

Nowe możliwości ulepszenia odporności roślin na działanie stresów abiotycznych

Andrzej Aniol

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin, Radzików, 05-870 Błonie

Słowa kluczowe: stesy abiotyczne, potencjał plonowania, stabilność plonowania, loci cech ilościowych(QTL), MAS, transformowanie roślin

Wstęp

Ze względu na swoje „zakotwiczenie” w glebie i brak mobilności rośliny wykształciły wiele mechanizmów pozwalających na tolerowanie lub unikanie szkodliwego oddziaływania czynników środowiska, umożliwiając przetrwanie i wydanie potomstwa. Rośliny uprawne ewoluowały w siedliskach, które rolnik starał się zmieniać w kierunku sprzyjającym roślinom, a tym samym starał się – w miarę technicznych i ekonomicznych możliwości – eliminować lub choćby ograniczać działanie czynników stresowych. Jednak mimo zabiegów agrotechnicznych zmniejszających działanie stresów środowiskowych plonowanie roślin uprawnych jest w znacznym stopniu uzależnione od odporności odmian na suszę, mróz czy czynniki edaficzne. Mechanizmy tolerancji czy odporności na te czynniki są zwykle determinowane przez wiele genów i tym samym selekcja w kierunku poprawy tych cech jest długotrwała i jej efekty są skromne. Złożoność cech odporności na stesy abiotyczne powoduje, że istnieją duże trudności w ilościowym oszacowaniu tych cech, powodując konieczność wieloletnich obserwacji w wielu lokalizacjach; krótko mówiąc: brak dostatecznej wiedzy o mechanizmach reakcji na stesy oraz wynikający z tego brak adekwatnych kryteriów selekcji powodują, że ocena i selekcja pod względem tych cech oparta jest na kosztownych doświadczeniach polowych, w których ocenia się odporność na stesy drogą czysto empiryczną. Stosowane dotąd próby wykorzystania testów fizjologicznych czy biochemicznych nie przyniosły przełomu.

Odkrycie przez Mendla praw rządzących przekazywaniem informacji genetycznej z pokolenia na pokolenie i upowszechnienie tej wiedzy na początku XX w., stwierdzenie w 1944 r., że materialnym nośnikiem tej informacji w każdej żywej komórce jest DNA oraz rozszyfrowanie w 1966 r. kodu, za pomocą którego informacja ta jest

zapisana w DNA, pozwoliły na opracowanie metod manipulowania bezpośrednio fragmentami DNA (od 1980 r.), zawierającymi określoną informację dziedziczną, czyli genami. Znacznie upraszczając, można powiedzieć, że dzięki nowym metodom biologii molekularnej stało się możliwe „inżynierskie” podejście do hodowli roślin – można „konstruować” organizmy, manipulując odpowiednimi fragmentami DNA z pominięciem procesów i mechanizmów rozmnażania, co pozwala na ominięcie wytworzonych w trakcie ewolucji barier w przekazywaniu informacji genetycznej między gatunkami i rodzajami organizmów. Obraz ten jest jednak nakreślony mocno „na wyrost”, jak dotąd nie potrafimy przewidzieć, w jakim miejscu DNA wprowadzony fragment zostanie wbudowany i czy będzie czynny, czyli czy wprowadzony gen (lub geny) spowoduje pojawienie się cechy, którą chcemy uzyskać.

Nowe metody biologii molekularnej umożliwiają badania nad genetyczną kontrolą reakcji na stresy, identyfikację tzw. głównych genów determinujących daną cechę i ewentualne ich wykorzystanie w tworzeniu nowych materiałów wyjściowych do hodowli w kierunku odporności na stresy.

W porównaniu z dotychczasowymi metodami hodowlanymi, transgeneza pozwala na znaczne uproszczenie i skrócenie całego procesu hodowli nowej odmiany, wynikające z faktu, że hodowca-biotechnolog nie musi operować całymi kompletami informacji genetycznej dwóch organizmów i mozolnie wyszukiwać pożądaných form wśród liczego potomstwa pochodzącego ze skrzyżowania różnych linii lub rodów, a może bezpośrednio wprowadzić do danego organizmu jeden lub kilka genów warunkujących pożądaną cechę. Transgeneza pozwala na wprowadzanie cech praktycznie z każdego organizmu, otwierając przed hodowcami-biotechnologami możliwości tworzenia nowych kombinacji genów warunkujących cechy dotąd niemożliwe do osiągnięcia, i tworzenia odmian o zupełnie nowym użytkowaniu.

