

RELACIONES HIDRICAS Y AJUSTE OSMÓTICO EN TRIGO

HYDRIC RELATIONSHIPS AND OSMOTIC ADJUSTMENT IN WHEAT

Herman Silva-Robledo, Mauricio Ortiz-Lizana y Edmundo Acevedo-Hinojosa

Departamento de Producción Agrícola. Facultad de Ciencias Agronómicas. Universidad de Chile, Casilla 1004 Santiago. Chile. (hsilva@uchile.cl)

RESUMEN

Para comparar el efecto de dos medios ambiente en las relaciones hídricas se analizó la variación del ajuste osmótico y su relación con el rendimiento en 20 genotipos de trigo en invernadero y campo. Se postula que el ajuste osmótico (AO), medido en hojas de plantas crecidas en invernadero, es un indicador del AO en hojas de plantas establecidas en campo. Las plantas se establecieron en macetas en invernadero; un grupo se regó a capacidad de campo (CC) y el otro a 40% de la CC. En campo las plantas se establecieron en dos ensayos: uno con y otro sin riego. Las variables fueron: potencial hídrico total (Ψ), potencial osmótico (ψ_s), potencial osmótico a turgencia máxima (ψ_{sh}) y potencial de presión (ψ_p). En invernadero, el valor del ajuste osmótico fue más bajo (0.00 y 0.50 MPa), comparado con los valores de campo (0.01 a 0.7 MPa). Hubo una alta interacción riego \times muestreo, repetición \times muestreo y riego \times genotipo en campo, pero no en invernadero. En campo hubo correlación positiva entre AO y rendimiento ($R^2=0.31$; $p \leq 0.05$), pero el AO medido en invernadero no se correlacionó con el AO medido en campo.

Palabras clave: *Triticum aestivum* L., déficit hídrico, rendimiento en grano.

INTRODUCCIÓN

El ajuste osmótico (AO) consiste en la acumulación de solutos en respuesta al déficit hídrico y la disminución del potencial hídrico total de hojas, tallos y raíces; como resultado, las plantas pueden absorber agua y mantener la actividad fisiológica. La activa acumulación de solutos en la célula puede contribuir a mantener el turgor, factor importante para el crecimiento, o sobrevivir durante el estrés hídrico (Hsiao *et al.*, 1976). El AO en hojas y otros órganos de plantas superiores se ha observado en sorgo (*Sorghum bicolor* L.) (Santamaría *et al.*, 1990), arroz (*Oryza sativa* L.) (Lilley y Ludlow, 1998), papa (*Solanum tuberosum* L.) (Bussis y Heineke, 1998), garbanzo (*Cicer arietinum* L.) (Moinuddin y Khanna-Chopra, 2004), maíz (*Zea mays* L.) (Chimenti *et al.*, 2006) y trigo (*Triticum aestivum* L.) (Morgan, 1983, 1984,

ABSTRACT

With the aim of comparing the effect of two environments on hydric relationships, an analysis was made of the variation of osmotic adjustment and its relationship with yield in 20 wheat genotypes in the greenhouse and the field. It is postulated that osmotic adjustment (OA), measured in leaves of plants grown in the greenhouse, is an indicator of the OA in leaves of plants established in the field. The plants were established in pots in the greenhouse; one group was watered at field capacity (FC) and the other at 40% FC. In the field the plants were established in two assays: one with and the other without irrigation. The variables were: total water potential (Ψ), osmotic potential (ψ_s), water potential at maximum turgor (ψ_{sh}) and pressure potential (ψ_p). In the greenhouse, the osmotic adjustment value was lower (0.00 and 0.50 MPa), compared with the field values (0.01 to 0.7 MPa). There was high interaction irrigation \times sampling, replication \times sampling and irrigation \times genotype in the field, but not in the greenhouse. In the field there was positive correlation between OA and yield ($R^2=0.31$; $p \leq 0.05$), but the OA measured in the greenhouse was not correlated with the OA measured in the field.

Key words: *Triticum aestivum* L., water stress, grain yield.

INTRODUCTION

Osmotic adjustment (OA) consists in the accumulation of solutes in response to water stress and the reduction of total water potential of leaves, stems and roots; as a result, the plants are able to absorb water and maintain physiological activity. The active accumulation of solutes in the cell can contribute to maintain turgor, an important factor for growth, or to survive during water stress (Hsiao *et al.*, 1976). The OA in leaves and other organs of higher plants has been observed in sorghum (*Sorghum bicolor* L.) (Santamaría *et al.*, 1990), rice (*Oryza sativa* L.) (Lilley and Ludlow, 1998), potato (*Solanum tuberosum* L.) (Bussis and Heineke, 1998), chickpea (*Cicer arietinum* L.) (Moinuddin and Khanna-Chopra, 2004), maize (*Zea mays* L.) (Chimenti *et al.*, 2006) and wheat (*Triticum aestivum* L.) (Morgan, 1983, 1984, 1995; Abebe *et al.*, 2003). OA, a physiological character associated with water stress, has been proposed as a

1995; Abebe *et al.*, 2003). El AO, un carácter fisiológico asociado al estrés hídrico, se ha propuesto como variable de selección en el mejoramiento genético de genotipos de trigo con mayor resistencia a sequía (Morgan, 1995); además, está relacionado positivamente con el rendimiento bajo estrés hídrico (El Hafid *et al.*, 1998; Moinuddin y Khanna-Chopra 2004). Hay diferencias genéticas en AO en cultivares de trigo; los cultivares con alta capacidad de AO tienden a un mayor rendimiento que aquéllos con baja capacidad de AO en estrés hídrico (Morgan, 1983, 1995; Morgan y Condon, 1986). A pesar de los avances y los estudios realizados, hay cierta incertidumbre al analizar la función del turgor y del AO en el crecimiento vegetal y su asociación con el rendimiento (Munns, 1988; Moinuddin y Khanna-Chopra, 2004; HongBo *et al.*, 2006).

El objetivo de este estudio fue evaluar en campo y en invernadero, las variables hídricas asociadas al ajuste osmótico, así como determinar en qué medida el ajuste osmótico se relaciona con el rendimiento en granos.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó de 2001 a 2002 en el Campus Antumapu, de la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile (33° 40' S y 70° 38' O) en Santiago, Chile. Antumapu está en una zona de clima templado mesotermal mediterráneo semiárido; la precipitación media anual es 419 mm, el déficit hídrico es 997 mm y el período seco es ocho meses (Santibáñez y Uribe, 1990). Los suelos son de origen aluvial y textura franco arenosa (Comisión Nacional de Riego, 1981).

Material vegetal y condiciones de crecimiento

Se seleccionaron 20 genotipos de trigo (*Triticum aestivum* L.), de similar fecha de floración, procedentes del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT, México), del Centro Internacional para Investigaciones Agrícolas en Zonas Áridas (ICARDA, Siria) y del Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIA, Chile) (Cuadro 1).

Ensayo de invernadero

Este experimento se realizó con los 20 genotipos de trigo. Se utilizaron macetas de 24 cm de diámetro y se llenaron con 4.2 kg de un sustrato constituido por una mezcla de arena, suelo y tierra de hoja (3:2:1). Las macetas se cubrieron con plástico negro y se sellaron con papel aluminio, para evitar pérdidas de agua por evaporación del suelo. El suelo se trató con bromuro de metilo y las semillas con raxil (tebuconazole) (150 g 100 kg⁻¹ semillas). La siembra se realizó el 16 de julio de 2001 con semillas pre-germinadas en placas Petri y con una humedad de la mezcla de suelo de capacidad de campo.

selection variable in breeding programs of wheat genotypes with greater resistance to drought (Morgan, 1995); furthermore, it is positively related to yield under water stress (El Hafid *et al.*, 1998; Moinuddin and Khanna-Chopra, 2004). There are genetic differences in OA in wheat cultivars; the cultivars with high capacity of OA tend to have greater yield than those with low capacity of OA under water stress (Morgan, 1983, 1995; Morgan and Condon, 1986). In spite of the advances and studies made, there remains some uncertainty when analyzing the function of turgor and of OA in plant growth and its association with yield (Munns, 1988; Moinuddin and Khanna-Chopra, 2004; HongBo *et al.*, 2006).

