

Crecimiento y relaciones con el agua, de la planta joven de trigo sometida a condiciones de sequía¹

A. SORIANO²

(Recibido: 14 de abril de 1970)

RESUMEN

Se estudiaron las respuestas del crecimiento y de las relaciones con el agua de una planta sometida a condiciones de creciente "stress" hídrico, utilizando para ello un sistema muy simplificado: la planta joven de trigo, con una hoja expandida y con su raíz seminal central solamente. Los resultados muestran que la hoja responde con una rápida disminución de crecimiento al descender su contenido relativo de agua y su transpiración. En la raíz, en cambio, un déficit de saturación importante en el extremo apical y un contenido relativo de agua muy bajo en la porción basal no alcanzan a tener influencia sobre el crecimiento. Las condiciones de creciente "stress" hídrico provocan presumiblemente cambios en la región apical de la raíz, que se ponen de manifiesto en la evolución distinta, en las plantas tratadas y en las testigo, de: el peso seco y la cantidad de agua por unidad de peso seco, tanto en condiciones de saturación, como de equilibrio con una atmósfera con potencial agua muy bajo. Estos cambios influyen sin duda sobre la capacidad del ápice para continuar su crecimiento con un ritmo casi normal, en condiciones de bajo potencial agua en el sustrato. Por otra parte, a medida que el frente de sequía avanza hacia abajo en el sustrato, la porción basal de la raíz, en una extensión creciente, alcanza déficits de saturación muy elevados. Puede esperarse, bajo estas condiciones, que las resistencias al movimiento del agua hacia la parte aérea crezcan proporcionalmente y contribuyan a mantener la hidratación del ápice radical en condiciones compatibles con un crecimiento cercano al de los testigos.

SUMMARY

Growth and water-relationships responses of a plant submitted to an increasing water stress have been studied, using a rather simple system: the young plant of wheat with an expanded leaf and only the central seminal root. The results show that the leaf responds with a rapid decrease in growth rate as the relative amount of water and the transpiration diminish, while in the root, a rather high saturation deficit at the apex and a very low relative water content at the base portion, do not show any influence on growth rate. Conditions of increasing water stress are likely to determine physiological changes in root apex, revealed by a different evolution, in treated plants and in the controls, of: dry weight and water content per unit dry weight, both when the tissues are water saturated and when in equilibrium with an atmosphere with a low water potential. Those changes are likely to influence in maintaining root growth at a normal rate under conditions of low water potential in the substrate. On the other hand, as the drought front extends downward in the substrate, an increasing portion of the root develops very high saturation deficits. Under these conditions it can be expected that high resistances to water movement to the upper part of the plant are developed, contributing to maintain the hydration of the apical region of the root in a condition that allows growth to keep at a rate similar to the controls.

¹ Realizado con subsidios otorgados por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.

² Profesor titular del Departamento de Biología y Ecología, orientación Fisiología Vegetal y Fitogeografía, Facultad de Agronomía y Veterinaria, Universidad de Buenos Aires.

INTRODUCCION

El crecimiento de las plantas es un proceso integrado (KURSANOV, 1961) y los factores del ambiente que de distintos modos lo influyen, ejercen su acción a través de una intrincada trama de relaciones causa-efecto.

BROUWER (1966) ha presentado un cuadro general de esas relaciones en lo que concierne a gramíneas y cereales sometidos a condiciones de baja disponibilidad de agua.

A medida que disminuye el ψ_{sustr} en el que una planta vive, el ψ_{pl} comienza inexorablemente a descender (SLATYER, 1967). Esta disminución provoca en el sistema planta una serie de cambios físicos que, directamente, o indirectamente a través de las vías del metabolismo, alteran el crecimiento y las estructuras en las que dicho crecimiento tiene lugar. Esos cambios, a su vez, pueden modificar las relaciones de la planta con el agua.

MILTHORPE (1960) ha resumido en forma de principios generales, las sucesivas respuestas de una planta sometida a "stress" hídrico, basándose en los datos experimentales disponibles. Estos principios generales toman a la planta como un todo y constituyen necesariamente una simplificación de los fenómenos que en ella se producen.

Las respuestas de los diferentes órganos y procesos de una planta, a través de un período de disminución del ψ_{sustr} , difieren en calidad y cantidad (GATES, 1955). El estudio experimental de muchas de esas variaciones, en un sistema muy complejo como es una planta adulta entera, ofrece muy serias dificultades (GARDNER y NIEMAN, 1964).

En nuestro laboratorio hemos tratado de llevar a cabo este tipo de análisis empleando el sistema más simple posible. Se utilizó la planta joven de trigo con una sola hoja expandida y sólo la raíz seminal central. El objeto de este trabajo es describir los resultados obtenidos en una serie de experimentos en los que se estudió el crecimiento de la hoja y de la raíz y algunos aspectos de las relaciones con el agua, en plantas sometidas a condiciones de creciente "stress" hídrico.