W niniejszym opracowaniu starałem się przedstawić możliwości poprawiania odporności roślin uprawnych na stresy abiotyczne, jakie niesie ze sobą rozwój i stosowanie w badaniach nad roślinami metod biologii molekularnej.

Charakterystyka stresów abiotycznych

Skład chemiczny gleby, a szczególnie zawartość w niej składników pokarmowych, ich niedobór lub występowanie substancji hamujących wzrost i rozwój roślin, z jednej strony, oraz czynniki klimatyczne (temperatura, opady), z drugiej strony, od zarania rolnictwa po dzień dzisiejszy wpływają na plonowanie uprawianych roślin i tym samym na opłacalność produkcji, stąd dobór uprawianych gatunków i odmian oraz cały arsenał zabiegów agrotechnicznych rozwijanych od wieków przez rolników był i jest stosowany w celu eliminacji lub ograniczenia oddziaływania stresów środowiskowych. Przeciwdziałanie stresom środowiskowym przebiegało w ramach dwóch uzupełniających się strategii: wyboru, a później selekcji roślin odpornych na stresy abiotyczne dominujące w danym regionie, oraz stosowaniu zabiegów agrotechnicz-

Tabela 1. Plony zbóż w ostatnim tysiącleciu [$q \cdot ha^{-1}$] (szacunki dla obecnego obszaru Niemiec) cyt. za Wenzel i in. [13]

Lata	Pszenica	Jęczmień	Żyto	Owies
1300–1400	5	4	5	3
1500–1600	9	6	8	4
1800	10	8	9	6
1900	14	13	10	12
1950	26	24	22	22
1975	46	40	34	37
2000	73	58	49	46

nych (uprawa gleby, nawożenie, nawadnianie itp.), eliminujących lub ograniczających ich wpływ na plonowanie. Dane przedstawione w tabeli 1 ilustrują znaczenie obu tych strategii w plonowaniu roślin uprawnych [13]. Na przykładzie plonów pszenicy widać, że trzeba było aż 500 lat na pierwsze podwojenie plonów z $5 q \cdot ha^{-1}$ w 1300 r. do $10 q \cdot ha^{-1}$ w 1800 r. Był to okres bardzo powoli zmieniających się metod uprawy i mało efektywnej selekcji odmian, opartej głównie na wyborze celnego ziarna do siewu. Początek XX wieku to jednocześnie umowny początek świadomego stosowania metod hodowli roślin opartych na rozwoju genetyki roślin i metod statystycznych w hodowli i jednocześnie początek stosowania źródeł energii spoza rolnictwa do produkcji roślinnej – mechanizacja prac polowych, nawożenie mineralne, chemiczna ochrona przed chorobami i szkodnikami. Szczyt osiągnięć tej strategii to podwojenie światowej produkcji – żywności, jakie nastąpiło w ciągu 35 lat, w latach 1961–1996 [12] przy zaledwie 10-procentowym wzroście powierzchni upraw [7], podczas gdy uzyskanie takiej produkcji przy plonach z 1961 r. wymagałoby dodatkowych 850 milionów ha nowych ziem uprawnych [5]. Ten spektakularny wzrost produktywności uzyskano przy prawie 7-krotnym wzroście zużycia nawozów azotowych i 3,5-krotnym wzroście nawożenia fosforem oraz powszechnemu stosowaniu chemicznych środków ochrony roślin przy wprowadzeniu do uprawy odmian przystosowanych do wykorzystania tak zwiększonych nakładów. Popularnie proces ten nazwano „zieloną rewolucją”. Mimo problemów z nadprodukcją żywności w Europie, Ameryce Północnej czy Australii, świat stoi przed następnym wyzwaniem w zakresie produkcji żywności: według prognoz FAO do 2020 roku [10] populacja globu będzie rosła w tempie około 70 milionów w ciągu roku, możliwości zwiększenia obszarów użytkowanych rolniczo są znikome, kontynuacja strategii „zielonej rewolucji” – znacznie ograniczona względami ekologicznymi i ekonomicznymi. Główne możliwości intensyfikacji produkcji żywności to lepsze wykorzystanie potencjału biologicznego tkwiącego w naszych roślinach uprawnych dzięki możliwościom, jakie niesie ze sobą zastosowanie wiedzy i metod rozwijającej się biologii molekularnej. Wzrost odporności na stesy abiotyczne roślin uprawnych stanowi jedną z głównych możliwości w tym zakresie.

