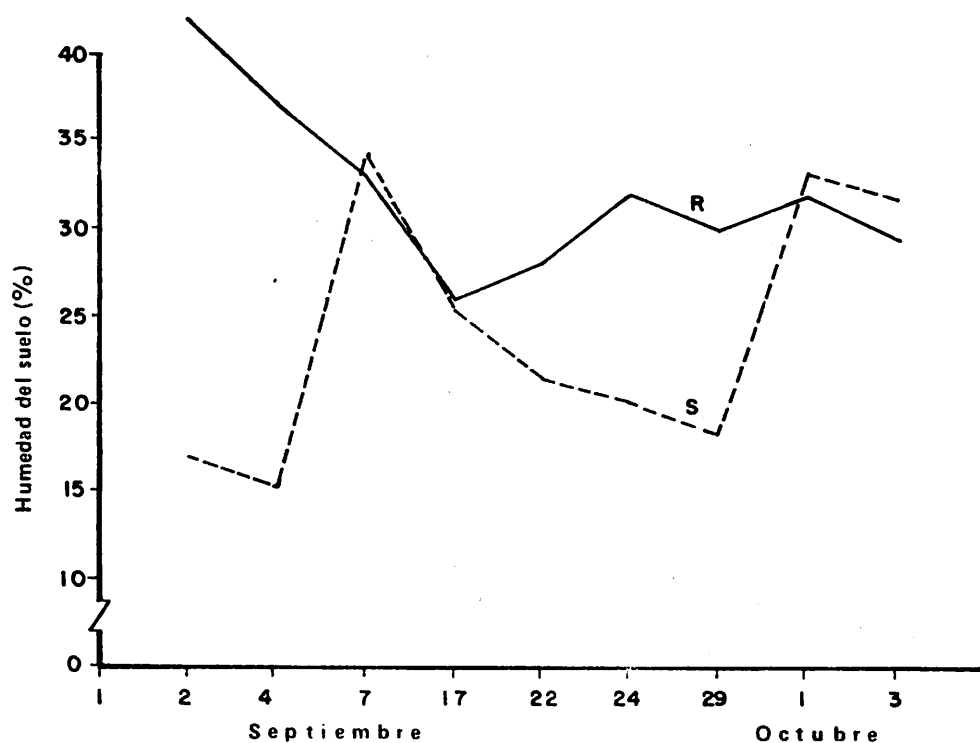


Figura 1. Humedad del suelo de los tratamientos de riego (R) y sequía (S) durante el experimento.

La humedad relativa y la temperatura fueron registradas continuamente durante el experimento, de tal forma que el déficit de presión de vapor pudiera calcularse en un momento dado.

En las plantas se midió la tasa transpiratoria por medio de un porómetro LI-1600 (LICOR, Ltd.). También se registró el potencial hídrico, el potencial osmótico y el potencial de turgencia. Los dos primeros se midieron con sicrómetros de termopar tipo Peltier y el último se obtuvo despejándolo de la fórmula:

$$\Psi = \Psi_{\pi} + \Psi_p$$

Estas mediciones se hicieron a las 8, 11, 14 y 17 horas, en hojas superiores expuestas a la radiación solar. La tasa transpiratoria se midió un día durante el castigo y el primero y el segundo día después del riego de

recuperación de los dos ciclos de sequía. El potencial hídrico y sus componentes se midieron solamente el día posterior al riego de recuperación del segundo ciclo de sequía.

El grado de ajuste osmótico se dedujo del potencial de turgencia.

Se tomó nota también de los días a floración y a madurez fisiológica. Al término de los tratamientos de humedad se registró el peso seco de la parte aérea, el peso seco de la raíz y la relación raíz/parte aérea, así como el rendimiento.

En el caso de las variables fisiológicas, los estadísticos utilizados fueron la media y el error estándar. Para las variables agronómicas y de crecimiento se hicieron análisis de varianza y pruebas de medias, la DMSH de Tukey al 5%.