The objective of the present study was to evaluate in the field and the greenhouse, the water variables associated with osmotic adjustment, as well as to determine to what measure osmotic adjustment is related to yield in grains.

MATERIALS AND METHODS

The study was carried out from 2001 to 2002 in the Campus Antumapu, of the Facultad de Ciencias Agronómicas of the Universidad de Chile (33° 40' S and 70° 38' W) in Santiago, Chile. Antumapu is located in a zone with semiarid Mediterranean

Cuadro 1. Nombre y origen de los genotipos de trigo (*Triticum aestivum* L.) usados.

Table 1. Name and origin of the wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes used.

Genotipo	Origen	Nombre/Pedigree
12	CIMMYT	ND/VG9144//KCM90461-9Y-OM-YO-1M-OY
52	ICARDA	4777(2)//Fkn/Gb/3/Vee'S'/4/Buc'S'/Pvn'S' ' CM 66684-E-1M-6Y-1M-3Y-YO-OAP
57	ICARDA	Tisi/Vee'S' CM 64335-3AP-1 ^a P-1AP-OAP
60	ICARDA	Dove'S'/Buc'S' CM58808-1AP-2AP-1AP-4AP-OAP
64	CIMMYT	Las Rosas INTA
65	CIMMYT	Cruz Alta INTA
66	CIMMYT	Klein Camacho
69	ICARDA	W 3918 A/JUP
80	CIMMYT	Seri 82
83	ICARDA	Florence Aurora
86	CIMMYT	Parula
88	ICARDA	SNB
95	CIMMYT	Pitic 62
100	CIMMYT	Super kauz 's'
122	CIMMYT	URES/JUN//KAUZ
141	CIMMYT	CNO79*2/PRL//CHIL
143	CIMMYT	PFAU
147	INIA	Nobo INIA
148	INIA	SNA 208
153	INIA	Millaleu INIA

Se sembraron cuatro plantas por maceta, dejando las dos más vigorosas al estado de 2ª a 3ª hoja verdadera. Se fertilizó con una mezcla de 543 mg de urea (50% a la siembra y 50% al inicio de macolla) y 208 mg de superfosfato triple (equivalente a 150 kg N y 60 kg P₂O₅ ha⁻¹) en la siembra. El estrés hídrico se impuso desde la aparición del primer nudo, aproximadamente 50 d después de siembra (DDS), regando las plantas cada 24 a 48 h cada vez que el suelo de las macetas llegaba a 80% de CC (R) en el tratamiento regado y a 40% de la CC en el no regado (NR). Se utilizó un diseño en bloques con parcelas subdivididas y tres repeticiones. La parcela principal correspondió a riego y los genotipos ocuparon las subparcelas.

Ensayos de campo

En el campo se realizaron dos ensayos: uno con riego (R) y otro sin riego (NR). En el primer ensayo, el riego se realizó por aspersión, cada vez que la humedad del suelo, a 50 cm de profundidad, bajó a 50% de CC. Se aplicaron cinco riegos equivalentes a 225 mm de precipitación (Figura 1); el agua total recibida fue 291.2 mm durante el experimento. El ensayo sin riego no se regó en toda la temporada y la precipitación fue 62.2 mm. Cada ensayo se hizo con un diseño de bloques completos al azar con dos repeticiones; el tratamiento principal correspondió a los genotipos. La fecha de siembra fue el 21 de agosto de 2001 y se sembraron 12 g de semilla m⁻². Se fertilizó con 60 kg ha⁻¹ P₂O₅ (superfosfato triple) y 75 kg ha⁻¹ N (urea), en la siembra, y 75 kg ha⁻¹ al inicio de macolla. Cada genotipo se sembró en parcelas de 4 m de longitud por 1.6 m de anchura con ocho hileras separadas a 20 cm. Las malezas se controlaron con Ajax 50 PE (Metilsulfuronmetil), los insectos con Lorsban (Clorpirifos) y las enfermedades se previnieron usando Til

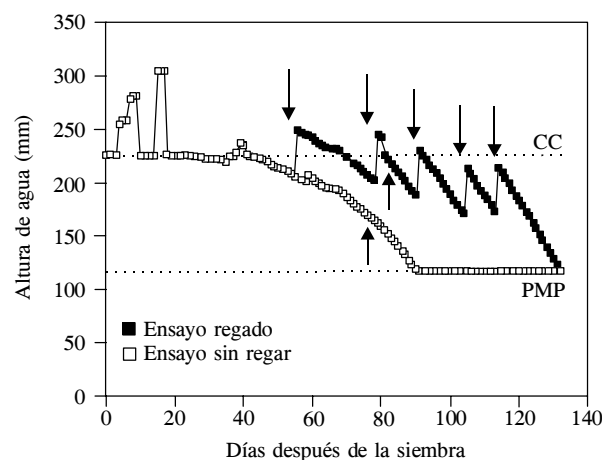


Figura 1. Contenido de agua del suelo en condiciones de campo de los ensayos de campo regado y no regado. ↓ indica los riegos en el ensayo regado; ↑ indica inicio de floración en ambos ensayos.

Figure 1. Soil water content under field conditions of the irrigated and non-irrigated field assays. ↓ indicates the irrigations in the irrigated assay; ↑ indicates the onset of flowering in both assays.

mesothermal temperate climate; the mean annual precipitation is 419 mm, the water deficit is 997 mm and the dry period is eight months (Santibáñez and Uribe, 1990). The soils are of pluvial origin and are of course sandy texture (Comisión Nacional de Riego, 1981).

Plant material and growth conditions

Twenty wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) were selected, of a similar flowering date, from the Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT, México), of the International Center of Agricultural Research for Dry Areas (ICARDA, Siria) and of the Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIA, Chile) (Table 1).

Greenhouse assay

This experiment was carried out with the 20 wheat genotypes. Pots measuring 24 cm in diameter were used and filled with 4.2 kg of a substrate consisting of a mixture of sand, soil and leafy soil (3:2:1). The pots were covered with black plastic and sealed with aluminum foil, to avoid water loss through evaporation of the soil. The soil was treated with methyl bromide and the seeds with raxyl (tebuconazole) (150 g 100 kg⁻¹ seeds). The sowing was carried out on July 16 of 2001 with seeds that had been pre-germinated in Petri dishes and with moisture of the soil mixture at field capacity.

Four plants per pot were sown, leaving the two most vigorous plants at the stage of 2nd to 3rd true leaf. Each pot was fertilized with a mixture of 543 mg of urea (50% at sowing and 50% at the start of tillering) and 208 mg of triple superphosphate (equivalent to 150 kg N and 60 kg P₂O₅ ha⁻¹) at sowing. Water stress was imposed after the appearance of the first node, approximately 50 d after sowing (das), the plants were watered every 24 to 48 h whenever the soil in the pots reached 80% FC in the irrigated treatment (I) and at 40% FC in the non-irrigated treatment (NI). The design consisted of blocks with subdivided plots and three replicates. The principal plot corresponded to irrigation and the genotypes occupied the subplots.