Tabela 2. Wpływ stresów abiotycznych na plony

Gatunek	Plon [$q \cdot ha^{-1}$]		Średnie straty [$q \cdot ha^{-1}$]		Średnie straty [% plonu rekordowego]
	rekord	średni	biotyczne	abiotyczne	
Kukurydza	193,0	46,0	19,5	12,7	65,8
Pszenica	148,0	18,8	7,26	11,9	82,1
Owies	106,0	17,2	9,24	7,96	75,1
Jęczmień	114,0	20,5	7,65	8,59	75,1
Ziemniaki	941,0	283,0	177,75	509,0	54,1
Buraki cukrowe	1210,0	426,0	171,0	613,0	50,7

Dane przedstawione w tabeli 2 pokazują, jakiego rzędu straty w plonowaniu roślin powodują stresy abiotyczne [4]. Średnio można przyjąć, że wynoszą one około 70% plonów maksymalnych. Jakkolwiek są to obliczenia teoretyczne, to jednak wskazują na potencjalne możliwości wzrostu produktywności poprzez zwiększenie odporności roślin na te stresy. Wyhodowanie odmian roślin uprawnych odpornych na toksyczne czynniki środowiska glebowego, odpornych na suszę, mróz oraz efektywnie wykorzystujące mineralne składniki pokarmowe stanowiłoby istotny element zwiększenia produktywności przy optymalnych nakładach na produkcję, niepowodujących zagrożenia dla środowiska. Odmiany takie byłyby kluczowym elementem zrównoważonego rolnictwa.

Dotychczasowe osiągnięcia hodowli w tym kierunku nie napawają jednak optymizmem; wysiłki hodowców uwieńczone zostały umiarkowanym postępem w tym zakresie [1]. Główna przyczyna tego stanu rzeczy tkwi w złożoności cech, które określamy jako odporność na stresy abiotyczne. Jakkolwiek cechy te są genetycznie uwarunkowane, to wiele genów decyduje o ich ekspresji. Ponadto nasza wiedza o mechanizmach fizjologicznych i biochemicznych, przez które owa odporność na stresy się przejawia, jest bardzo fragmentaryczna. Wynika to z faktu, że badania fizjologiczne i biochemiczne nad działaniem czynników stresowych prowadzone są na roślinach wykazujących wyraźną odporność na dany stres i są to rośliny żyjące w naturalnych siedliskach. Rośliny uprawne są znacznie zmodyfikowane przez tysiąclecia uprawy i sam fakt udomowienia pozbawił je wielu mechanizmów przystosowania do czynników środowiska, w tym również odporności na stresy abiotyczne. Wynika to z tego, że naczelnym „celem” roślin dziko rosnących jest przetrwanie w danym siedlisku i temu podporządkowane są strategie reakcji na stres, podczas gdy dla rośliny uprawnej, a właściwie dla uprawiającego je rolnika, celem jest uzyskanie w danych warunkach optymalnego plonu rolniczego, co zwykle wymaga innych cech niż w wypadku siedlisk naturalnych; np. u rośliny uprawnej strategia unikania stresu poprzez zahamowanie wzrostu i minimalizację rozmiarów jest nie do przyjęcia. W konsekwencji wyniki wielu badań podstawowych nad reakcją roślin modelowych na stresy środowiskowe mogą być w niewielkim stopniu wykorzystane w pracach hodowlanych [2]. Zastosowanie w procesie selekcji prostych testów fizjologicznych, pozwalających na