MATERIALES Y METODOS

Los granos de trigo del cultivar Klein Rendidor fueron desinfectados en una solución de hipoclorito de calcio al 1% y lavados luego con agua. Se

los colocó a germinar en cajas de material plástico sobre papel de filtro saturado de agua y a 20°C en oscuridad. Cuando la raíz seminal central alcanzó aproximadamente 2 cm de largo, se procedió a cortar las dos laterales y en ese momento las plántulas fueron colocadas en los tubos de crecimiento. Estos consisten en tubos de vidrio de 17

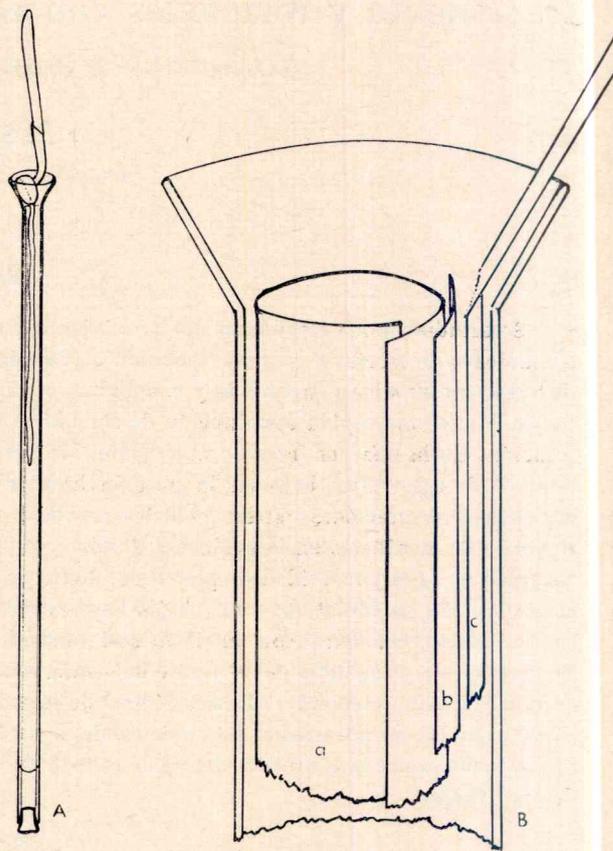


Fig. 1. — A, Tubo de cría; B, Detalle del extremo superior del tubo de cría en el que se ve la tela de celulosa que reviste por dentro el tubo (a), la tirilla del mismo material, para la determinación del potencial agua en el perfil (b) y la mecha que emerge del tubo, para acelerar la pérdida de agua (c).

cm de largo y 3 mm de diámetro interior, con su extremo superior expandido en forma de embudo (Fig. 1). Dicho embudo sirve para alojar el grano y también para mantener el tubo suspendido en un soporte. La pared interior del tubo es revestida con una delgada tela de celulosa. En la base del tubo, cerrada con un tapón de silicona, se coloca un pequeño volumen de agua destilada. De este modo la tela de celulosa se mantiene saturada de agua, proveyendo así un sustrato inerte y húmedo para el crecimiento de la raíz.

Los tubos de crecimiento eran colocados, en número de diez, en bolsitas de polietileno transparente y éstas sumergidas en un baño termostático, suspendidas en un soporte con una ranura longitudinal por la cual emergían, por sobre la superficie del agua, los bordes de la bolsita de polietileno y los pequeños embudos de los tubos de crecimiento. La misión de la bolsa de polietileno era evitar la inundación de tubos de crecimiento por una falla en los tapones de silicona. Durante el desarrollo de cada experimento los tubos testigo eran mantenidos con agua en la base, a fin de asegurar la saturación del sustrato. Para los tratamientos de sequía, se sacaba el tapón de la base y se dejaba drenar el agua de los tubos sobre papel absorbente; luego se introducía una tirilla de papel secante de 2 mm de ancho y 4 cm de largo, entre la tela de celulosa y la pared de vidrio, en el extremo superior del tubo (Fig. 1). Esta tirilla, con una porción de 1 cm en contacto con la tela de celulosa servía como mecha, para acelerar la desecación del sustrato. Inmediatamente después de introducida del modo indicado, la tirilla era saturada con agua a fin de obtener las mejores condiciones de continuidad en la capilaridad.

Los experimentos fueron llevados a cabo en un cuarto con aire acondicionado en el que la temperatura era mantenida a $21^{\circ}\text{C} \pm 1,5^{\circ}$. El baño termostático en el que crecían las plantas se hallaba a 25°C . Durante los experimentos las plantas fueron cultivadas con luz constante. Se utilizó como fuente una lámpara HPLA, con una irradiancia, a la altura de las hojas, de 4×10^4 erg. cm^{-2} .

Los tubos de crecimiento con sus plantas son de fácil manipulación para los fines de la medición del crecimiento de la raíz y la hoja, y del ritmo transpiratorio. El crecimiento radical fue medido bajo un lupa binocular, colocando el tubo en una posición fija, adosado al borde de una reglilla graduada hasta 0,5 mm. Para medir el crecimiento de la hoja, se la introducía en un tubo de vidrio hasta que el borde inferior de éste, que coincidía con el cero de la reglilla, apoyaba sobre la abertura del tubo de crecimiento.