Field assays

Two assays were conducted in the field: one with irrigation (I) and the other without irrigation (NI). In the first assay, irrigation was applied by sprinkling, whenever the soil moisture, at a depth of 50 cm, dropped to 50% FC. Five irrigations were applied equivalent to 225 mm of rainfall (Figure 1); the total water received was 291.2 mm during the experiment. The assay without irrigation was not watered during the season and the rainfall was 62.2 mm. Each assay was made with a design of completely randomized blocks with two replicates; the principal treatment corresponded to the genotypes. The sowing date was August 21 of 2001 and 12 g of seed m⁻² were sown. Fertilization was carried out with 60 kg ha⁻¹ P₂O₅ (triple superphosphate) and 75 kg ha⁻¹ N (urea), at sowing, and 75 kg ha⁻¹ at the start of tillering. Each genotype was sown in plots 4 m in length

(Propiconazol); los agroquímicos se usaron en las dosis recomendadas por el fabricante.

Rendimiento y componentes del rendimiento

En invernadero se cosechó y separó granos de biomasa aérea, los que fueron secados en estufa y pesados. En el campo, a ras de suelo, se cosechó 1 m lineal de las cuatro hileras centrales en cada parcela, se separaron 50 tallos con espigas y secadas en estufa de aire forzado durante 48 h a 70 °C. El resto del material se pesó y trilló en una máquina estacionaria. Los granos se pesaron y se determinó su contenido de humedad. Con estos datos se calculó el rendimiento, la biomasa aérea y el peso seco de 1000 granos. El rendimiento en grano se obtuvo por el peso de granos del manojito trillado, corregido por el contenido de humedad, y se expresó con base en 0% de humedad.

Contenido relativo de agua (CRA), potencial hídrico (Ψ) potencial de solutos (ψ_s) y potencial de presión (ψ_p)

En los ensayos de invernadero y campo se midió el contenido relativo de agua (CRA), el potencial hídrico total (Ψ) y el potencial de solutos (ψ_s). En cada medición se cortaron cuatro hojas bandera de cuatro plantas de las hileras centrales de cada parcela. De estas hojas sólo se usó el tercio central donde se eliminó la nervadura, quedando dos grupos de mitades de hoja. En una parte de este material se determinó peso fresco (PF) y luego se puso en placas Petri con agua destilada, donde permaneció 3 h, tiempo necesario (determinado previamente) para alcanzar el peso túrgido (PT); el peso seco (PS) se obtuvo después de mantener las muestras 48 h en estufa a 70 °C. Con estos datos se calculó el CRA (Barrs y Weatherley, 1962).

La otra parte del material foliar se usó para medir Ψ y ψ_s . El Ψ se midió en una cámara a presión (Scholander *et al.*, 1965). El valor de ψ_s se obtuvo *in situ* en el material foliar recolectado no hidratado, puesto en un tubo Eppendorf congelado en nitrógeno líquido y luego descongelado a temperatura ambiente. La muestra foliar se colocó en una jeringa de 1 mL, por compresión mecánica, se obtuvo el jugo celular, del cual se extrajo una alícuota de 10 μ L, para medir su concentración de solutos u osmolalidad (mmol kg^{-1}) en un osmómetro (Wescor 5520). Éste se expresó como ψ_s , con la relación $\psi_s = C \times T \times R$, donde C es la osmolalidad, T es la temperatura absoluta y R la constante de los gases (0.00831 MPa $\text{mol}^{-1} \text{K}^{-1}$). El valor de ψ_{sh} se obtuvo con las muestras saturadas en agua destilada con el procedimiento ya descrito. El potencial de turgencia se calculó por la diferencia algebraica del valor de potencial osmótico, medido *in situ*, y el valor de potencial hídrico total.

Con los valores de peso túrgido y peso seco, se calculó la relación PT/PS de las muestras foliares de campo e invernadero.

Determinación del ajuste osmótico

En campo e invernadero, los muestreos para las determinaciones de las variables hídricas se realizaron durante la fenofase de

by 1.6 m width with eight rows separated by 20 cm. The weeds were controlled with Ajax 50 PE (Methylsulfuronmethyl), the insects with Lorsban (Chlorpiriphos) and the diseases were prevented using Tilt (Propiconazol); the agrochemicals were used in the doses recommended by the manufacturer.

Yield and yield components

In the greenhouse, grains were harvested and separated from aboveground biomass, which were oven dried and weighed. In the field, at ground level, 1 linear m was harvested from the four central rows in each plot, 50 stems with spikes were separated and dried in a forced air oven during 48 h at 70 °C. The rest of the material was weighed and threshed in a stationary machine. The grains were weighed and their moisture content was determined. With this data, yield was calculated, along with aboveground biomass, and dry weight of 1000 grains. The grain yield was obtained from the weight of grains of the threshed sheaf, corrected with the moisture content, and was expressed based on 0% moisture.

Relative water content (RWC), water potential (Ψ) solute potential (ψ_s) and pressure potential (ψ_p)

In the greenhouse and field assays, the relative water content (RWC) was measured, along with total water potential (Ψ) and the solutes potential (ψ_s). In each measurement, four flag leaves were cut from four plants of the central rows of each plot. Of these leaves, only the central third was used, from which the veins were removed, leaving two groups of leaf halves. In one part of this material, fresh weight was determined (FW), then it was placed in Petri dishes with distilled water, where it remained for 3 h, the time needed (previously determined) to reach turgid weight (TW); dry weight (DW) was obtained after maintaining the samples in an oven for 48 h, at 70 °C. With this data, the RWC was calculated (Barrs and Weatherley, 1962).

The other part of the foliar material was used to measure Ψ and ψ_s . The Ψ was measured in a pressure chamber (Scholander *et al.*, 1965). The value of ψ_s was obtained *in situ* in the non-hydrated foliar material collected, placed in an Eppendorf tube frozen in liquid nitrogen, and later thawed at room temperature. The leaf sample was placed in a syringe of 1 mL, by mechanical compression, the cell fluid was obtained, from which an aliquot of 10 μ L was obtained, to measure its concentration of solutes or osmolality (mmol kg^{-1}) in an osmometer (Wescor 5520). This was expressed as ψ_s , by the relation $\psi_s = C \times T \times R$, where C is the osmolality, T is the absolute temperature and R is the gas constant (0.00831 MPa $\text{mol}^{-1} \text{K}^{-1}$). The value of ψ_{sh} was obtained with the samples saturated in distilled water with the previously described procedure. The turgor potential was calculated from the algebraic difference of the value of osmotic potential, measured *in situ*, and the value of total water potential.

With the values of turgid weight and dry weight, the relation TW/DW was calculated from the foliar samples of the field and the greenhouse.

anthesis. Con la información obtenida se calculó el AO como la diferencia del potencial osmótico a turgor máximo entre plantas regadas y plantas estresadas ($\Delta\Psi_{sh}$) (Babu *et al.*, 1999). Se realizaron tres mediciones en campo e invernadero, muestreando entre 12:00 y 13:30 h.

Análisis estadístico

Las diferencias entre genotipos y tratamientos se analizaron con análisis de varianza. Para detectar diferencias significativas entre las medias se usó la prueba de Tukey ($p \leq 0.05$) y un análisis combinado de varianza. Se calcularon correlaciones entre las variables fisiológicas y el rendimiento. Los datos se analizaron usando MSTAT-C (Michigan State University, 1988).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Estado hídrico campo e invernadero

En la Figura 1 se observa el contenido hídrico del suelo y los valores de CC y PMP. En invernadero, el control de la aplicación de riego fue permanente en ambos tratamientos. El volumen total de agua aplicada fue 10.6 L y 5.1 L en plantas regadas y no regadas.