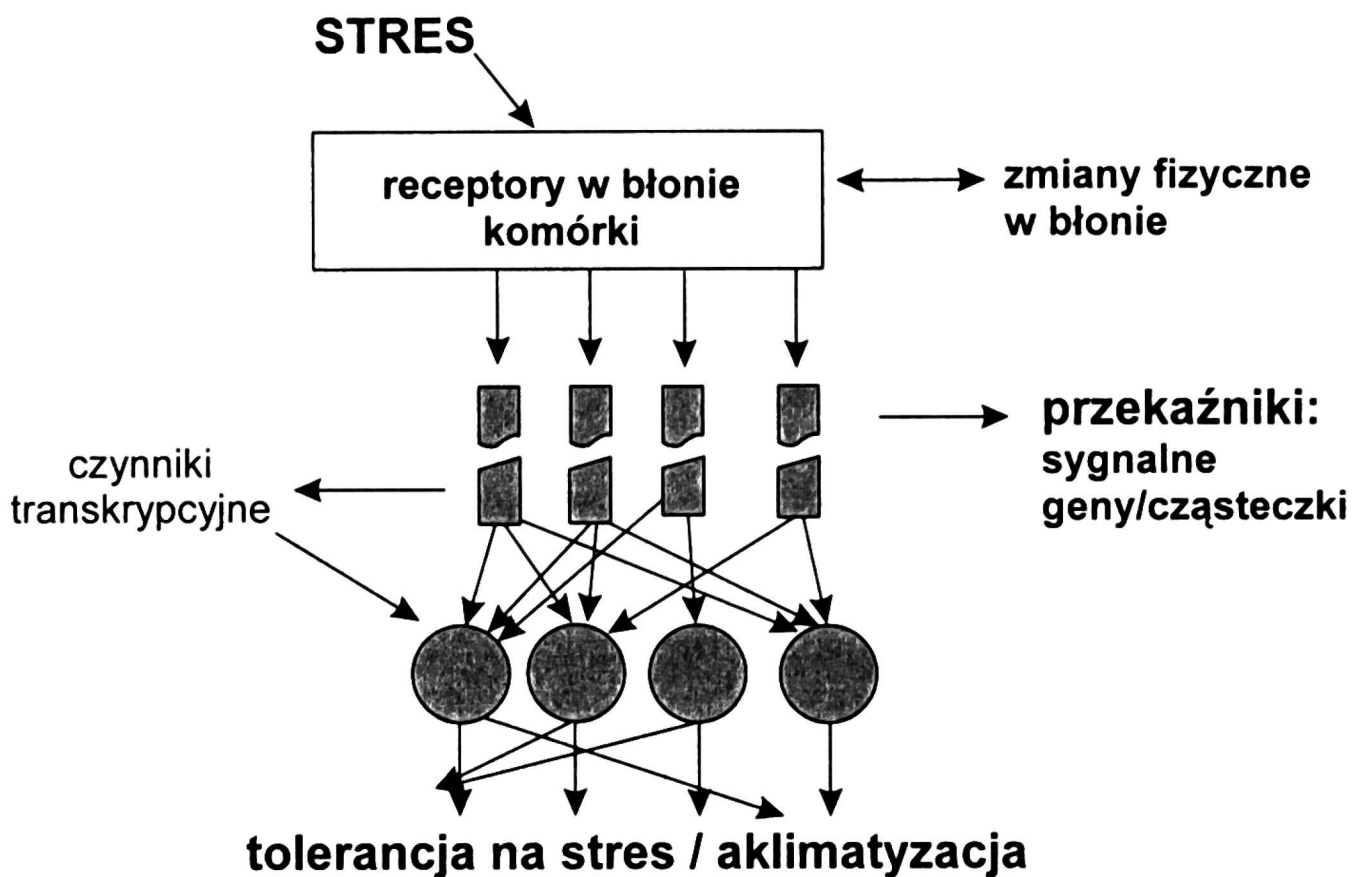
oszacowanie niektórych parametrów reakcji na stres, opracowanych na podstawie fragmentarycznej wiedzy o tych mechanizmach, przyniosło umiarkowany postęp w hodowli, zmuszając hodowców do opisowego oszacowania cechy na podstawie empirycznych danych z doświadczeń polowych, które – z natury rzeczy – mogą być przeprowadzone na końcowych etapach procesu tworzenia odmiany. Taka sytuacja powoduje, że – jak dotąd – praktycznie stosowaną przez hodowców metodą selekcji w tym zakresie są wieloletnie i wielopunktowe doświadczenia polowe wraz ze statystyczną analizą uzyskanych wyników.

W tej sytuacji hodowcy posługują się dwoma kryteriami, jakie wypracowano w trakcie prac selekcyjnych: są to pojęcia potencjału plonowania i stabilności plonowania [1]. Potencjał plonowania określonego genotypu definiuje się jako jego plon rolniczy w warunkach, w jakich woda i czynniki pokarmowe nie są czynnikiem limitującym, a inne stresy są kontrolowane. Różnica między plonem potencjalnym, często zastępowanym niezbyt precyzyjnie przez plon maksymalny, a rzeczywistym plonem w danych warunkach jest miarą wpływu stresów, w tym stresów abiotycznych. Stabilność plonowania to oszacowanie zmienności w plonowaniu danego genotypu w różnych latach (warunkach pogody) i lokalizacjach (warunki glebowe) [11].