La transpiración fue medida por pesadas. Antes de pesar los tubos con las plantas, la abertura superior fue sellada, alrededor de la base del coleoptilo, mediante una banda de látex. Se utilizó una balanza monoplato que permitía pesar hasta 0,1 mg. La cantidad de agua transpirada fue calculada sobre la base del peso fresco, determinado al

finalizar el período de 2 horas utilizado para la medición de la transpiración. Los cambios en la geometría de la hoja, provocados por la pérdida de agua, hacen que el cálculo sobre la base del área foliar no sea aconsejable.

Para la determinación de R, el contenido relativo de agua (WARREN WILSON, 1967), se empleó la técnica descrita por WEATHERLEY y modificada por BARRS (1962). En el caso de la hoja, se cortó 1 cm en el extremo apical; en el caso de la raíz, además de 1 cm en el extremo apical, otro segmento de 1 cm se extrajo a 1 cm por debajo de la base radical. En ambos casos, los segmentos fueron inmediatamente pesados en una balanza de torsión, hasta 0,01 mg. Después de pesados se los colocó en agua destilada. Los segmentos de raíz fueron mantenidos en heladera a 5°C , en oscuridad, durante dos horas. En el caso de segmentos de hoja se los mantuvo el mismo tiempo bajo un panel de luz fluorescente, a 21°C .

Para determinar el potencial agua a lo largo del perfil de la tela de celulosa que servía como sustrato en los tubos de crecimiento se utilizó la siguiente técnica. Se colocó una tirilla de 2 mm de ancho del mismo material, a todo lo largo del tubo, entre la pared del mismo y la tela de celulosa que lo revestía (Fig. 1). En el momento de la cosecha, la tirilla era extraída del tubo por la abertura superior e inmediatamente colocada en el fondo del pliegue de una hoja rectangular de papel de aluminio de 4 cm de ancho y del mismo largo que la tirilla, doblada en dos a lo largo de la línea central. Los dos bordes longitudinales de la hoja plegada eran doblados sobre sí mismos. La hoja plegada era cortada en secciones de 2,5 cm de largo. Cada una de las secciones era inmediatamente envuelta en otro pedazo de papel de aluminio. Los segmentos de la tirilla eran extraídos de la envoltura, pesados hasta 0,01 mg en balanza de torsión y secados hasta peso constante en estufa a 80°C para determinar el contenido de agua. Por otra parte, se determinó la curva de retención de la tela de celulosa empleada, hasta una presión de 15 atmósferas, utilizando un plato y una olla de presión (RICHARDS, 1949).

Los experimentos consistían en someter a las plantas a condiciones de "stress" crecientes, manteniendo las mechas de evaporación durante 5, 25 ó 51 horas. Al finalizar cada uno de estos períodos se registraba el incremento en la longitud de la raíz y de la hoja, producido en el lapso de dos horas, en

diez plantas; se medía además la transpiración producida durante el mismo lapso. Transcurrido dicho período de dos horas las plantas eran cosechadas para la determinación del contenido relativo de agua de la raíz y de la hoja, el peso seco de la raíz y de la hoja y el potencial agua en el perfil del sustrato, de acuerdo a lo ya expuesto.

Como una medida de la capacidad de los tejidos de la raíz para retener agua, se determinó el cambio de peso del segmento apical de la raíz colocado en una cámara con presión de vapor constante. Los segmentos eran separados de la planta cuando el crecimiento de la hoja se detenía por efecto del "stress" hídrico; al ocurrir ese fenómeno el crecimiento de la raíz aún continuaba con el mismo ritmo que en las plantas testigo. Los segmentos eran colocados en agua destilada hasta saturación de los tejidos y luego secados cuidadosamente sobre papel de filtro para eliminar el agua de la superficie. Una vez pesados eran colocados en pequeñas cámaras mantenidas en baño termostático a 20° C. En el fondo de la cámara se colocaba un poco de algodón saturado con una solución del CINa 3 M. De acuerdo con las tablas usuales, esta solución asegura, a la temperatura indicada, una atmósfera con una humedad relativa de 88,3 % que estaría en equilibrio con una solución de un potencial osmótico superior a las 250 atmósferas. Los segmentos de raíz eran pesados sucesivamente a los 30, 60 y 90 minutos, calculándose la pérdida de agua sobre la base de la diferencia de peso.

RESULTADOS

Cuatro experimentos fueron realizados según el esquema antes indicado y en todos ellos se obtuvieron típicamente las mismas respuestas. Los resultados presentados corresponden a uno de ellos.

Crecimiento.— Como puede verse en la Fig. 2, el crecimiento radical en las plantas tratadas no se diferenció del de las testigo cuando se aplicaron 5 ó 25 horas de stress; con 51 horas, los incrementos se redujeron en un 30 %. Por otro lado, el crecimiento de la hoja se modificó ya a las 5 horas de comenzado el período de sequía y prácticamente se detuvo cuanto éste se prolongó durante 25 horas.

