

RYSZARD GÓRECKI, STANISŁAW GRZESIUK
Akademia Rolniczo-Techniczna w Olsztynie

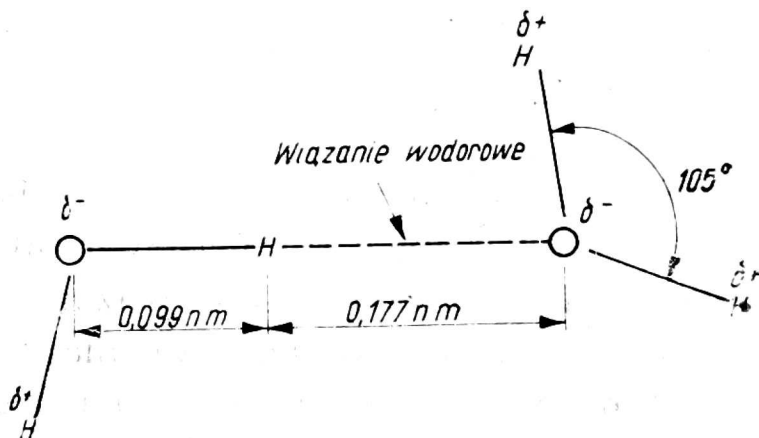
FIZJOLOGICZNE PODSTAWY ODPORNOŚCI ROŚLIN NA SUSZĘ

Rola wody w roślinach wyższych

Woda jest głównym składnikiem większości organizmów żywych. Zawartość jej w komórkach roślin ulega dużym wahaniom i zależy od gatunku, organu i wieku rośliny a także od wilgotności środowiska zewnętrznego. W organach i tkankach roślinnych o znacznym natężeniu procesów fizjologicznych jej ilość wynosi 70—90%. Wielkie znaczenie wody dla organizmów żywych polega przede wszystkim na jej uczestnictwie w różnych reakcjach biochemicznych oraz stwarzania jednocześnie wewnętrznego środowiska wszystkich procesów życiowych. Biologiczne funkcje wody w roślinach są zatem różnorodne i wiążą się przede wszystkim z jej właściwościami fizykochemicznymi, uwarunkowanymi z kolei strukturą jej cząsteczek.

Cząsteczki wody są zbudowane niesymetrycznie i mają charakter dwubiegunowy czyli dipolarny. Dodatnio naładowane atomy wodoru oddziałują elektrostatycznie na ujemnie naładowane atomy tlenu sąsiednich molekuł wody, w wyniku czego tworzą się wiązania wodorowe decydujące o strukturze wody (rys. 1). Rozerwanie tych wiązań wymaga

Rys. 1. Schemat cząsteczki wody z ukazaniem wiązania wodorowego powstającego wskutek elektrostatycznego oddziaływania pomiędzy atomem wodoru (+) jednej cząsteczki i atomem tlenu (—) drugiej cząsteczki wody (Nobel, 99).



pewnego nakładu energii. (9,6 Kcal/mol H₂O) [99]. Fakt ten sprawia, iż woda ma duże ciepło właściwe (1 cal/g) i duże ciepło parowania (około 536 cal/g). Przy znacznej więc zawartości wody w roślinie, jej duże ciepło właściwe spełnia rolę czynnika łagodzącego wahania temperatury organizmu. Oddawanie natomiast ciepła przez organizm podczas paro-

wania wody jest jednym z głównych czynników chroniących roślinę przed przegrzewaniem. Również wysokie punkty topnienia (0°C) i wrzenia (100°C) wody świadczą o jej silnych powiązaniach cząsteczkowych.

Biologiczne znaczenie ma także wysokie ciepło krzepnięcia wody (80 cal/g). Przy nagłych spadkach temperatury osłabia ono szybkość zamarzania tkanek roślinnych i zwiększa ich odporność na mróz.

Dzięki swojej strukturze woda jest doskonałym rozpuszczalnikiem dla związków mineralnych i organicznych. Sama bowiem w części dysocjując jednocześnie działa dysocjującą na inne substancje (będące słabymi elektrolitami). Poza tym woda jest również podstawowym surowcem w licznych reakcjach syntezy i hydrolizy. Dostarcza ona roślinom wodoru, a także pośrednio (poprzez proces fotosyntezy i oddychania) tlenu.