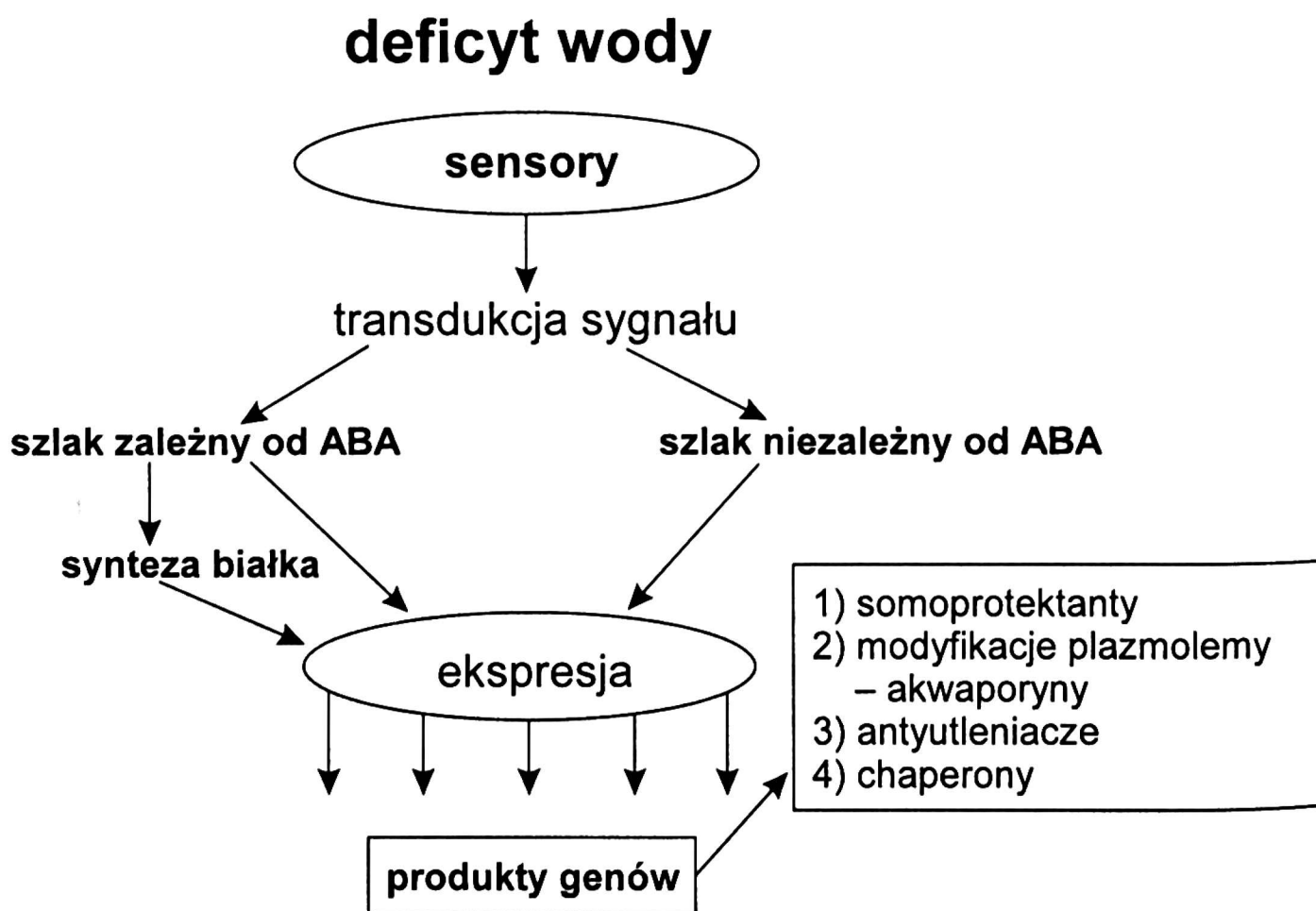
Stosowanie takich empirycznych kryteriów przy selekcji genetycznie złożonych cech, jaką jest np. odporność na stresy abiotyczne, powoduje, że postęp w tym zakresie jest bardzo powolny. Jednak w zwiększeniu odporności na stresy środowiskowe tkwi tak duży potencjał ogólnego wzrostu produktywności, że mimo ogromnej złożoności tych cech i niewielkich sukcesów osiągniętych znacznym wysiłkiem jest ono stałym i ważnym kryterium w hodowli roślin rolniczych.