En invernadero, la temperatura máxima y la humedad relativa promedio fue 38.9 °C y 59.6%, lo que determinó que las plantas en invernadero estuvieron sometidas a un estrés más intenso, comparado con las plantas en campo, donde la temperatura máxima fue 29.2 °C y la humedad relativa mínima fue 68.7%. Sin embargo, en campo se aceleraron las respuestas fenológicas por efecto de tratamiento.

Rendimiento de grano y producción de biomasa

En campo, el rendimiento promedio de los veinte genotipos mostró diferencias significativas por efecto de tratamiento ($p \leq 0.05$) (Cuadro 2). De manera similar, la producción de biomasa fluctuó entre 9193 y 13713 kg ha⁻¹ (Genotipos 147 y 69) con riego, y de 3625 a 5789 kg ha⁻¹ (Genotipos 60 y 80), con déficit hídrico, y una reducción promedio de 42%. Las variaciones en la biomasa producida y en el índice de cosecha, por efecto de tratamiento, contribuyeron a las diferencias en el rendimiento de grano.

En invernadero, la producción en grano por maceta varió entre 10.4 a 19.6 g (Genotipos 80 y 12) en el tratamiento regado y entre 4.3 y 10 g (Genotipos 64 y 12) en el tratamiento no regado (Cuadro 2). El peso seco de la biomasa producida varió de 23 a 42.3 g (Genotipos 80 y 12) y de 19.2 a 29 g MS (Genotipos 100 y 83) por maceta en plantas regadas y no regadas, con una reducción promedio de 37% por efecto de tratamiento hídrico. El aumento promedio del

Determination of the osmotic adjustment

In the field and the greenhouse, the samplings for the determinations of the water variables were carried out during the phenophase of anthesis. With the information obtained, the OA was calculated as the difference of the osmotic potential at maximum turgor among watered plants and stressed plants ($\Delta\Psi_{sh}$) (Babu *et al.*, 1999). Three measurements were taken in the field and the greenhouse, sampling between 12:00 and 13:30 h.

Statistical analysis

The differences among genotypes and treatments were analyzed with analysis of variance. To detect significant differences among the means, the Tukey test ($p \leq 0.05$) was used, as well as a combined analysis of variance. The data were analyzed using MSTAT-C (Michigan State University, 1988).

RESULTS AND DISCUSSION

Water state of the field and greenhouse

In Figure 1 it is shown the soil water content and the values of FC and PMP. In the greenhouse, the control of the application of irrigation was permanent in both treatments. The total volume of applied water was 10.6 L and 5.1 L in watered and unwatered plants.

In the greenhouse, the maximum temperature and average relative moisture was 38.9 °C and 59.6%, which determined that the plants in the greenhouse were subjected to a more intense stress, compared to the plants in the field, where the maximum temperature was 29.2 °C and the minimum relative temperature 68.7%. However, in the field, the phenological responses were accelerated by the effect of the treatment.

Grain yield and production of biomass

In the field, the average yield of the twenty genotypes showed significant differences due to the effect of the treatment ($p \leq 0.05$) (Table 2). Similarly, biomass production fluctuated between 9193 and 13713 kg ha⁻¹ (Genotypes 147 and 69) with irrigation, and from 3625 to 5789 kg ha⁻¹ (Genotypes 60 and 80), with water deficit, and an average reduction of 42%. The variations in the biomass produced and in the harvest index, due to the effect of the treatment, contributed to the differences in grain yield.

In the greenhouse, grain production per pot varied from 10.4 to 19.6 g (Genotypes 80 and 12) in the irrigated treatment and between 4.3 and 10 g (Genotypes 64 and 12) in the non-irrigated treatment (Table 2). The dry weight of the biomass produced varied from 23 to 42.3 g (Genotypes 80 and 12) and from 19.2 to

Cuadro 2. Rendimiento en campo e invernadero de ensayos regado y no regado.
Table 2. Yield in the field and the greenhouse of irrigated and non-irrigated assays.

Genotipo [†]	Campo				Invernadero			
	Regado		No regado		Regado		No regado	
	Granos (kg ha ⁻¹)	Biomasa (kg ha ⁻¹)	Granos (kg ha ⁻¹)	Biomasa (kg ha ⁻¹)	Granos (g mac ⁻¹)	Biomasa (g mac ⁻¹)	Granos (g mac ⁻¹)	Biomasa (g mac ⁻¹)
12	4600.54	9613.6	1837.33	5737.1	19.6	42.3	10.0	23.9
52	3473.96	10787.0	1688.18	5668.7	13.5	30.6	7.7	21.1
57	4010.16	11041.8	1727.30	5369.8	12.4	27.8	7.7	21.0
60	3684.75	11525.6	1073.47	3625.6	14.9	36.0	6.8	20.3
64	3918.72	11624.8	1249.13	3998.2	11.6	42.0	4.3	24.6
65	3843.53	12856.6	1123.85	4506.7	14.4	37.3	7.2	21.8
66	3792.42	11219.3	1529.40	4985.2	13.5	31.6	8.0	23.9
69	5163.80	13713.6	1366.14	3773.4	14.1	32.7	9.3	23.9
80	4120.04	11039.6	2260.45	5789.8	10.4	23.1	10.0	21.1
83	3251.44	13342.0	1187.30	4397.0	13.6	41.7	7.5	29.0
86	4748.50	11859.0	722.68	4155.2	14.5	35.8	6.9	20.9
88	2994.28	9641.6	1149.27	4500.0	13.8	34.9	6.8	21.1
95	3997.05	12226.0	1473.82	4494.9	16.7	38.6	8.2	24.1
100	3194.10	9400.4	1275.18	4053.4	14.3	32.9	6.7	19.2
122	3790.92	11168.6	1550.04	5738.3	17.2	42.1	6.6	20.0
141	4402.21	10510.8	1571.29	4614.3	13.1	30.0	8.9	23.1
143	3343.66	9207.2	1710.48	4192.4	15.2	36.6	7.7	20.7
147	3502.47	9193.7	1113.95	3866.0	19.0	41.4	7.9	20.5
148	4198.23	12177.5	1911.50	5605.9	15.8	36.1	7.8	21.8
153	3610.48	9300.8	1739.36	4559.4	13.4	30.1	8.1	22.9

[†] Ver cuadro 1.

rendimiento de grano fue 0.33 g en plantas no regadas y 0.41 g en plantas regadas, por incremento unitario en la biomasa aérea. El IC promedio por tratamiento fue 0.39 en plantas regadas y 0.32 en plantas no regadas, valores similares a los observados en campo. El coeficiente de determinación para IC entre campo e invernadero, en plantas estresadas, fue 0.32.

Relaciones hídricas

El potencial total y sus componentes no fueron diferentes ($p > 0.05$) en plantas regadas de ambos ambientes. Sin embargo, en las plantas no regadas hubo diferencias genotípicas, en el potencial hídrico total y en el de solutos, con valores más negativos y bajo valor del potencial de presión en el campo (Cuadro 3).

La variación del ψ_s con estrés es un requisito importante para evaluar la variación genética del AO inducido. Entre los factores que afectan el ajuste osmótico, el más importante fue la tasa de desarrollo del déficit hídrico (TDDH), que se puede medir en una planta como la tasa de disminución del potencial hídrico foliar (Jones y Rawson, 1979). En los genotipos de campo la TDDH promedio fue 0.041 MPa d⁻¹ y en invernadero 0.86 MPa d⁻¹. La capacidad de ajuste osmótico depende de la tasa de imposición de estrés.

29 g MS (Genotypes 100 and 83) per pot in watered and unwatered plants, with an average reduction of 37% from the effect of the water treatment. The average increase of grain yield was 0.33 g in unwatered plants and 0.41 g in watered plants, per unitary increase in the aboveground part. The average IC per treatment was 0.39 in watered plants and 0.32 in unwatered plants, values similar to those observed in the field. The coefficient of determination for IC between the field and the greenhouse, in stressed plants, was 0.32.