Transpiración.— En las plantas sometidas durante 5 horas a una disponibilidad decreciente de agua no se registró una diferencia significativa de su transpiración con respecto a las plantas testigo. Después de 25 horas de stress creciente, la trans-

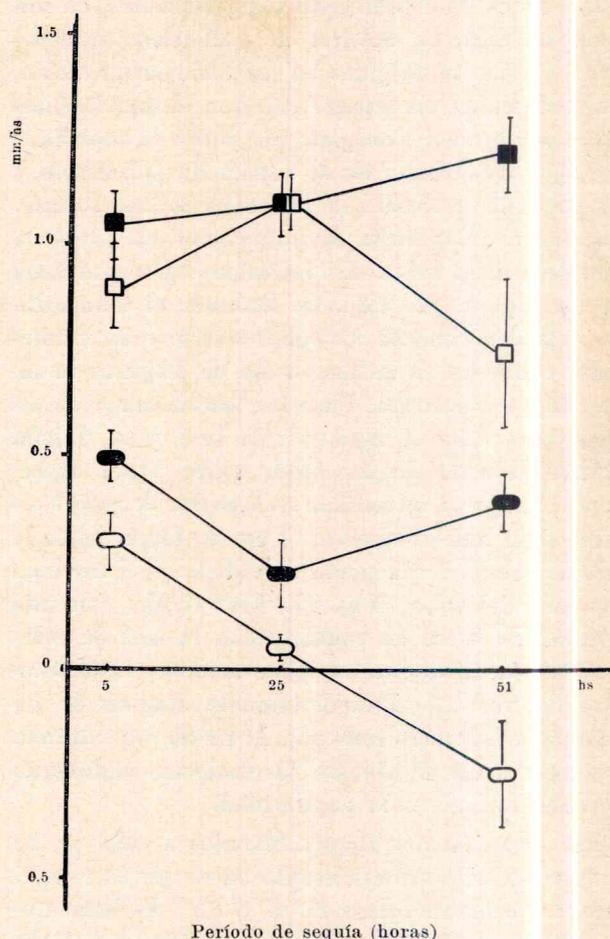


Fig. 2. — Crecimiento de la raíz □ y de la hoja ○ al final de cada uno de los períodos de sequía. Los símbolos negros corresponden al testigo y los blancos al tratamiento con sequía.

piración resultó ser un 40 % del valor en las plantas testigo. Las diferencias continuaron aumentando cuando la sequía se extendió a 51 horas (Fig. 3).

Cantidad relativa de agua (R).— Los valores de R en las hojas de las plantas tratadas diferían de los del testigo ya a las 5 horas de tratamiento. Mientras en las últimas, R se mantuvo en un valor de alrededor de 95 %, en las plantas tratadas disminuyó constantemente a través del período de desecamiento (Fig. 4).

En el extremo apical de la raíz, el valor de R en los testigos se mantuvo siempre por encima de 97 %. En el tratamiento con 5 horas de desecado, descendió algo por debajo de 90 % pero aun cuando el "stress" se prolongó durante 51 horas, dicho valor no descendió por debajo de 80 %.

Peso seco.— El peso seco de las hojas en las plantas testigo aumentó de manera constante. En

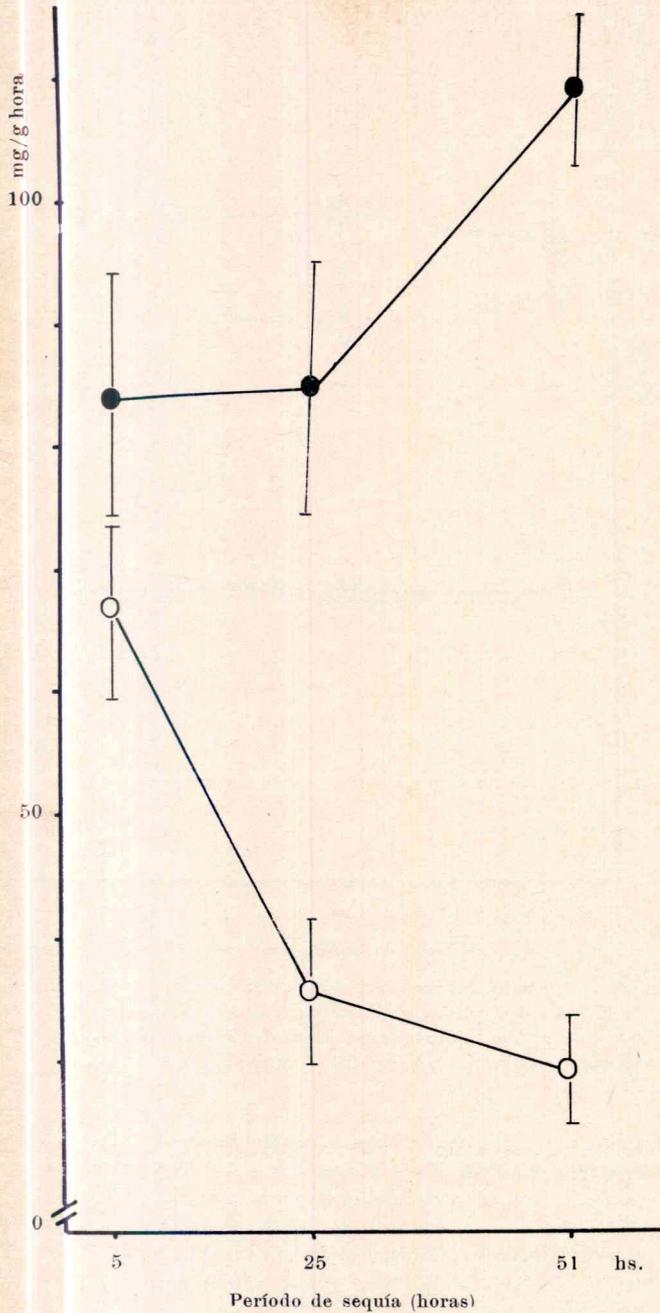


Fig. 3.— Transpiración medida al final de cada uno de los períodos de sequía. Testigo ● : Tratamiento con sequía ○