RESULTADOS Y DISCUSION

Transpiración

Una comparación del comportamiento de esta variable durante el primer ciclo de sequía, entre el material original (CB F₂) y sus ciclos 2 y 5 de selección con recombinación (CR2 y CR5), se muestra en la Figura 2; en la Figura 3 se muestra la comparación del mismo CB F₂ y sus ciclos 3 y 6 de selección sin recombinación (SR3 y SR6). En ambos casos y para todos los genotipos, la superioridad de la tasa transpiratoria del tratamiento de riego sobre el tratamiento de sequía durante el primer ciclo de sequía es notable, como lo indica el error estándar de las observaciones a las 8, las 11, y las 14h, acentuándose en estas dos últimas lecturas; mientras que la lectura de las 17 h indica un comportamiento similar entre ambos tratamientos, excepto en el caso del genotipo SR3 que aún en esta hora muestra una diferencia significativa del tratamiento de riego sobre el de sequía. Está ampliamente documentado que el déficit hídrico estimula la acumulación del ácido abscísico, el cual a su vez reduce la apertura estomatal y con ello la transpiración (Raschke, 1975).

En el primer día después del riego de recuperación se observa que la tasa transpiratoria del tratamiento de sequía se recupera, tendiendo a igualar a la del tratamiento de riego. Esta recuperación es mayor en los materiales seleccionados que en el material original. La recuperación se incrementa al segundo día después del riego, reduciéndose las diferencias entre las tasas transpiratorias de los tratamientos de riego y sequía de todos los genotipos,

incluyendo al material original. Es de notarse que el ciclo de selección más avanzado SR6 muestra una recuperación prácticamente completa durante el día.

Para ilustrar más claramente la recuperación de los ciclos avanzados de selección respecto al compuesto original (CB F₂), en la Figura 4 se presentan las tasas transpiratorias de las 14 h del día anterior al riego de recuperación, y del primero y segundo día después de éste. Se observa que la tasa transpiratoria de las plantas del CB F₂ bajo sequía no llegaron a recuperarse totalmente ni al segundo día después del riego mientras que en los ciclos avanzados de selección las tasas transpiratorias en sequía son estadísticamente iguales a las del tratamiento de riego. A este respecto, McCree (1974) apunta que castigos moderados de sequía condicionan a los estomas a cerrarse a potenciales hídricos cada vez más bajos; sin embargo, Rawson *et al.* (1977) indican que dicho acondicionamiento no es duradero, ya que una vez que la planta dispone de agua recupera rápidamente su transpiración.

Los resultados descritos anteriormente, sugieren que uno de los cambios fisiológicos obtenidos por medio de la selección masal visual, con y sin recombinación, bajo condiciones limitantes de humedad, es una recuperación más rápida de la transpiración después de un castigo de humedad. Al comparar los materiales obtenidos con recombinación contra los materiales sin recombinación se observa que las tendencias de comportamiento son similares; es decir, el método de selección no influyó en la velocidad de recuperación de la transpiración.