Water relations

The total potential and its components were not different ($p > 0.05$) in watered plants of both environments. However, in the unwatered plants genotypic differences were registered, in total water potential and that of solutes, with more negative values and low pressure potential value in the field (Table 3).

The variation of the ψ_s with stress is an important requirement for evaluating the genetic variation of the induced OA. Among the factors that affect osmotic adjustment, the most important was the water deficit development rate (WDDR), which can be measured in a plant as the foliar water potential reduction rate (Jones and Rawson, 1979). In the field genotypes, the average

El CRA promedio en plantas sometidas a déficit hídrico fue 79% en campo y 82% en invernadero, sin diferencias significativas ($p > 0.05$) entre genotipos. En las plantas regadas el valor promedio fue 93% en ambos ambientes (valores no mostrados).

La relación PT/PS promedio fue significativamente más alta ($p \leq 0.05$) en plantas de invernadero (4.7 y 4.7), comparadas con las de campo (3.16 y 4.13) en plantas estresadas y no estresadas. El Genotipo 52 tuvo los valores más altos de esta relación. El mayor PT en plantas de invernadero podría asociarse con un mayor volumen celular, mayor elasticidad de paredes celulares y, por tanto, a un mayor CRA, pero menor ajuste osmótico. Por el contrario, el aumento del PS en los genotipos de campo se asociaría con una mayor cantidad de agua adsorbida por los componentes de la pared celular, lo que podría reflejar una mayor concentración de solutos asociados con un mayor valor de ajuste osmótico.

La reducción de las dimensiones celulares en los genotipos de campo, provocada por el déficit hídrico, aumenta la capacidad de la planta para mantener la turgencia celular comparada con las de invernadero. La turgencia celular se puede mantener a través de la acumulación de solutos o por cambios en la elasticidad de paredes celulares. Al disminuir la elasticidad la pared celular es más rígida y esto conduce a una mayor reducción del Ψ y del Ψ_p . No obstante, en ausencia de acumulación de solutos, la turgencia se asociaría con mayor plasticidad de paredes celulares, y las células se comportarían como un osmómetro ideal donde el potencial osmótico sería inversamente proporcional al volumen celular (Morgan, 1984). La comparación del comportamiento de los genotipos de invernadero y campo permite distinguir entre cambios en el potencial osmótico debidos a efectos de concentración por reducción en el volumen celular, y aquéllos que se podrían atribuir a la acumulación de solutos. Por tanto, lo que sucedería en genotipos de invernadero es una rápida deshidratación no asociada a un mayor AO. La capacidad de ajuste osmótico, fue superior en los genotipos de campo.

El efecto de tratamiento determinó en campo una baja del ψ_s *in situ*, y del ψ_{sh} y la reducción de la relación PT/PS. Las diferencias observadas en la relación PT/PS parecen demostrar un mayor volumen celular en todos los genotipos de invernadero, comparado con los de campo, lo que podría explicar el valor 3% más alto del CRA. Esto señalaría que los cambios de volumen son una respuesta a los cambios extracelulares del potencial de solutos (Zonia y Munnik, 2004). La reducción de la relación PT/PS en campo condicionaría menor tamaño celular y engrosamiento de paredes celulares. El aumento de los componentes

Cuadro 3. Valores promedio de potencial hídrico total, de solutos y de presión de genotipos regados y no regados establecidos en campo e invernadero.

Table 3. Average values of total water potential, of solutes and pressure of irrigated and non-irrigated genotypes established in the field and in the greenhouse.

	Campo (MPa)		Invernadero (MPa)	
	R	NR	R	NR
$\Psi^{(+)}$	1.70 (0.1) [†]	2.91 (0.2)	1.60 (0.2)	2.40 (0.10)
ψ_p	0.32 (0.2)	0.07 (0.2)	0.33 (0.1)	0.10 (0.27)
ψ_s	2.02 (0.2)	2.98 (0.2)	1.92 (0.1)	2.50 (0.20)

(⁺) Ψ =potencial hídrico, ψ_p =potencial de presión, ψ_s =potencial de solutos.

[†] Entre paréntesis se señala la desviación estándar genotípica.

WDDR was 0.041 MPa d⁻¹. The osmotic adjustment capacity depends on the stress imposition rate.

The average RWC in plants subjected to water deficit was 79% in the field and 82% in the greenhouse, without significant differences ($p > 0.05$) among genotypes. In the watered plants the average value was 93% in both environments (values not shown).

The average relation TW/DW was significantly higher ($p \leq 0.05$) in greenhouse plants (4.7 and 4.7), compared with field plants (3.16 and 4.13) in stressed and non-stressed plants. Genotype 52 showed the highest values of this relation. The higher TW in greenhouse plants could be associated with a greater cell volume, higher elasticity of cell walls and therefore, to a higher RWC, but lower osmotic adjustment. In contrast, the increase in DW in the field genotypes would be associated with a greater amount of water absorbed by the components of the cell wall, which could reflect a higher concentration of solutes associated with a higher value of osmotic adjustment.

The reduction of the cellular dimensions in the field genotypes, caused by the water deficit, increases the plant's capacity to maintain cell turgor with respect to the greenhouse plants. The cell turgor can be maintained through the accumulation of solutes or by changes in the elasticity of cell walls. As the elasticity is reduced, the cell wall becomes more rigid, leading to a greater reduction of the Ψ and the Ψ_p . However, in absence of accumulation of solutes, turgor would be associated with greater plasticity of cell walls, and the cells would behave like an ideal osmometer, in that the osmotic potential would be inversely proportional to the cellular volume (Morgan, 1984). The comparison of the behavior of the greenhouse and field genotypes makes it possible to distinguish between changes in the osmotic potential due to effects of concentration from reduction in the cellular volume, and those that could be attributed

de pared estaría relacionado con la manutención de la integridad de las membranas celulares contra el efecto de la sequía. La rigidez de las paredes celulares puede facilitar un bajo potencial hídrico, suficiente para mantener el gradiente entre el suelo y la planta. Clifford *et al.* (1998) señalan las ventajas de paredes inelásticas sobre las elásticas, y cómo las primeras se relacionan con el AO, a diferencia de Fan *et al.* (1994) quienes relacionan el mantenimiento del turgor celular sin mayor ajuste osmótico en especies leñosas. Con sequía se reduce el espacio intermolecular, asociado a una menor actividad enzimática (Clifford *et al.*, 1998) manteniendo la función metabólica durante el estrés hídrico. Ésto condiciona una reducción en la síntesis de proteínas estructurales, como en las acuaporinas de la membrana celular, responsables del transporte de agua (Maurel y Chrispeels, 2001).

La reducción del ψ_p asociada a un bajo valor de Ψ , podría explicarse en función del menor tamaño celular, el engrosamiento y la rigidez de paredes celulares que condiciona un alto módulo de elasticidad volumétrico y, por tanto, menor elasticidad de paredes celulares. En consecuencia, el mantenimiento del turgor celular estaría relacionado con el AO y con cambios en la elasticidad de paredes celulares. En este sentido, la disminución en la relación PT/PS en plantas estresadas de campo, favorece el flujo osmótico del agua hacia las raíces.