las tratadas, durante el período entre 5 y 25 horas de sequía no hubo aumento de peso seco. Después de 25 horas, la sequía provocó una notable disminución del peso seco (Fig. 5).

En las raíces no se registró diferencia significativa entre las plantas tratadas y las testigo, cuando el tratamiento fue de 5 horas, pero después de 25 horas de sequía los ápices radicales de las tratadas

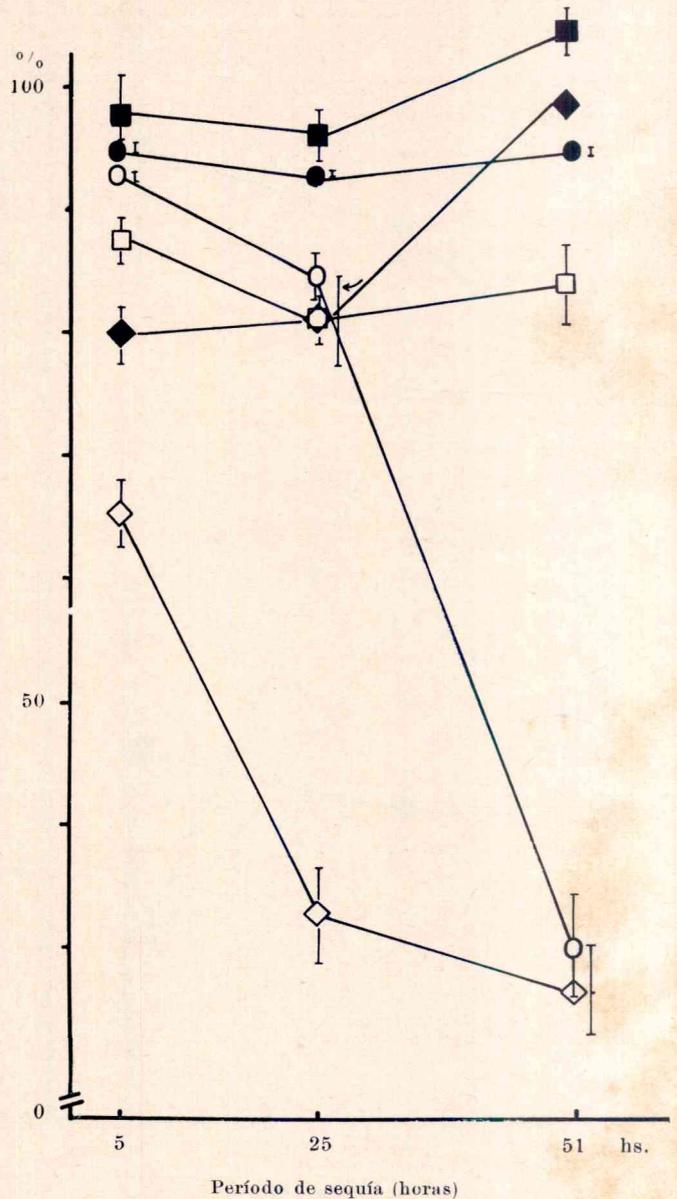


Fig. 4.— Cantidad relativa de agua (R): Hoja ○; Extremo apical de la raíz □; Porción sub-basal de la raíz ◇. Mediciones realizadas al final de cada uno de los períodos de sequía. Símbolos negros, testigo; blancos, plantas tratadas.

tenían mayor peso seco que las de las testigo ($P = 0,05-0,1$). La constancia observada en este tipo de respuesta hace deseable utilizar un número mayor de plantas en futuras experiencias. Después de 51 horas de "stress", el peso seco de los extremos radicales de las plantas tratadas disminuyó significativamente por debajo de los testigos.

Cantidad de agua en relación al peso seco (A).— Con los mismos datos obtenidos para la determinación de R, se calculó la relación entre la canti-