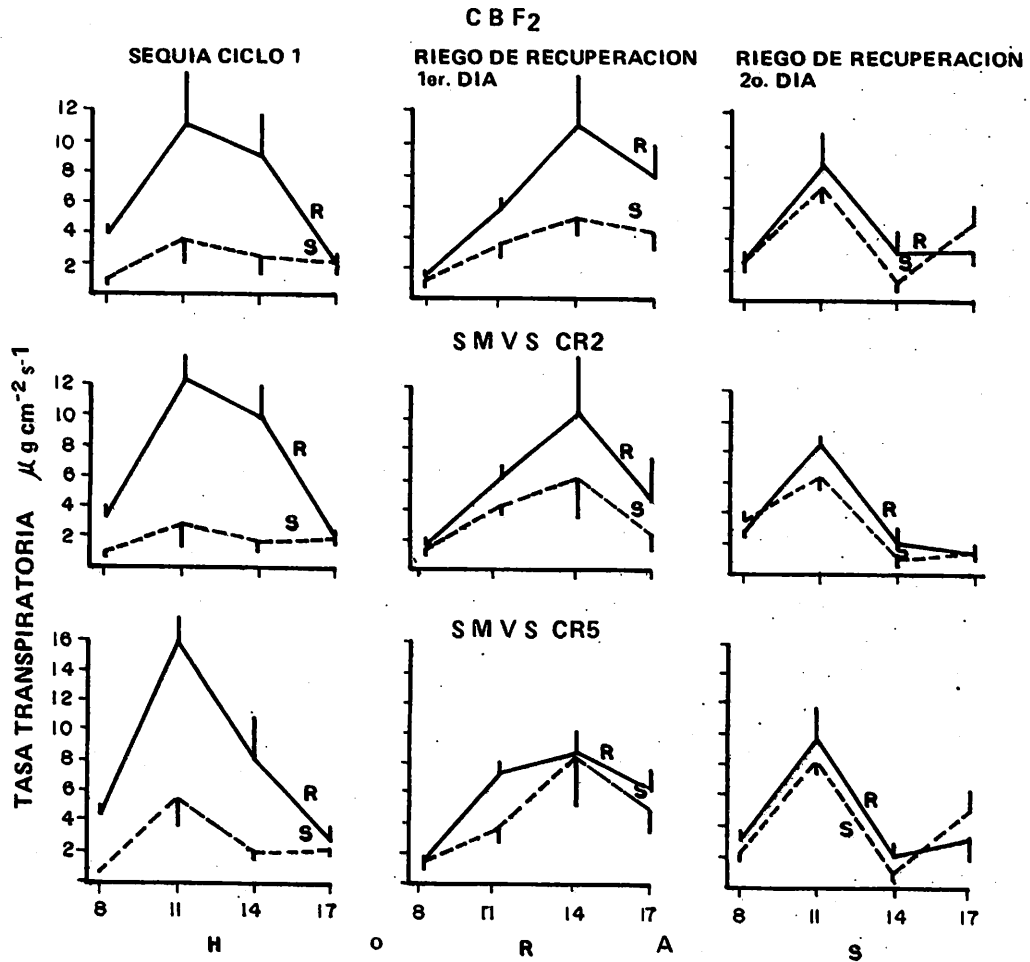


Figura 2. Comportamiento de la tasa transpiratoria del CB F₂ y sus ciclos de selección CR2 y CR5 en respuesta al tratamiento de riego (R) y sequía (S) durante el primer ciclo de sequía y el primero y segundo día después del riego de recuperación. Los puntos son medias de 4 observaciones y las rayas verticales el error estándar.