Duże siły wzajemnie wiążące ze sobą cząsteczkami wody tworzą jej spoistość zwaną kohezją. Ta właściwość wody jest czynnikiem wydatnie wspomagającym jej transport w wiązkach przewodzących. Niemalą rolę w procesach przemieszczenia wody spełniają też siły adhezji czyli przylegania jej cząsteczek do ścianek naczyń przewodzących. Transport jednak wody w tkankach roślinnych zależy nie tylko od sił spoistości i przylegania, lecz również od napięcia powierzchniowego. Ta z kolei właściwość wody jest następstwem działania dużych sił istniejących na powierzchni rozdziału dwu faz ($72,8 \text{ erg/cm}^2$ [99]).

Woda jest również ośrodkiem transportu dla rozpuszczonych w niej substancji mineralnych i organicznych i w tej roli warunkuje ona wymianę tych substancji pomiędzy poszczególnymi tkankami i organami.

Wodę cechuje niezwykle wysokie przewodnictwo elektryczne, wynikające również z jej struktury cząsteczkowej. Ta właściwość spełnia funkcję „buforu elektrostatycznego” regulującego siły oddziaływujące pomiędzy naładowanymi elektrycznie cząsteczkami różnych substancji [81].

Dzięki dwubiegunowej budowie woda jest jednym z najbardziej uniwersalnych rozpuszczalników naturalnych i tworzy w organizmach żywych różnorodne roztwory rzeczywiste, rzekome czyli koloidy i zawiesiny. Takim właśnie złożonym układem koloidowo-zawiesinowym w mieszaninie roztworów jest plazma podstawowa komórek roślinnych. Szczególnie ważne znaczenie spełniają w niej hydrofilne koloidy białkowe, których stopień uwodnienia może decydować o ich biokatalitycznym działaniu i kierunku określonego szlaku metabolicznego.

W roślinach poza tym woda pełni ważne funkcje szkieletowo-pokrojowe. Od stopnia bowiem uwodnienia (hydratury) zależy kształt roślin. Mała zaś ściśliwość wody zwiększa jej znaczenie w utrzymywaniu kształtu tkanek i organów.

Przytoczone wyżej niektóre dane o biologicznej roli wody w roślinach i jej właściwościach fizykochemicznych nie wyczerpują bogatego tematu, pozwalają jednak lepiej zrozumieć podane niżej następstwa deficytu wodnego w roślinach.

Potencjał chemiczny wody i jego znaczenie w życiu roślin

Tradycyjna terminologia stosunków wodnych w roślinach oparta jest na koncepcji osmotycznej wyrażonej za pomocą ciśnienia (potencjału) osmotycznego i siły ssącej. Takie ujmowanie zagadnień stanowi pewne uproszczenie i nie odzwierciedla rzeczywistych stosunków wodnych w komórkach i tkankach roślinnych. Znacznie lepiej i dokładniej zjawiska te można określić za pomocą zasad termodynamiki [87a]. Zgodnie z nimi stan wody w komórce jak też i w innym układzie określa się miarą energii swobodnej Gibbsa nazwanej potencjałem chemicznym (87a, 152, 167).

Wielkość potencjału chemicznego jakiejś substancji określa ilościowo energia swobodna zdolna do wykonania określonej pracy. Im większy jest więc potencjał chemiczny jakiegokolwiek substancji, tym większa jest zdolność układu z tą substancją do wykonania pracy.

Potencjał chemiczny wody jest więc właściwością, która ma duże znaczenie dla zrozumienia roli wody, jej przemieszczania się i stanu w roślinach. Na przykład różnica pomiędzy potencjałem pary wodnej w atmosferze, a potencjałem wody glebowej jest przyczyną ruchu wody w roślinach wyższych [87a]. Potencjał wody można wyrazić za pomocą następującego równania [9, 139, 167]:

$$\mu_w - \mu_w^\circ = R \cdot T \cdot \ln N_w + V_w \cdot P \quad (1)$$

gdzie: μ_w — potencjał chemiczny wody w roztworze, μ_w° — potencjał chemiczny wody czystej, niezwiązanej, R — stała gazowa dla gazu doskonałego, N_w — molarne stężenie wody, T — temperatura absolutna w skali Kelvina.