Nowe możliwości selekcji w kierunku odporności na stresy abiotyczne

Szybki rozwój badań genetycznych i fizjologicznych na poziomie molekularnym w ostatnich 50 latach, zapoczątkowany odkryciem przez Cricka i Watsona w 1953 r. struktury DNA i jego roli jako nośnika informacji genetycznej, zaowocował opracowaniem nowych metod analizy genetycznej oraz pozwolił na badanie i poznawanie skomplikowanych mechanizmów, w tym i tych związanych z reakcją na stresy abiotyczne. Zastosowanie tych metod pozwala na zmianę podejścia hodowcy z holistycznej oceny ogólnej reakcji genotypu na stres za pomocą metod biometrycznych na analizę poszczególnych elementów reakcji na stres, identyfikacji genetycznych źródeł tych elementów i próbie ich wbudowania w jeden genotyp (ang. gene pyramiding lub gene stacking). Metody pozwalające na identyfikację genów, ich izolację i badanie ich produktów znacznie przyspieszyły badania nad mechanizmami reakcji na stresy. Jednocześnie zsekwencjonowanie dwóch genomów roślinnych: rzodkiewnika (*Arabidopsis*) i ryżu, otwiera możliwości zastosowania genomiki w hodowli. Dotychczasowe osiągnięcia w tym zakresie ilustruje rysunek 1 [9], na którym przedstawiono ogólny schemat reakcji rośliny na stres. Stopień skomplikowania takiego mechanizmu pokazuje rysunek 2, na którym przedstawiono najważniejsze komponenty reakcji roślin-



Rysunek 1. Komponenty odpowiedzi na stres



Rysunek 2. Odporność na suszę

ny na stres suszy. Z obu schematów wynika, że stres abiotyczny, poprzez szereg prze-kazników, indukuje wiele genów, których produkty pojawiają się w różnych miej-scach (kompartmentach) w komórce. Stanowi to wyjaśnienie dość powszechnie wy-stępującego zjawiska, polegającego na tym, że pod wpływem stresu ekspresji podlega szereg genów, ale żaden z nich osobno nie wpływa znacząco na poziom odporności na badany czynnik stresowy [3].

Metody biologii molekularnej są wykorzystywane dla tworzenia materiałów wyj-ściowych do hodowli w dwojaki sposób: pośredni, polegający na poszukiwaniu mole-kularnego wskaźnika (markera) poszukiwanego genu/genów, oraz bezpośredni, opar-ty na identyfikacji i izolacji genu odpowiedzialnego w znacznym zakresie za odpor-ność na stres i wprowadzenie odpowiedniego konstruktów metodą transformacji do da-nego genotypu.

Selekcja oparta na markerach molekularnych (MAS)

W wypadku cech o złożonym charakterze uwarunkowań genetycznych, tzw. cech ilościowych, takich jak reakcja na stres abiotyczny, marker molekularny nazywany jest QTL (od ang. qualitative trait loci). Opracowanie takiego markera pozwala ho-dowcy na selekcję opartą na zestawie genów sprzężonych z tym markerem: im bliższe to sprzężenie, tym bardziej efektywna będzie oparta na nim selekcja [6]. Opracowano wiele markerów QTL dla różnych stresów abiotycznych znakujących geny związane z odpornością na dany stres, przejawiającą się na różnym poziomie organizacji rośliny jak również w różnych stadiach rozwoju. Przykłady takich QTL dla stresu suszy i tole-rancyjności na toksyczne działanie jonów glinu, zaczerpnięte z internetowej bazy da-nych, przedstawiono w tabelach 3–5 [8]. Opisano kilka przykładów uwieńczonego powodzeniem stosowania markerów QTL w połączeniu ze strategią gene pyramiding w hodowli genotypów odpornych na suszę i zasolenie gleby. Jednak ujemną stroną markerów typu QTL jest ich ograniczone znaczenie, często tylko do populacji, która posłużyła do ich opracowania, oraz zbyt duża odległość markera od genu, wynikająca z faktu, że są one sprzężone z wtórnymi cechami pośrednio warunkującymi plonowa-nie w warunkach stresu.

Tabela 3. Specyficzne reakcje pędów i korzeni na suszę

Cecha	Gatunek	Populacja	Typ	Liczeb-ność	Ilość QTL-li
Morfologia i dystrybucja korzeni	ryż	IR64 × Azucena	DHL	105	39
Ilość pędów i korzeni, grubość i sucha masa	ryż	CO39 × Morobereka	RIL	203	18
Architektura systemu korzeniowego	sałata	Salinas × UC92G489	F ₂	100	13

RIL – linie wsobne; DHL – podwojone haploidy.

Tabela 4. QTL-le tolerancja na suszę całych roślin

Cecha	Gatunek	Populacja	Typ	Liczebność	Ilość QTL-li
Przebieg kwitnienia w stresie wodnym	<i>Z. mays</i>	Ac764 S5 × Ac7729/TZS RW	F ₂	234	7
Zwijanie się i wysychanie liści	ryż	IR64 × Azucena	DHL	105	42
Ilość kłosów, plon	<i>Z. mays</i>	SD34 × SD35	F ₃	230	5

DHL – podwojone haploidy.