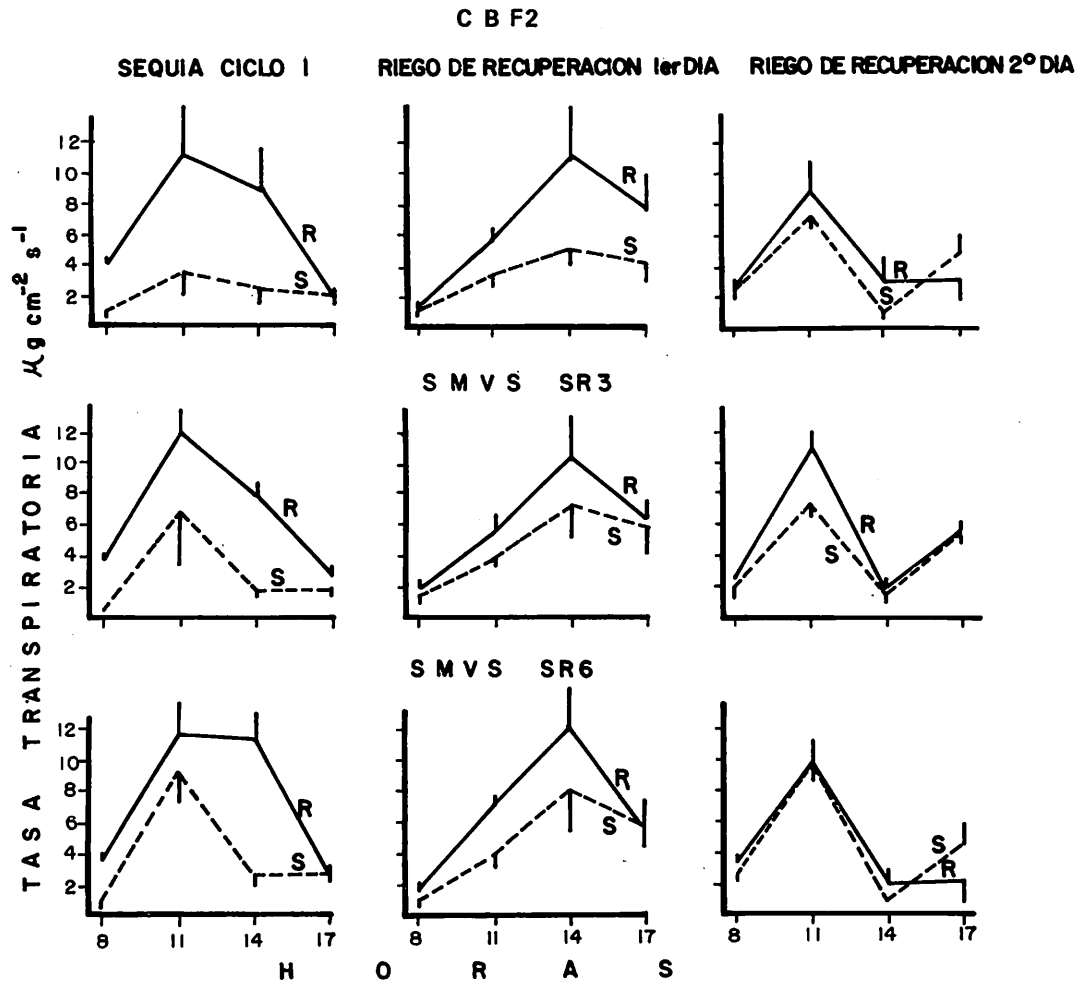


Figura 3. Comportamiento de la tasa transpiratoria del CB F₂ y sus ciclos de selección SR3 y SR6 en respuesta al tratamiento riego (R) y sequía (S) durante el primer ciclo de sequía y el primero y segundo día después del riego de recuperación. Los puntos son medias de 4 observaciones y las rayas verticales el error estándar.

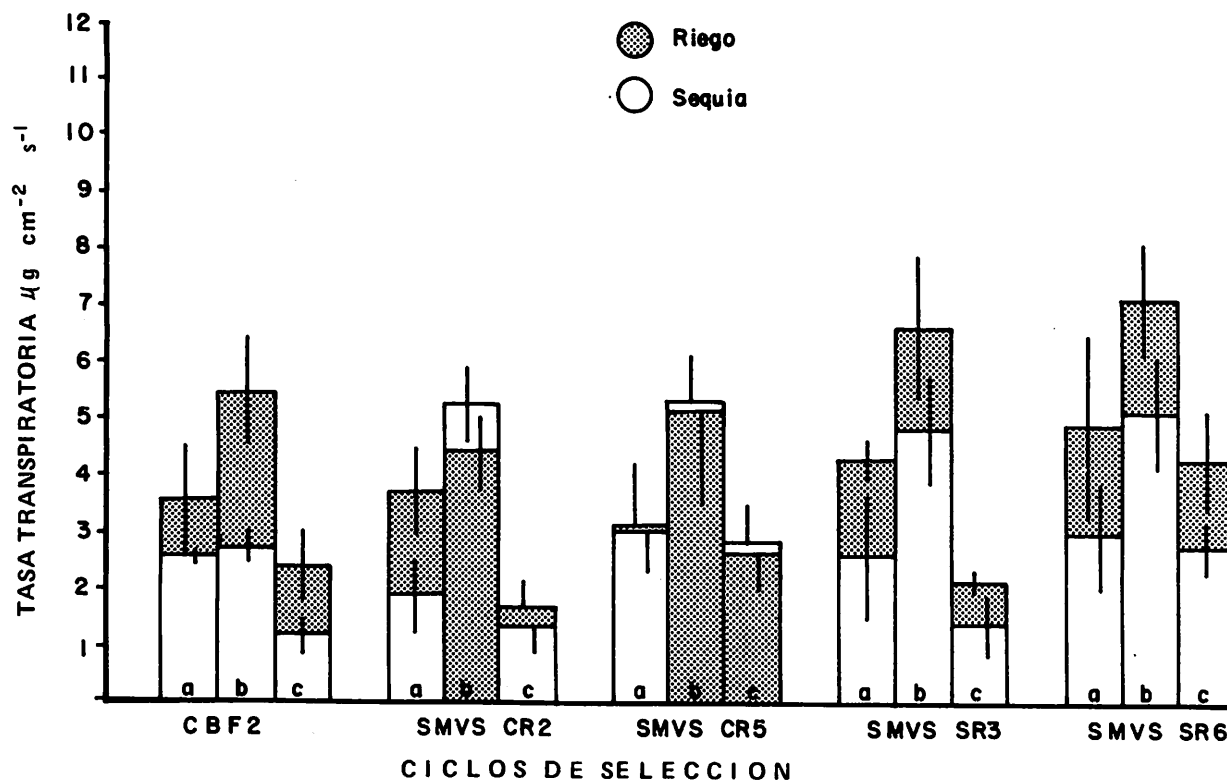


Figura 4. Recuperación de la tasa transpiratoria del CB F₂ y sus ciclos de selección en base a la lectura tomada a las 14 h el día anterior al riego de recuperación (a), el primero (b) y segundo día (c) después de dicho riego en el primer ciclo de sequía. Las líneas centrales indican el error estándar de 4 observaciones.