Asociación entre ψ_{sh} , AO y rendimiento

Los valores de ψ_{sh} fueron más bajos en todos los genotipos sometidos a estrés hídrico en campo e invernadero, con una diferencia promedio de -0.2 y de -0.3 MPa (Figura 2). HongBo *et al.* (2006) señalan que los principales reguladores osmóticos en trigo son los azúcares solubles, prolina y ión potasio. Si se considera uno de los genotipos de invernadero (Genotipo 12), alcanzó una tasa de acumulación de solutos equivalente a $54.2 \text{ mosmol kg}^{-1} \text{ d}^{-1}$, que en términos de potencial de solutos fue igual a -0.26 MPa d^{-1} . En campo, el mismo genotipo sólo alcanzó una tasa de acumulación de solutos equivalente a 0.030 MPa d^{-1} . Esta baja tasa de solutos estaría relacionada con la mayor capacidad de ajuste osmótico observada en los genotipos de campo. Los valores de AO inferidos a partir del ψ_{sh} mostraron una alta variación genotípica, desde 0.01 (Genotipo 64) a 0.6 MPa (Genotipo 12) en campo (Figura 2). De manera similar, en invernadero los valores de AO fluctuaron entre 0.00 (Genotipo 147) y 0.43 MPa (Genotipo 66).

Al relacionar los genotipos con su capacidad de AO en ambos ambientes la tendencia fue similar, pero más baja en invernadero. El AO es una respuesta

to the accumulation of solutes. Therefore, what would occur in greenhouse genotypes is a rapid dehydration not associated to a higher OA. The capacity of osmotic adjustment was higher in the field genotypes.

The treatment effect determined in the field a lowering of the ψ_s *in situ*, and of the ψ_{sh} and the reduction of the relation TW/DW. The differences observed in the relation TW/DW seem to demonstrate a greater cellular volume in all of the greenhouse genotypes, compared to those of the field, which could explain the value 3% higher of the RWC. This would indicate that changes in volume are a response to the extracellular changes of the solutes potential (Zonia and Munnik, 2004). The reduction of the relation TW/DW in the field would condition smaller cell size and thickening of cell walls. The increase of the wall components would be related to the maintenance of the integrity of the cell membranes against the effect of drought. The rigidity of the cell walls could facilitate a low water potential, sufficient to maintain the gradient between the soil and the plant. Clifford *et al.* (1998) point out the advantages of inelastic walls over elastic ones, and how the former are related to OA, as opposed to Fan *et al.* (1994), who relate the maintenance of cell turgor without higher osmotic adjustment in woody species. With drought the intermolecular space is reduced, associated with a lower enzymatic activity (Clifford *et al.*, 1998) maintaining the metabolic function during water stress. This conditions a reduction in the synthesis of structural proteins, as in the aquaporines of the cell membrane, responsible for water transport (Maurel and Chrispeels, 2001).

The reduction of the ψ_p associated to a low value of Ψ , could be explained as a function of the smaller cell

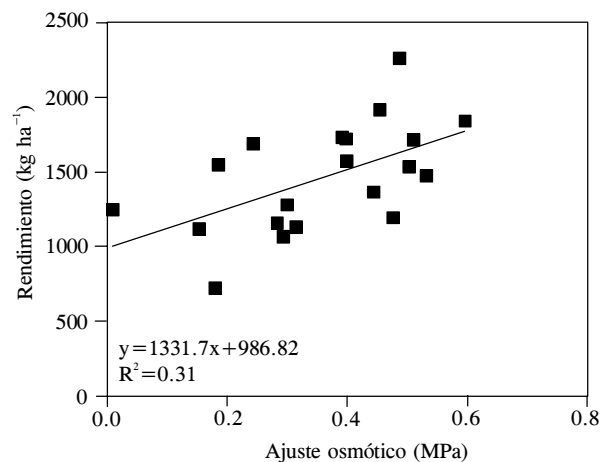


Figura 2. Relación entre ajuste osmótico y rendimiento del ensayo no regado medido en campo.

Figure 2. Relationship between osmotic adjustment and yield of the non-irrigated assay measured in the field.

inducida y su grado de expresión es afectado por la duración de la falta de agua durante el ciclo del cultivo (Glinka y Ludlow, 1992; Basnayake *et al.*, 1996). Estos autores sugieren que la humedad disponible en el suelo y la demanda evaporativa atmosférica sobre el cultivo podría afectar el desarrollo del déficit hídrico experimentado por un cultivo durante su ciclo de vida. Jones y Rawson (1979) demostraron que no hubo acumulación de solutos en sorgo cuando la TDDH alcanzó un valor de 1.2 MPa d⁻¹.

Sin embargo, TDDH menores, de 0.15 a 0.70 MPa d⁻¹, resultan en iguales tasas de AO (0.6 MPa). Tasas rápidas de desecamiento muestran menores niveles de expresión del AO. Glinka y Ludlow (1992) encontraron que la expresión del AO en sorgo fue más baja en invernadero que en campo. Ellos sugieren que en invernadero no puede mantenerse una demanda evaporativa uniforme. Por tanto, en condiciones de rápida TDDH no se alcanzará la tasa máxima de expresión del AO. El rápido desarrollo del déficit hídrico puede impedir la síntesis y translocación de solutos osmóticos; así, la tasa de aumento en AO es incapaz de balancear la tasa de disminución del potencial hídrico (Basnayake *et al.*, 1996). Una reducida tasa de desarrollo del déficit hídrico podría favorecer la expresión del AO y minimizar la caída en el CRA por unidad de reducción del potencial hídrico foliar. De manera similar, Kusaka *et al.* (2005) señalan la necesidad de imponer gradualmente el déficit hídrico para detectar AO. Esta observación sugiere que condiciones que resultan en un gradual y uniforme déficit hídrico son más favorables para la expresión de diferencias genéticas en la capacidad de ajustarse osmóticamente. Así, los valores de AO deberían interpretarse en función del modelo temporal de imposición del déficit hídrico.

En la Figura 3 se observa la relación positiva entre el ajuste osmótico y el rendimiento en campo ($p \leq 0.05$). El AO medido en campo fue un buen estimador de la producción en granos de invernadero. En campo e invernadero, la relación entre peso de mil granos y el ajuste osmótico fue positiva pero no significativa. Una tendencia similar se observó en la relación número de granos por espiga; esta fue significativa en campo. En los genotipos bajo estrés del invernadero se registró una tendencia similar, es decir, positiva pero no significativa, lo que demostraría la escasa dependencia del peso de granos del ajuste osmótico. Esto se explica, en gran medida, por el elevado coeficiente de variación (58%) del valor de AO. Al relacionar el valor del AO de genotipos de campo con la producción en granos de invernadero, el coeficiente de determinación fue 0.58 ($p \leq 0.01$) (Figura 3). Los genotipos de mayor AO en campo fueron el 12, 95, 141 y 80; en invernadero, los genotipos que mostraron alto AO fueron el 66, 122 y 12.

size, the thickening and rigidity of cell walls that conditions a high module of volumetric elasticity, and therefore less elasticity of cell walls. Consequently, the maintenance of cell turgor would be related to OA and with changes in the elasticity of cell walls. In this sense, the reduction in the relation TW/DW in stressed field plants, favors the osmotic flow of the water toward the roots.

Association between ψ_{sh} , OA and yield

The values of ψ_{sh} were lower in all of the genotypes subjected to water stress in the field and the greenhouse, with an average difference of -0.2 and of -0.3 MPa (Figure 2). HongBo *et al.* (2006) point out that the principal osmotic regulators in wheat are the soluble sugars, praline and potassium ion. If one of the greenhouse genotypes is considered (Genotype 12), it reached an accumulation rate of solutes equivalent to 54.2 mosmol kg⁻¹ d⁻¹, which in terms of solutes potential was equal to -0.26 MPa d⁻¹. In the field, the same genotype only reached a solutes accumulation rate equivalent to 0.030 MPa d⁻¹. This low rate of solutes would be related to with the higher capacity of osmotic adjustment observed in the field genotypes. The OA values inferred from the ψ_{sh} showed a high genotypic variation, from 0.01 (Genotype 64) to 0.6 MPa (Genotype 12) in the field (Figure 2). Similarly, in the greenhouse the OA values fluctuated between 0.00 (Genotype 147) and 0.43 MPa (Genotype 66).