Ostatni człon równania $V_w \cdot P$ oznacza wpływ ciśnienia na potencjał chemiczny wody gdzie:

V_w — molarna objętość wody (18 g/cm³), P — ciśnienie hydrostatyczne roztworu wodnego w stosunku do otaczającej atmosfery.

Z zależności powyższej wynika, że im wyższe jest ciśnienie hydrostatyczne tym większy jest potencjał chemiczny wody. Ciśnienie hydrostatyczne w komórce roślinnej jest ciśnieniem turgorowym (TP) równym napięciu ścian lecz przeciwnie skierowanym.

Wyrażenie $\mu_w - \mu_w^\circ$ oznacza różnicę pomiędzy potencjałem chemicznym wody w badanym układzie, a potencjałem chemicznym wody che-

micznie czystej. Konkretna wartość tej różnicy w jakimś układzie wskazuje, że między tymi dwoma punktami woda jest w stanie równowagi dynamicznej i będzie dążyła do przepływu z miejsc o większym potencjale do obszaru o mniejszym potencjale chemicznym. Zmiany te zdążają w kierunku zmniejszenia energii swobodnej układu [99].

Woda czysta niezwiązana ma potencjał chemiczny równy zeru, zaś woda w roztworze ma z reguły wartość potencjału ujemną. Ze stwierdzenia tego wynika, że zawsze istnieje dążenie do przepływu cząsteczek wody od wody chemicznie czystej (większy potencjał wody) do wody w roztworze (mniejszy potencjał).

Aktywność wody. Zdolność dzięki której woda reaguje chemicznie i fizycznie lub przemieszcza się w obrębie układu, można również określić aktywnością wody. Jest ona wprost proporcjonalna do molowego stężenia wody (N_w) i współczynnika aktywności φ_w , co można zapisać następująco (99):

$$a_w = \varphi_w \cdot N_w \quad (2)$$

Dla wody czystej niezwiązanej $\varphi_w = 1$ i aktywność wody równa się jej stężeniu. W przypadku jednak jej elektrolitów należy stosować równanie:

$$\mu_w - \mu_w^\circ = R \cdot T \cdot \ln a_w \quad (3)$$

Aktywność wody w części układu (komórki) jest równa względnej wilgotności powietrza w zamkniętej objętości a pozostającej w równowadze z tą częścią układu. Wartość tę wyraża się zwykle za pomocą ułamków dziesiętnych. Na przykład przy względnej wilgotności powietrza równej 65% — aktywność wody w tym powietrzu wynosi 0,65.

Z przedstawionych powyżej rozważań wynika, że potencjał chemiczny wody zależy od średniej energii swobodnej cząsteczki i od stężenia cząsteczek wyrażonej w molach.

Stężenie wody. Obecność rozpuszczonych w roztworze wodnym substancji obniża stężenie cząsteczek wody i tym samym zmniejsza aktywność i potencjał chemiczny wody. Obecność substancji rozpuszczonych prowadzi także do powstawania w roztworze potencjału osmotycznego π , znanego dawniej ciśnieniem osmotycznym, a który można określić jako cząstkowy potencjał chemiczny wody w roztworze pod ciśnieniem jednej atmosfery. Zwiększenie więc stężenia cząsteczek substancji rozpuszczonych w wodzie wywołuje wzrost potencjału osmotycznego (π), a zmniejszenie aktywności wody (a_w). Zależności te można wyrazić równaniem:

$$\pi = - \frac{RT}{V_w} \ln a_w \quad (4)$$

W następstwie nierównomiernego stężenia substancji rozpuszczonych w komórkach i tkankach ustalają się gradienty potencjału chemicznego wody, które mają duże znaczenie dla ruchu wody w roślinach.

Wychodząc z pierwszego określenia potencjału chemicznego wody (równanie 1) oraz równaniowego wyrażenia potencjału osmotycznego (równanie 4) można potencjał chemiczny wody zapisać następująco:

$$\mu_w - \mu_w^\circ = \bar{V}_w P - V_w \pi \quad (5)$$

Dzieląc z kolei to równanie przez molarną objętość wody \bar{V}_w otrzymujemy:

$$\Psi_w = \frac{\mu_w - \mu_w^\circ}{\bar{V}_w} = P - \pi \quad (6)$$

Wyrażenie $\frac{\mu_w - \mu_w^\circ}{\bar{V}_w}$ jest potencjałem chemicznym wody i często jest nazywane w skrócie potencjałem wodnym, a oznaczone zazwyczaj bywa literą Ψ (psi).