En el segundo ciclo de sequía, las diferencias en tasas transpiratorias entre los tratamientos de riego y sequía resultaron más pequeños en todos los materiales estudiados (Cuadro 1). Este comportamiento se mantuvo el primero y segundo día después del riego de recuperación. Este comportamiento de la transpiración durante el segundo ciclo de sequía se atribuye a las condiciones climáticas que prevalecieron en los días y horas en que se hicieron las lecturas, ya que la toma de datos coincidió con cielo nublado y en ocasiones con lluvias; de ahí las bajas tasas transpiratorias tanto en riego como en sequía (O'Toole y Tomar, 1982).

Ajuste osmótico

En la Figura 5 se observa el comportamiento del ψ y sus componentes en el material original y sus ciclos de selección al día siguiente del riego de recuperación del segundo ciclo de sequía, donde se puede deducir el grado de ajuste osmótico de estos materiales, particularmente con los valores de ψ_p . En el material original CB F₂ y los ciclos CR5 y SR6 es clara la superioridad del ψ_p del tratamiento de sequía sobre el de riego, y en forma más acentuada la de estos dos últimos; en los ciclos CR2 y SR3 las curvas del ψ de los tratamientos de riego y sequía se entrecruzan durante el día, aunque en todos los casos el ψ_p resulta positivo.

De estos resultados se infiere que los ciclos de selección más avanzados, CR5 y SR6, son los que presentan una mayor capacidad de ajuste osmótico, cambio fisiológico logrado por el mejorador al avanzar en su selección para resistencia a

sequía. El ajuste osmótico es uno de los mecanismos de resistencia a sequía señalados por Turner y Jones (1980) y, en contraste con los resultados de estos investigadores, en este trabajo *Triticum aestivum* sí presentó este mecanismo. Además, desde el punto de vista del método empleado para la selección masal, se puede señalar que no existe diferencia entre la forma con y sin recombinación ya que en ambos casos la ganancia en ajuste osmótico fue similar.

Días a floración y días a madurez fisiológica

De acuerdo con el análisis de varianza practicado a la variable días a floración, las diferencias entre genotipos no fueron significativas en ninguna de las condiciones de humedad (Cuadro 2). Se puede decir entonces, que la selección aplicada no tuvo efecto en la precocidad a floración.

Para la variable días a madurez fisiológica, no obstante que la prueba de F indicó diferencias significativas en riego, la comparación de medias de Tukey indica un traslape entre dos grupos de significancia y sólo se puede observar una tendencia del ciclo SR6 a acortar el número de días a madurez (Cuadro 2). Bajo condiciones de sequía los días a madurez resultaron similares para todos los genotipos; sin embargo, este tratamiento causó un retraso promedio de 10 días. Desde el punto de vista de la recombinación y no recombinación utilizadas para la selección es evidente que estos métodos no fueron determinantes para cambios en estas variables.

Cuadro 1. Comportamiento de la tasa transpiratoria del CB F₂ y sus ciclos de selección con recombinación CR2 y CR5 y sin recombinación SR3 y SR6, en respuesta a los tratamientos de riego y sequía durante el segundo ciclo de sequía y el primero y segundo día después del riego de recuperación (DRR) ± error estándar.