When the genotypes were related with their OA capacity in both environments the tendency was similar, but lower in the greenhouse. The OA is an induced response and its degree of expression is affected by the duration of the lack of water during the crop cycle (Glinka and Ludlow, 1992; Basnayake *et al.*, 1996). These authors suggest that the moisture available in the soil and the atmospheric evaporative demand on the crop could affect the development of the water deficit experienced by a crop during its life cycle. Jones and Rawson (1979) demonstrated that there was no accumulation of solutes in sorghum when the WDDR reached a value of 1.2 MPa d⁻¹.

However, lower WDDR, from 0.15 to 0.70 MPa d⁻¹, result in equal OA rates (0.6 MPa). Rapid drying rates show lower levels of expression of OA. Glinka and Ludlow (1992) found that the expression of OA in sorghum was lower in the greenhouse than in the field. They suggest that in the greenhouse, a uniform evaporative demand can not be maintained. Therefore, under conditions of rapid WDDR, the maximum rate of OA expression will not be reached. The rapid development of the water deficit may impede the synthesis and translocation of osmotic solutes, thus the

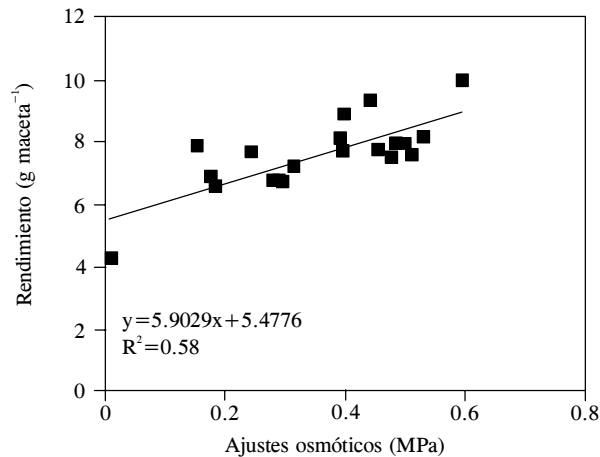


Figura 3. Relación entre ajuste osmótico medido en el campo y producción de grano en invernadero.

Figure 3. Relationship between osmotic adjustment measured in the field and grain production in the greenhouse.

Por tanto, es importante definir claramente el medio de evaluación para determinar los valores absolutos del AO. Según Turner y Jones (1980), el grado de déficit hídrico se relaciona positivamente con la magnitud de AO, y el máximo AO depende de la especie. En los veinte genotipos estudiados el límite para AO fue 0.6 MPa, significativamente menor que lo observado por Morgan (1977) de que el límite de AO para diversos genotipos de trigo puede ser 2.0 MPa. Los resultados del presente estudio muestran que el AO en los 20 genotipos no superó 1.0 MPa, valores comparables a los obtenidos por Turner y Jones (1980) en sorgo con una variación de 0.5 a 0.8 MPa.

La mayor capacidad de AO en los genotipos de campo no fue producto de acondicionamiento o pre-estrés, sino el efecto de un gradual desecamiento del suelo. A diferencia de lo que ocurrió en invernadero, donde las plantas bajo estrés hídrico se regaron y, en consecuencia, se produjo una dilución de solutos inducidos por el déficit hídrico. Por tanto, la osmo-regulación por acumulación de solutos no fue permanente y desapareció cuando las plantas se regaron. Los solutos acumulados, como resultado del pre-estrés, se diluyen si no se da simultáneamente un déficit hídrico. El rápido desarrollo del déficit hídrico en invernadero puede impedir o detener la síntesis y translocación de solutos osmóticamente activos, de tal manera que la tasa de aumento del AO es incapaz de balancear la tasa de disminución del potencial hídrico total. Esto explica los bajos valores de AO en invernadero y la nula relación entre AO y rendimiento; no así en campo. Aún más, los valores de AO registrados en campo presentan una estrecha relación con el rendimiento de los genotipos de invernadero en estrés. Con una rápida

rate of increase in OA is incapable of balancing the rate of reduction of water potential (Basnayake *et al.*, 1996). A reduced rate of development of water deficit could favor the expression of the OA and minimize the drop in the RWC per unit of reduction of the foliar water potential. Similarly, Kusaka *et al.* (2005) indicate the need to gradually impose water deficit to detect OA. This observation suggests that conditions that result in a gradual and uniform water deficit are more favorable for the expression of genetic differences in the capacity to adjust osmotically. Thus, the values of OA should be interpreted as a function of the temporal of imposition of water deficit.

In Figure 3, the positive relationship between osmotic adjustment and yield in the field is observed ($p \leq 0.05$). The OA measured in the field was a good estimator of the grain production of the greenhouse. In the field and in the greenhouse, the relationship between the weight of one thousand grains and osmotic adjustment was positive but not significant. A similar trend was observed in the relation number of grains per spike; this was significant in the field. In the genotypes under stress in the greenhouse, a similar trend was registered, that is, positive but not significant, which would demonstrate the low dependence of grain weight on osmotic adjustment. This is explained, to a great extent, by the high coefficient of variation (58%) of the OA value. When the OA value of field genotypes was related to grain production in the greenhouse, the determination coefficient was 0.58 ($p \leq 0.01$) (Figure 3). The genotypes of higher OA in the field were 12, 95, 141 and 80; in the greenhouse, the genotypes that showed high OA were 66, 122 and 12.

Therefore, it is important to clearly define the means of evaluation to determine the absolute values of OA. According to Turner and Jones (1980), the degree of water deficit is positively related to the magnitude of OA, and the maximum OA depends on the species. In the twenty genotypes studied, the limit for OA was 0.6 MPa, significantly lower than what was observed by Morgan (1977), that the limit of OA for diverse wheat genotypes can be 2.0 MPa. The results of the present study show that the OA in the 20 genotypes was not over 1.0 MPa, values comparable to those obtained by Turner and Jones (1980) in sorghum, with a variation of 0.5 to 0.8 MPa.

The higher capacity of OA in the field genotypes was not a product of conditioning or pre-stress, but rather the effect of a gradual dehydration of the soil. This was contrary to what occurred in the greenhouse, where the plants under water stress were watered, and consequently, a dilution of solutes was produced induced by the water deficit. Therefore, the osmo-regulation from accumulation of solutes was not permanent and

imposición del déficit hídrico no se observará un valor máximo de AO. Entonces, con un déficit hídrico gradual y uniforme se expresarán las diferencias genéticas en la capacidad de ajustar osmóticamente.

Se reconoce que existe variabilidad genética en este carácter como se ha demostrado en trabajos similares, y se concluye que existe interacción genotipo ambiente para la expresión del AO máximo. Esta información tiene implicaciones prácticas cuando el AO se considera como un criterio de selección para condiciones de pluviometría limitada, y debe considerarse en la definición de ambientes óptimos para mejoramiento.

CONCLUSIONES

De acuerdo con los resultados de este estudio, se concluye que el AO medido en invernadero no es un buen estimador del AO de genotipos de trigo establecidos en campo. El AO medido en campo se correlacionó positiva y significativamente con el rendimiento; por tanto, se rechaza la hipótesis planteada. El rendimiento de los genotipos en campo y la producción de granos en invernadero en condición de estrés hídrico mostró una fuerte disminución en ambos ambientes. Sin embargo, el AO medido en campo se correlacionó con la producción de granos en los genotipos de invernadero. El Genotipo 12 presentó los mayores rendimientos en estrés, en campo e invernadero, y mostró el valor más alto de AO en campo.