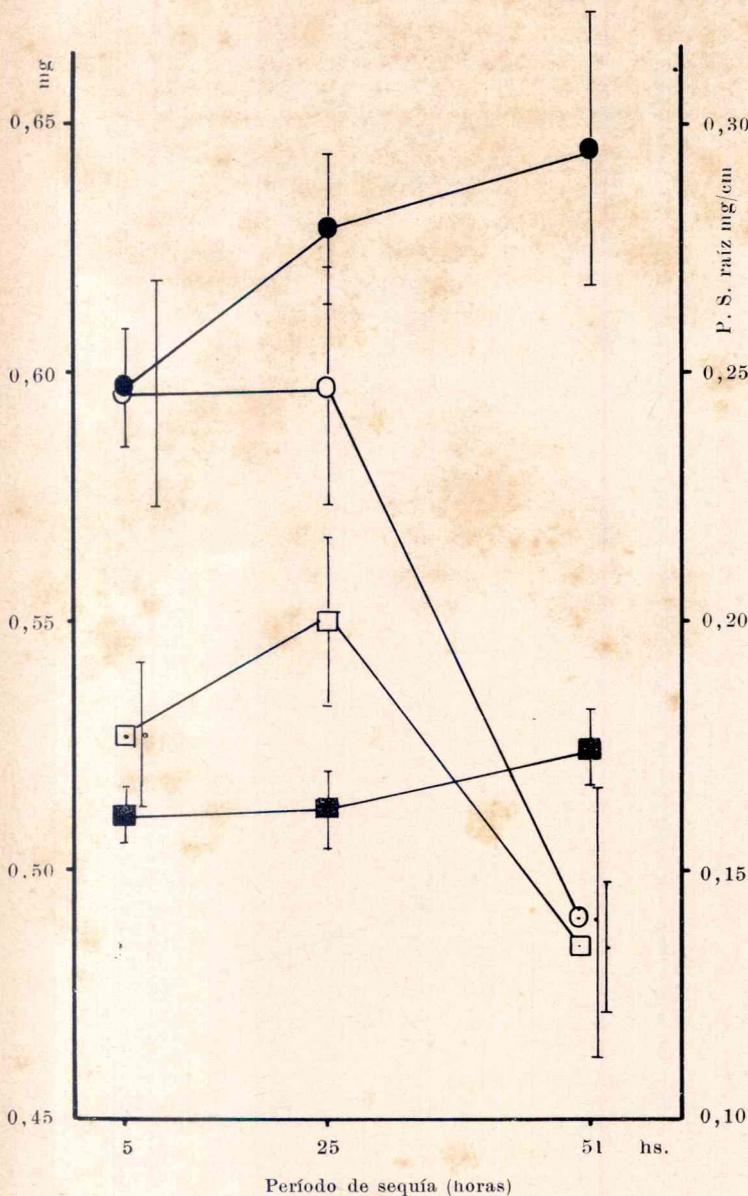


Fig. 5. — Peso seco de la porción apical (1 cm) de la hoja ○ y de la raíz □, al finalizar cada uno de los períodos de sequía. Símbolos negros, testigo; blancos, plantas tratadas.

dad de agua en el tejido saturado y el peso seco (A_t), tanto para la porción apical de la raíz como de la hoja. En la Fig. 6 puede verse que, mientras para la raíz, A_t resultó siempre menor en plantas sometidas a "stress", en el caso de la hoja el valor de ese parámetro no se apartó del de los testigos, hasta que el período de sequía no alcanzó 51 horas, momento en que las hojas habían perdido su turgencia.

En el caso del extremo apical de la raíz, la diferencia entre las plantas tratadas y las testigo se

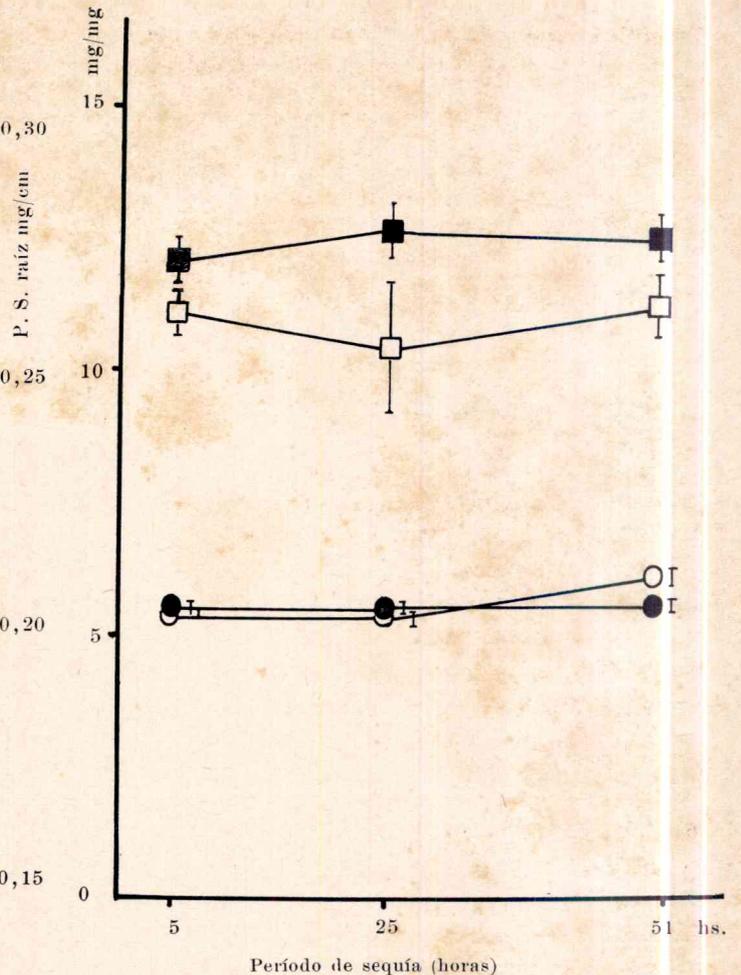


Fig. 6. — Cantidad de agua, en condiciones de saturación, por unidad de peso seco en el extremo apical de la hoja ○, y de la raíz □, al finalizar cada uno de los períodos de sequía. Símbolos negros, testigo; símbolos blancos, plantas tratadas.