Población		Tasa transpiratoria ($\mu\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$)					
		Sequía ciclo 2		1er. día DRR		2o. día DRR	
		R	S	R	S	R	S
CB F ₂	8	1.95 ± .53	1.03 ± .24	0.32 ± .14	0.17 ± .06	1.41 ± .25	.60 ± .10
	11	4.80 ± .23	3.70 ± .82	3.32 ± 1.11	2.20 ± .30	3.70 ± .55	1.87 ± .39
	14	3.59 ± .95	2.60 ± 1.02	5.49 ± .97	2.78 ± .26	2.90 ± .92	1.87 ± .54
	17	0.49 ± .09	0.58 ± .13	0.76 ± .14	0.82 ± .24	0.95 ± .32	0.60 ± .23
CR2	8	1.28 ± .21	1.07 ± .26	0.30 ± .15	0.21 ± .07	1.15 ± .37	1.35 ± .18
	11	4.81 ± .68	3.52 ± .27	2.79 ± .31	3.16 ± .88	3.59 ± .52	3.36 ± .95
	14	3.76 ± .78	1.89 ± .68	4.42 ± .72	5.27 ± 1.02	2.87 ± .42	2.79 ± 1.34
	17	0.45 ± .08	0.55 ± .18	1.00 ± .25	0.69 ± .12	0.67 ± .17	0.87 ± .17
SR3	8	3.65 ± 1.88	1.60 ± .41	0.17 ± .09	0.27 ± .07	1.12 ± .23	2.98 ± .27
	11	5.97 ± .75	4.07 ± .81	3.94 ± .58	2.37 ± .43	4.43 ± .57	3.59 ± 1.18
	14	4.30 ± .41	2.64 ± 1.13	6.67 ± 1.23	4.85 ± .94	4.09 ± .77	2.89 ± 1.20
	17	0.47 ± .08	0.47 ± .16	0.93 ± .23	1.04 ± .10	0.91 ± .22	0.94 ± .25
CR5	8	1.48 ± .30	1.32 ± .43	0.21 ± .12	0.17 ± .05	1.41 ± .45	1.48 ± .18
	11	5.44 ± .45	4.39 ± 1.02	3.37 ± .17	2.51 ± .62	3.98 ± .91	3.15 ± .56
	14	3.19 ± 1.14	3.04 ± .63	5.18 ± .81	5.34 ± 1.16	3.52 ± .63	2.38 ± .46
	17	0.46 ± .12	0.56 ± .14	1.20 ± .22	0.73 ± .14	1.04 ± .18	0.70 ± .12
SR6	8	1.32 ± .27	1.56 ± .30	0.18 ± .09	0.18 ± .07	1.38 ± .28	1.38 ± .18
	11	5.75 ± .79	5.42 ± 1.28	4.43 ± .45	3.54 ± .92	5.29 ± .75	3.70 ± .56
	14	4.93 ± 1.57	3.03 ± .95	7.18 ± .98	5.20 ± 1.03	4.74 ± .98	3.01 ± .44
	17	0.49 ± .21	0.66 ± .14	0.89 ± .11	1.18 ± .24	0.75 ± .19	1.16 ± .05