Tabela 5. Odporność na stres mineralny

Cecha	Gatunek	Populacja	Typ	Liczebność	Ilość QTL-li
Al.-tol	pszenica	BH1146 × Anahuac	RIL	101	1
Al.-tol	ryż	Azucena × IR1552	RIL	150	8
Al.-tol	soja	Young × PI416937	F ₄	48	1
B-tol	jęczmień	Sahara 377 1 × Clipper	DHL	150	4
Al.-tol	kukurydza	Cat-100-6 × S1587-17	F ₂	56	2

RIL – rekombinowane linie wsobne; DHL – podwojone haploidy.

Transformacja roślin genami warunkującymi odporność roślin na stres abiotyczny

Dynamicznie rozwijające się badania z zakresu genomiki roślin umożliwiają prowadzenie systematycznych badań nad mechanizmami reakcji roślin na stres poprzez identyfikację i izolację poszczególnych genów kontrolujących określone etapy reakcji – od przyjęcia sygnału do uruchomienia reakcji obronnej (rys. 1 i 2). Dane uzyskane ostatnio dzięki zsekwencjonowaniu genomu *Arabidopsis* pokazują, jak duża liczba genów może potencjalnie brać udział w regulacji reakcji rośliny na czynniki stresu abiotycznego: z 25498 genów kodujących 11000 typów białek aż 25% to geny kontrolujące transkrypcję oraz przekaźniki sygnałów. Prace te są jeszcze dalekie od zakończenia, ale już na obecnym etapie można stwierdzić, że jakkolwiek mechanizm reakcji na stres uwarunkowany jest działaniem wielu genów, to nie wszystkie z nich mają taki sam wpływ na przebieg procesu. Niektóre geny, często te kontrolujące uruchamianie kolejnej kaskady reakcji, stanowiące rodzaj zwrotnicy (switch) skierowującej kaskadę reakcji w kierunku odpowiedzi na stres w systemie transdukcji sygnału, odgrywają kluczową rolę; hodowcy nazywają je głównymi genami (major genes), starają się izolować te geny i wykorzystywać w transformowaniu hodowanych genotypów, mimo że jest jeszcze daleko od poznania całości mechanizmu reakcji na stres. W niektórych wypadkach strategia taka doprowadziła do sukcesu; jednym z przykładów jest transformacja roślin pomidora i rzepaku genem wyizolowanym z rzodkiewnika (*Arabidopsis*) kodującym białko pompy protonowej w błonie wakuoli ko-

mórkowej. Owa pompa protonowa wraz z białkiem antyportu AtHHX1 są odpowiedzialne za transport jonów sodu przez błonę wakuoli. Zwiększenie produkcji tych elementów, tzw. nadekspresja tych genów, objawia się znacznie zwiększoną tolerancją na zasolenie gleby transformowanych roślin pomidora i rzepaku, co więcej – zwiększona akumulacja sodu w roślinach pomidora ma miejsce tylko w liściach, a nie w owocach [14]. Inne przykłady transformacji roślin dla uzyskania ich lepszej odporności na stropy środowiskowe przedstawiono w tabeli 6 [8].

Tabela 6. Rośliny transgeniczne z wprowadzonymi genami odporności na stres abiotyczny (z Plant Stress Webside). Geny kodujące enzymy regulujące osmoprotektanty

Gen	Działanie genu	Gatunek	Ekspresja fenotypowa
Adc	dekarboksylaza argininy	ryż	zmniejszone straty chlorofilu w suszy
GS2	chloroplastowa synteza glutaminy	ryż	zwiększona odporność na zasolenie i chłód
Pdc1	dehydrogenaza bursztynianowa	ryż	zwiększona odporność na zalanie
coda	oksydaza choliny	ryż	zwiększona odporność na zasolenie i chłód

Doskonalenie technik transformacji roślin pozwala na uzyskiwanie ekspresji kilku wprowadzonych tą drogą genów, czego przykładem jest tzw. złoty ryż, do którego wprowadzono kilka genów pochodzących z różnych organizmów w celu zwiększenia w ziarnie zawartości protokarotenu (witaminy A). Podnosi to istotnie wartość pokarmową ziarna ryżu, co jest szczególnie ważne w krajach Azji Południowo-Wschodniej, gdzie ryż jest prawie wyłącznym pożywieniem dla wielu ludzi. Innym przykładem jest technologia GURT, która ma zabezpieczyć ochronę własności intelektualnej hodowców, powodując, że producent zbiera pełnowartościowe technologicznie nasiona, np. pszenicy, które są jednak sterylne – pozbawione zdolności kiełkowania (tab. 7) [8]. Technologia ta wzbudza wiele kontrowersji, ale jest przykładem transformacji wieloma genami.