AGRADECIMIENTO

Trabajo financiado por Proyecto FONDECYT 1990787.

LITERATURA CITADA

- Abebe T., A. C. Guenzi, B. Martin, and C. Cushman. 2003. Tolerance of mannitol-accumulating transgenic wheat to water stress and salinity. *Plant Physiol.* 131: 1748-1755.
- Babu, CH. R., P. M. Safiullah, A. Blum, and H. T. Nguyen. 1999. Comparison of measurement method of osmotic adjustment in rice cultivars. *Crop Sci.* 39: 150-158.
- Barrs, H. D. and P. E. Weatherley. 1962. A re-examination of the turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Aust. J. Biol. Sci.* 15: 413-428.
- Basnayake, J., M. Cooper, R. G. Henzell, and M. M. Ludlow. 1996. Influence of rate of development of water deficit on the expression of maximum osmotic adjustment and desiccation tolerance in three grain sorghum lines. *Field Crop Res.* 49: 65-76.
- Bussis, D., and D. Heineke. 1998. Acclimation of potato plants to polyethylene glycol-induced water deficit II. Contents and subcellular distribution of organic solutes. *J. Exp. Bot.* 49: 1361-1370.
- Chimenti, C., M. Marcantonio, and A. Hall. 2006. Divergent selection for osmotic adjustment results in improved drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) in both early growth and flowering phases. *Field Crop Res.* 95: 305-315

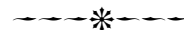
disappeared when the plants were watered. The accumulated solutes, as a result of pre-stress, are diluted if water stress does not occur simultaneously. The rapid development of water stress in the greenhouse can impede or detain the synthesis and translocation of osmotically active solutes, so that the increase rate of OA is incapable of balancing the reduction rate of the total water potential. This explains the low values of OA in the greenhouse and the null relationship between OA and yield; but not in the field. Moreover, the values of OA registered in the field present a close relationship with yield of the greenhouse genotypes under stress. With a rapid imposition of water deficit, a maximum value of OA will not be observed. Therefore, with a gradual and uniform water deficit, the genetic differences will be expressed in the capacity to adjust osmotically.

It is recognized that genetic variability exists in this character as has been demonstrated in similar studies, and it is concluded that there is genotype environment interaction for the expression of the maximum OA. This information has practical implications when the OA is considered as a selection criterion for conditions of limited pluviometry, and should be considered in the definition of optimum breeding environments.

CONCLUSIONS

According to the results of this study, it is concluded that the OA measured in the greenhouse is not a good estimator of the OA in wheat genotypes established in the field. The OA measured in the field was positively and significantly correlated with yield; therefore, the initial hypothesis is rejected. The yield of the genotypes in the field and the grain production in the greenhouse under water stress conditions showed a strong reduction in both environments. However, the OA measured in the field was correlated with grain production in the greenhouse genotypes. Genotype 12 presented the highest yields under stress, in the field and in the greenhouse, and showed the highest OA value in the field.

—End of the English version—



- Clifford, S., S. Arndt, J. Corlett, S. Joshi, N. Sankhla, M. Popp, and H. Jones. 1998. The role of solute accumulation, osmotic adjustment and changes in cell wall elasticity in drought tolerance in *Ziziphus mauritania* (Lamk). *J. Exp. Bot.* 49: 867-877.
- Comisión Nacional de Riego. 1981. Estudio de Suelos del Proyecto Maipo IV. Ministerio de Agricultura. Santiago, Chile. pp: 604-802.
- El Hafid, R., D. Smith, M. Karrou, and K. Samir. 1998. Physiological responses of spring durum wheat cultivars to early-seasons

- drought in a Mediterranean environment. *Ann. Bot.* 81: 363-370.
- Fan, S., T. Blake, and E. Blumwald. 1994. The relative contribution of elastic and osmotic adjustment to turgor maintenance in woody species. *Physiol. Plant.* 90: 408-413
- Glinka, Z., and M.M. Ludlow. 1992. Comparative osmotic adjustment to water deficit in Texas 671 and E57. *In: Proc. 2nd Aust. Sorghum Conf. Fosle. M.A., RG Henzell, and P.N. Vance (eds.). Australian Institute of Agricultural Science. Melbourne, Australia.* pp: 316-325.
- Hsiao, T., E. Acevedo, E. Fereres, and D. Henderson. 1976. Water stress, growth, and osmotic adjustment. *Philos. Trans. R. Soc London, B* 479-500.
- HongBo, S., L. ZongSuo, and S. MingAn. 2006. Osmotic regulation of 10 wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes at soil water deficits. *Colloids and Surf. Biointerfaces* 47 (2): 132-139.
- Jones, M., and H. 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.
- Kusaka, M., A. García, and T. Fujimura. 2005. The maintenance of growth and turgor in pearl millet (*Pennisetum glaucum* L.) cultivars with different root structures and osmo-regulation under drought stress. *Plant Sci.* 168:1-14
- Lilley, M., and M. M. Ludlow. 1998. Expression of osmotic adjustment and dehydration tolerance in diverse rice lines. *Field Crop Res.* 48: 185-197.
- Maurel, C., and M.J. Chrispeels. 2001. Aquaporins, a molecular entry into plant water relations. *Plant Physiol.* 125: 135-138.
- Michigan State University. 1988. MSTAT-C. A software program for the design, management and analysis of agronomic research experiments. *In: R. F. Freed (ed.). Department of Crop Soil Sciences and Department of Agricultural Economic. Michigan State University. Michigan, USA.* 386 p.
- Moinuddin, J., and R. Khanna-Chopra. 2004. Osmotic adjustment in Chickpea in relation to seed yield and yield parameters. *Crop Sci.* 44:449-455.
- Morgan, J. M. 1977. Differences in osmoregulation between wheat genotypes. *Nature* 270: 234-235.
- Morgan, J. M. 1983. Osmoregulation as a selection criterion for drought tolerance in wheat. *Aust. J. Agric. Res.* 34: 607-614.
- Morgan, J. M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35: 299-319.
- Morgan, J. M. 1995. Growth and yield of wheat lines with different osmoregulative capacity at high soil water deficit in seasons of varying evaporative demand. *Field Crop Res.* 40: 145-152.
- Morgan, J. M., and A. G. Condon. 1986. Water use, grain yield and osmoregulation in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* 13: 523-532.
- Munns, R. 1988. Why measure osmotic adjustment? *Aust. J. Plant Physiol.* 15: 717-726.
- Santamaria, J. M., M. M. Ludlow, and S. Fukai. 1990. Contribution of osmotic adjustment to grain yield in *Sorghum bicolor* (L.) Moench under water limited conditions I. Water stress before anthesis. *Aust. J. Agric. Res.* 41: 52-65.
- Santibañez, F., and J.M. Uribe. 1990. Atlas Agroclimático de Chile Regiones V y Metropolitana. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales. Santiago, Chile. 65 p.
- Schollander, P. F., H. T. Hammel H. T, E. D. Bradstreet, and E. A. Hemmingsen. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* 148: 339-346.
- Turner, N. C., and M. M. Jones. 1980. Turgor maintenance by osmotic adjustment. A review and evaluation. *In: Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress. Turner N. C., and P. K. Kramer (eds). Wiley Interscience Publication. New York, NY.* pp: 38-42.
- Zonia, L., and T. Munnik. 2004. Osmotically induced cell swelling versus cell shrinking elicits specific changes in phospholipids signals in Tobacco pollen tubes. *Plant Physiol.* 134: 813-823.