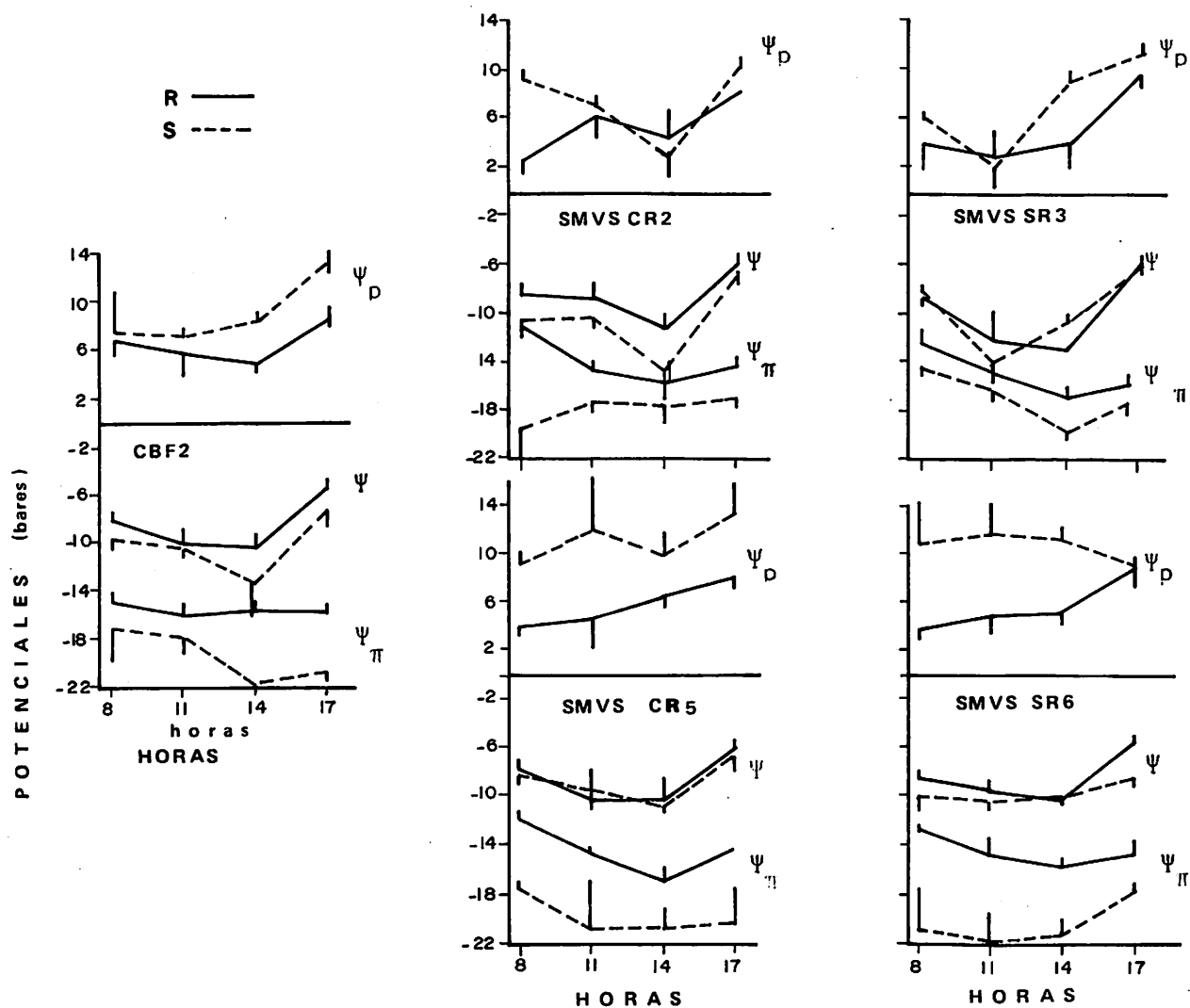


Figura 5. Comportamiento durante el día del potencial hídrico (Ψ) y sus componentes: potencial osmótico (Ψ_{π}) y potencial de turgencia (Ψ_D) de los tratamientos de riego (R) y sequía (S) del CB F2 y sus ciclos de selección masal visual con recombinación (SMVS CR3 y SMVS CR5) y sin recombinación (SMVS SR3 y SMVS SR6) al día siguiente del riego de recuperación. Los puntos indican la media de 4 observaciones - el error estándar.

Peso seco de parte aérea y raíz

El tratamiento de sequía redujo su magnitud, como también ha sido señalado por Hsiao *et al.* (1976). Sin embargo, dentro de los tratamientos de sequía el material original CB F₂ y sus ciclos avanzados no presentaron diferencias estadísticas (Cuadro 2), aunque sí en riego. En la relación de peso seco de raíz/peso seco parte aérea, la sequía tampoco tuvo efecto, en contraste con lo apuntado por Sharp y Davies (1979) en maíz. Se observa que los métodos que incluyen recombinación y no recombinación en la selección, no modificaron el comportamiento de estas variables.

Rendimiento

Esta variable fue notablemente afectada por el tratamiento de sequía, reduciéndola. Pero entre genotipos las diferencias no resultaron significativas, como se indica en el Cuadro 2. Tampoco en este caso se observa un efecto del método de selección en cuanto a recombinación y no recombinación.

En relación con el rendimiento del material original y sus ciclos avanzados, Serrano (1986) sí ha detectado ganancias en este respecto. Una de las razones que pudieron haber contribuido a la no diferencias en rendimiento en este trabajo, podría ser el tamaño de muestra que fue muy pequeño (12 plantas).

CONCLUSIONES

1. La sequía redujo la tasa transpiratoria en grado significativo, y similar en todos los genotipos de trigo estudiados.
2. En capacidad de recuperación transpiratoria, los ciclos avanzados de selección

superaron al material original, después de un castigo de humedad.

3. Los ciclos más avanzados de selección CR5 y SR6 superaron al material original CB F₂, y a los ciclos menos avanzados CR2 y SR3, en su capacidad de ajuste osmótico.

4. Los cambios logrados por los métodos de selección fueron en la velocidad de recuperación en la transpiración y en la capacidad de ajuste osmótico.

5. El peso seco de la parte aérea y de la raíz, así como el rendimiento fueron notablemente reducidos por el tratamiento de sequía.

6. Los métodos empleados en la selección con respecto a recombinación y sin recombinación, resultaron similarmente eficientes.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al M.C. Ignacio Benítez Riquelme, Investigador del Centro de Genética del Colegio de Postgraduados, por haber proporcionado la semilla para este estudio.