CUADRO 1. — Cantidad de agua en el extremo apical de la raíz de plantas sometidas a sequía y testigos, en relación con el peso seco. Los datos corresponden a tejidos saturados, antes de ser colocados en las cámaras con presión de vapor constante, y con déficits de saturación crecientes (R decreciente) debidos a una permanencia de duración también creciente en las cámaras mencionadas.

Período en la cámara (minutos)	Testigo		Plantas tratadas		
	mg agua/mg p. s. (A)	R %	mg agua/mg p. s. (A)	R %	mg agua/mg p. s. % del T
0.....	14,8	100	13,8	100	93
30.....	10,5	61	8,9	65	84
60.....	5,9	39	4,4	31	74
60.....	2,3	14	1,0	8	43

CUADRO 2. — Cantidad de agua (%) y potencial mátrico (atm) a lo largo del perfil de la tela de celulosa, para los tres diferentes tratamientos de sequía. Los asteriscos indican la sección del perfil alcanzada por el ápice de la raíz en el momento de la cosecha

Secciones del perfil	1		2		3		4		5		6		7	
	%	atm	%	atm	%	atm	%	atm	%	atm	%	atm	%	atm
Tratamientos (período de sequía, horas)														
Testigo.....		<0,1		<0,1		<0,1		<0,1		<0,1		<0,1		<0,1
5.....	48	13,6	100	0,3	151	0,2*	142	0,2	141	0,2	141	0,2	—	—
25.....	10	>15	23	>15	17	>15	23	>15*	52	11,5	95	0,3	—	—
51.....	3	>15	6	>15	12	>15	7	>15	13	>15*	28	>15	38	>15

mantuvo para condiciones de A distintas de A_t. En el Cuadro 1 puede verse que, para trozos apicales de raíz, mantenidos en cámaras con presión de vapor constante (20° C, 88,3 % H.R.), las tres mediciones efectuadas, correspondientes a valores de R decrecientes (y sensiblemente próximos para las plantas tratadas y las testigo), dieron valores de A siempre menores para las plantas tratadas.

Perfil de agua en el sustrato. — Los cambios en la tensión del agua en el perfil del sustrato, correspondientes a cada tratamiento, han sido resumidos en el Cuadro 2. Como puede verse en él, dicha tensión se mantuvo por debajo de 0,1 atm. en todo el perfil en el caso del testigo. Después de 5 horas de desecamiento la parte superior del perfil había perdido alrededor del 90 % del agua y su potencial mátrico era de 13,6 atm., mientras que en la sección en la que crecía el ápice radical el valor era de 0,2 atm. Después de 25 horas de sequía, toda la porción del perfil en relación con la raíz tenía una tensión superior a las 15 atm., pero inmediatamente por debajo, la tensión disminuía rápidamente. En el tratamiento más severo de sequía, todo el perfil del sustrato en los tubos tenía tensiones superiores a las 15 atm.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

El "stress" provocado por la desecación del perfil determina una rápida respuesta del ritmo de transpiración. Esta respuesta revela la existencia de resistencias crecientes a lo largo del *continuum acuoso* (SLATYER, 1960), que se manifiestan también en diferencias significativas en el valor de R, con respecto a las plantas testigo. El crecien-

to de la hoja parece ser muy sensible a un estrecho rango de variaciones de R. Los resultados obtenidos indican que una disminución de un 2 % en el valor de R, con respecto al testigo, determina un 40 % de disminución en el crecimiento de la hoja. Aunque en esa etapa el ψ_{sustr} a la altura del ápice radical era de 0,3 atm., el valor de R del extremo radical era considerablemente inferior al del testigo; sin embargo, bajo estas condiciones no se registró diferencia en el crecimiento radical con respecto al testigo.

A medida que el "stress" aumentaba, después de 25 horas de desecamiento, con valores de potencial mátrico del sustrato superiores a 15 atm. en todo el perfil, la transpiración disminuyó notablemente. En esas circunstancias, el crecimiento de la hoja se detuvo, siendo el valor de R un 8,7 % inferior al del testigo. Por otra parte, en esas mismas condiciones, la diferencia entre los valores de R para la porción terminal de la raíz en las plantas tratadas y las testigo había aumentado a 15 %; el ritmo de crecimiento, sin embargo, era igual para ambas. Hasta esta etapa del período de "stress" creciente no se habían registrado aún diferencias significativas entre plantas tratadas y testigos, en cuanto al peso seco de las hojas ni a los valores de A de ese órgano. En cambio, el peso seco del extremo radical resultó significativamente mayor en las plantas tratadas y el valor de A continuó estando por debajo del de los testigos.