Tabela 7. Transformacje wielogenowe

Typ transformacji	Działanie	Ilość wprowadzonych genów
„Golden rice” (Grupa Ingo Potrykus)	zwiększona akumulacja protokarotenu w ziarnie ryżu	3
GURT albo technologia „terminatora”	brak zdolności kiełkowania nasion	4

Genomika i wywodzące się z jej osiągnięć możliwości sterowania procesami w roślinach to dziedzina dynamicznie się rozwijająca. Dotychczasowe osiągnięcia w praktycznym stosowaniu nowych technik i metod pozwalają przypuszczać, że możemy się spodziewać w niedalekiej przyszłości przełomu w modyfikowaniu cech o skomplikowanym sposobie dziedziczenia tzw. cech ilościowych, w tym odporności na stropy abiotyczne. Rozmiar strat w plonach powodowanych tymi czynnikami jest tak znaczny, że każde ulepszenie pod tym względem będzie miało duże znaczenie dla zwiększenia produktywności roślin.

- [1] Acevedo E., Fereras E. 1993. Resistance to abiotic stresses. W: Plant Breeding: Principles and Prospects. M.D. Hayward, N.O., Bosemark, I.I. Ramagosa (red.), Chapman and Hall: 406–421.
- [2] Blum A. 1988. Plant Breeding for Stress Environments. CRC Press Inc. Boca Raton, Florida: 15–42.
- [3] Blum A. 2001. Drought Stress and its Impact: The Environmental and Physiological Nature of Stress. <http://www.plantstress.com/Articles/drought/>.
- [4] Bray E., Bailey-Serres J., Weretlinsky E. 2000. Responses to Abiotic Stresses. W: Biochemistry and Molecular Biology of Plants. B. Buchanan, W. Gruissem, R. Jones (red.) American Society of Plant Physiology: 1158–1203.
- [5] Borlaug N. 2000. Ending world hunger: the promise of biotechnology and threat of antiscience zealotry. *Plant Physiol.* 124: 487–490.
- [6] Cushman J.C., Bohnert H.J. 2000. Genomic approaches to plant stress tolerance. *Current Opinion on Plant Biology* 3: 117–124.
- [7] FAOSTAT. 2003. Agriculture Data. <http://appa.fao.org/collections?subset=agriculture>
- [8] Nguyen H.T. 2001. Quantitative trait loci (QTL) and major genes for abiotic stress tolerance in plants (updated Dec.2001). <http://www.plantstress.com>
- [9] Pastori G.M., Foyer C.H. 2002. Common Components, Networks, and Pathways of Cross-tolerance to Stress. The Central Role of „Redox” and Ascorbic Acid – Mediated Controls. *Plant Physiol.* 129: 460–468.
- [10] Pistrup-Andersen Per, Rajul Pandya-Lorch, Rosegrant M.W. 1999. World food prospects: critical issues for the early twenty-first century. International Food Policy Research Institute, Washington D.C., October 1999: 8–18.
- [11] Ramagosa I., Fox P.N. 1993. Genotype–environment interaction and adaptation. W: Plant Breeding: Principles and Perspectives. Hayward M.D, Bosemark N.O, Ramagosa I. (red.) Chapman and Hall, 1993: 373–390.
- [12] Tilman D. 1999. Global environmental impact of agricultural expansion: The need for sustainable efficient practices. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 96: 5995–6000.
- [13] Wenzel G., Frei U., Luberstedt T., Mohler V., Thummler F. 2001. Plant Breeding and Seed Science 45, suppl.: 17–31.
- [14] Zhang H., Blumewald E. 2000. Transgenic salt-tolerant tomato plants accumulate salt in foliage but not in fruits. *Nature Genetics* 19: 765–770.

New methods of improving crop tolerance to abiotic stresses

Key words: abiotic stresses, yield potential, yield stability, QTL's, MAS selection, plant transformation

Summary

The importance of abiotic stresses in plant production are discussed and possibilities of improving crop tolerance to those stresses with the use of conventional breeding strategies are summarized. The need for substantial plant production increase using biological potential of crops is stressed. The new possibilities emerging from dynamic development of recombinant DNA methods in elucidating the mechanisms of crop response to abiotic stresses and prospects of breakthrough in breeding practices are presented.