BIBLIOGRAFIA

- Acevedo, E., T.C. Hsiao, and D.W. Henderson. 1971. Immediate and subsequent growth responses of maize leaves to changes in water status. *Plant Physiol.* 48:631-636.
- Cutler, J.M., K.W. Shanahan, and P.L. Steponkus. 1980. Influence of water deficits and osmotic adjustment of leaf elongation in rice. *Crop Sci.* 20:314-318.
- Fischer, R.A. 1970. After-effect of water stress on stomatal opening potential. *J. Exp. Bot.* 21:386-404.

Cuadro 2. Días a floración (D a F), a madurez fisiológica (MF), rendimiento de grano, peso seco parte aérea (PSPA), peso seco raíz (PSR) y relación PSR/PSPA de trigo, bajo condiciones de riego (R) y sequía (S).

	D a F		MF		Rendimiento (g)		PSPA (g)		PS RAIZ (g)		PSR/PSPA	
	R	S	R	S	R	S	R	S	R	S	R	S
CB F ₂	60	59	113 a	120	8.37 a	5.23	10.00 ab	7.00 a	1.54 a	0.98 a	0.15	0.14
CR2	61.5	60	110 ab	121	9.13 a	4.51	12.29 ab	9.23 a	1.65 a	1.37 a	0.13	0.15
SR3	58.5	59.7	113 a	123	8.29 a	6.23	8.80 b	7.83 a	1.25 a	1.13 a	0.14	0.14
CR5	57.5	60.5	112 ab	121	9.23 a	5.41	9.96 ab	7.00 a	1.52 a	1.11 a	0.14	0.17
SR6	62.5	59.2	107 b	122	9.43 a	5.0	12.50 a	7.96 a	1.71 a	1.19 a	0.14	0.15

Valores en columnas seguidas por la misma letra no son diferentes (Tukey, P < 0.05).

- Gutiérrez S., J.R. 1986. Comportamiento en campo y tolerancia a marchitez permanente y a presión osmótica de poblaciones de maíz seleccionadas bajo el sistema riego-sequía. Tesis de M.C. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Méx.
- Hsiao, T.C., W. Acevedo, E. Ferres, and D.W. Henderson. 1976. Stress metabolism: Water stress, growth and osmotic adjustment. Phil. Trans. Royal Soc. London, Series B 273: 479-500.
- Jones, M.M., and H.W. Rawson. 1979. Influence of rate of development of leaf water deficits upon photosynthesis, leaf conductance, water use efficiency, and osmotic potential in sorghum. *Physiol. Plant.* 45:103-111.
- McCree, K.J. 1974. Change in the stomatal response characteristics of grain sorghum produced by water stress during growth. *Crop Sci.* 14:273-278.
- _____, C.E. Kallsen, and S.G. Richardson. 1984. Carbon balance of sorghum plants during osmotic adjustment to water stress. *Plant Physiol.* 76:898-902.
- Osonubi, O. and W.J. Davies. 1978. Solute accumulation in leaves and roots of woody plants subjected to water stress. *Oecologia* 32:323-332.
- O'Toole, J.C. and V.S. Tomar. 1982. Transpiration, leaf temperature and water potential of rice and barnyard grass in flooded fields. *Agr. Met.* 26:285-296.
- Raschke, K. 1975. Stomatal action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26:309-340.
- Rawson, H.M., A.K. Bagga, and P.M. Brenner. 1977. Aspects of adaptation by wheat and barley to soil moisture deficits. *Aust. J. Plant Physiol.* 4:389-401.
- Sánchez D., M.F. and P.J. Kramer. 1971. Behaviour of corn and sorghum under water stress and during recovery. *Plant Physiol.* 48:613-616.
- Serrano C., L.M. 1986. Selección masal visual sin y con recombinación para resistencia a sequía en trigo (*Triticum aestivum* L.). Tesis de M.C. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México.
- Sharp, R.E. and W.J. Davies. 1979. Solute regulation and growth by root and shoots of water-stressed maize plants. *Planta* 147:43-49.
- Shimshi, D., M.L. Mayoral, and D. Atsmon. 1982. Responses to water stress in wheat and related wild species. *Crop Sci.* 22:123-128.
- Turner, N.C. and M.M. Jones. 1980. Turgor maintenance by osmotic adjustment: A review and evaluation. In: *Adaptations of Plants to Water and High Temperature Stress*. N.C. Turner and P.J. Kramer (eds.). pp. 87-103. John Wiley and Sons, N.Y.