Las condiciones de "stress" más severas impuestas en los experimentos, que determinaron potenciales mátricos por encima de 15 atm. en todo el perfil, provocaron la pérdida de turgencia de las hojas. El valor de R descendió dramáticamente en las

hojas, alcanzando sólo el 35 % del valor de los testigos. El catabolismo predominaba sin duda en esa etapa, tal como puede concluirse de la notable disminución del peso seco. Por otro lado, A mostró un incremento del 16 % con respecto al testigo, en las hojas flácidas, efecto que puede ser atribuido a la desaparición del potencial de presión P, debido a la ruptura de membranas, entre otros cambios previsible e importantes. Sólo al alcanzar este punto, el crecimiento de la raíz resultó inferior al de las plantas testigo, pero la disminución registrada no alcanzó aún a un 50 % y no fue acompañada de un nuevo descenso en el valor de R. El peso seco, en cambio, descendió notablemente, mientras el valor de A mantuvo el nivel anterior, siempre por debajo del testigo.

En este cuadro general, un aspecto merece mención aparte. A medida que el frente de sequía progresa, el ψ_{sustr} , a la altura de la base de la raíz, declina muy rápidamente. La demanda de evaporación a ese nivel aumenta en forma continuada, hecho que se muestra en los valores muy bajos de R de la porción subbasal de la raíz. Como resultado, puede esperarse que se desarrollen en toda la porción basal de la raíz, altas resistencias al movimiento del agua hacia las partes aéreas de la planta.

A medida que el potencial agua del sustrato a la altura de la porción apical de la raíz decrece, los procesos metabólicos en sus tejidos se hallan presumiblemente sometidos a cambios de distintos tipos. Estos cambios pueden ser el resultado, no sólo de la disminución del potencial agua sino de modificaciones en los diseños de circulación de sustancias, debidas a las nuevas situaciones fisiológicas derivadas de la creciente resistencia al movimiento del agua en la base de la raíz. Puede esperarse que la nueva información obtenida por el ápice radical bajo la condición de "stress", sea rápidamente transferida por la actividad meristemática a toda la zona de crecimiento. Sobre esta base, es posible interpretar el cambio en los valores de A con respecto al testigo como el resultado de esas nuevas situaciones funcionales. Dichos cambios pueden obedecer tanto a una modificación de las fuerzas mátricas (τ) en los tejidos, como a la de e, el coeficiente de expansión (WARREN WILSON, loc. cit.). Un aumento de e (operando a través de un incremento de P, el potencial de turgencia) y un cambio en las características mátricas celulares, en el sentido de una disminución de B, el agua

ligada, contribuirían eficazmente a asegurar valores más altos de Ψ_{cel} en condiciones de bajo Ψ_{sustr} (WARREN WILSON, loc. cit.). Por otra parte, y de acuerdo con el cuadro general ya presentado, el segmento basal de la raíz, en el cual, debido a la disminución de ψ_{sustr} , las resistencias crecen, se va extendiendo en sentido acrópeto. Esta extensión acompaña al avance del frente de sequía en el perfil del sustrato, y mantiene limitada el agua disponible a una porción cada vez más pequeña de la raíz.

AGRADECIMIENTOS

En la etapa de desarrollo de los métodos empleados en este trabajo contribuyeron con su eficaz ayuda, ALBERTO SUERO, MARÍA L. GUGLIADA y JORGE O. ARES. Mi reconocimiento se extiende a MARTA CARCELLER, EZEQUIEL FONSECA y a los ayudantes que, de algún modo, colaboraron en la realización de los experimentos.

BIBLIOGRAFIA

- BARRS, H. D. and P. E. WEATHERLEY, 1962. *A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves*. Aust. J. biol. Sci. 15 : 413-28.
- BROUWER, R., 1966. *Root growth of cereals and grasses*, in *The growth of cereals and grasses*, ed. F. L. Milthorpe and J. D. Iviins.
- GARDNER, W. R. and R. H. NIEMAN, 1964. *Lower limit of water availability to plants*. Science, N. Y. 143 : 1460-62.
- GATES, C. T., 1955. *The response of the young tomato plant to a brief period of water shortage. I. The whole plant and its principal parts*. Aust. J. biol. Sci. 8 : 196-214.
- KURSANOV, A. L., 1961. *La Physiologie végétale et le problème de la plante entière*. Recent Advances in Botany. Vol. 1 : 9-28. Univ. of Toronto Press.
- MILTHORPE, F. L., 1960. *The income and loss of water in arid and semi-arid zones*, in UNESCO, *Plant-water relationships in arid and semi-arid conditions*.
- RICHARDS, L. A., 1949. *Methods of measuring soil moisture tension*. Soil Sci. 68 : 95-112.
- SLATYER, R. O., 1960. *Absorption of water by plants*. Bot. Rev. 26 (3) : 331-92.
- 1967. *Plant-water relationships*. Academic Press.
- WARREN WILSON, J., 1967. *The components of leaf water potential. I. Osmotic and matric potential*. Austr. J. biol. Sci. 20 : 329-47.
- 1967. *The components of leaf water potential. II. Pressure potential and water potential*. Aust. J. biol. Sci. 20 : 349-57.
- 1967. *The components of leaf water potential. III. Effects of tissue characteristics and relative water content on water potential*. Aust. J. biol. Sci. 20 : 359-67.