Ψ_w oznacza więc energię swobodną mola wody i jest miarą zdolności tej wody do wykonania pracy w każdym punkcie badanego układu (w odniesieniu do wody chemicznie czystej). W większości współczesnych prac poświęconych gospodarce wodnej roślin potencjał wodny wyrażony jest w barach (1 bar = 0,987 atm.), chociaż poprawnie należy go wyrażać w paskalach czyli niutonach na m^2 $\frac{N}{m^2}$

Równanie 6 wyraźnie wskazuje, że podwyższenie ciśnienia hydrostatycznego w roztworze wodnym zwiększa jego potencjał (cząsteczki mają wyższą energię swobodną), podczas gdy podwyższenie ciśnienia osmotycznego zmniejsza go. W rozpatrywaniu zjawiska wędrówki wody w komórkach roślinnych ciśnienie hydrostatyczne (P) zazwyczaj utożsamiane jest z ciśnieniem turgorowym (99).

Po wyjaśnieniu ogólnych pojęć potencjału chemicznego wody przejdźmy teraz do krótkiej charakterystyki potencjału wodnego komórki roślinnej. Najogólniej wyraża się on sumą trzech elementów [139, 187].

$$\Psi \text{ komórki} = \Psi_\pi + \Psi_P + \Psi_m \quad (7)$$

gdzie: Ψ_π — potencjał osmotyczny komórki powstający dzięki obecności cząsteczek substancji rozpuszczonych; jest on w zasadzie równy bezwzględnej wielkości ciśnieniu osmotycznemu lecz ma przeciwny znak. Wartości te są zawsze mniejsze od zera, natomiast w czystej wodzie równają się zeru; Ψ_P — potencjał ciśnienia hydrostatycznego; w komórce roślinnej ciśnienie to jest różnicą ciśnienia hydrostatycznego między roztworami i nazywane jest ciśnieniem turgorowym (ang. turgor pressure); ciśnienie turgorowe protoplastu komórkowego jest równe wielkością bezwzględną ciśnieniu ścian komórkowych (ang. wall pressure) lecz przeciwnie skierowaną; Ψ_m — potencjał macierzy (ang. matrix potential) zwany także potencjałem imbibicyjno-kapilarnym substancji

podstawowej (głównie koloidów komórkowych) jest w zasadzie miarą obniżenia potencjału chemicznego wody w komórce wskutek hydratacji hydrofilnych związków wielkocząsteczkowych.

Potencjał substancji podstawowej jest miarą jej zdolności do dalszej absorpcji cząsteczek wody. Ψ_m , jako wyraz wiązania wody przez siły imbibicyjno-kapilarne ma wartości ujemne. Może on być przyczyną zjawisk osmotycznych mimo braku błon półprzepuszczalnych. Pomijając silnie wysuszone komórki, np. nasion, kiedy to suchy koloid może mieć skrajnie niski potencjał (sięgający czasem — 3000 barów) udział Ψ_m w tkankach rośliny w pełni wegetacji jest bardzo mały w stosunku do pozostałych dwóch elementów i w zasadniczych obliczeniach można go pominąć. Równanie 7 przyjmie więc postać:

$$\Psi \text{ komórki} = \Psi_{\pi} + \Psi_P \quad (8)$$

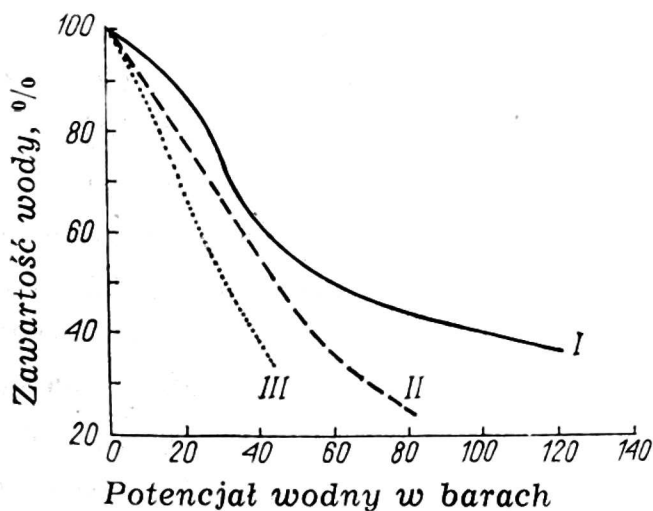
Jak już wykazano w równaniu (4) potencjał osmotyczny będący efektem oddziaływania substancji rozpuszczonych przyjmuje wartości ujemne, natomiast potencjał ciśnienia turgorowego i zwiększający się potencjał wodny komórki ma wartości dodatnie. Biorąc to pod uwagę równanie 8 można przedstawić w postaci:

$$\Psi \text{ komórki} = -\Psi_{\pi} + \Psi_P \quad (9)$$

$$\text{lub } -\Psi \text{ komórki} = \Psi_{\pi} - \Psi_P \quad (10)$$

W ten sposób wykazano (zgodnie z osmotyczną koncepcją gospodarki wodnej), że potencjał wody w komórce jest odpowiednikiem jej siły ssącej, ale o znaku przeciwnym.

Łatwo jest też wykazać, że zmiany potencjału osmotycznego (Ψ_{π}) i potencjału turgorowego (Ψ_P) wpływają na wielkość potencjału wodnego komórki. Gdy $\Psi_P = \Psi_{\pi}$ wówczas Ψ komórki równe jest zeru (komórka w pełnej turgorescencji). Odwrotnie natomiast, gdy Ψ_P zbliża się do zera, co ma miejsce przy początkowej plazmolizie a więc deficycie wodnym, potencjał wody w komórce ($\Psi_{\text{komórki}}$) równa się potencjałowi osmotycznemu (Ψ_{π}) i ma wartość ujemną. W miarę więc obniżania zawartości wody w komórce jej potencjał obniża się i przyjmuje coraz to niższe wartości (rys. 2).



Rys. 2. Zależność między potencjałem wodnym a zawartością wody w trzech typach tkanki liściowej: I — akacja, II — liguster, III — pomidor (Slayter, 139)

Na zakończenie tych wstępnych rozważań warto jeszcze raz podkreślić, że potencjał chemiczny wody jest najlepszym wskaźnikiem ruchu wody w układzie gleba—roślina—atmosfera, a zaprezentowane wyżej uwagi są tylko krótkim streszczeniem tego szerokiego zagadnienia. Bardziej szczegółowe informacje podane są w opracowaniach: [81, 87a, 99, 138, 139].

Deficyt wodny w roślinach i jego wpływ na główne procesy fizjologiczne

Deficyt wody w roślinach jest następstwem ujemnego bilansu w ich gospodarce wodnej. Wynika on z dużych strat wody i ograniczonego jej pobierania w warunkach suszy. Stan deficytu wodnego w roślinach może być spowodowany przez suszę glebową, atmosferyczną lub fizjologiczną bądź też przez współdziałanie różnych warunków suszowych. Określenie więc deficytu wodnego można przedstawić za pomocą następującego równania:

$$D = \frac{W_1 - W_2}{W_1} \cdot 100\%$$

gdzie: W_1 — oznacza maksymalną zawartość wody w roślinie; W_2 — oznacza aktualną zawartość wody w roślinie; D — deficyt wody wyrażony w procentach maksymalnej zawartości.

Deficyt wodny w roślinie jest więc brakiem tej ilości wody, jaka jest niezbędna do pełnego wysycenia komórek roślinnych [139, 145, 146].

Objawy deficytu wodnego i wrażliwości roślin

Następstwem deficytu wodnego u roślin jest ich wędnięcie, którego objawy mogą być zewnętrznie widoczne lub zgoła niedostrzegalne. W roślinach uprawnych występuje bowiem zazwyczaj tzw. wędnięcie początkowe bez wyraźnych jego objawów zewnętrznych, a dopiero później wędnięcie przejściowe, kiedy to liście wyraźnie tracą turgor. Obydwie formy wędnięcia występują najczęściej podczas upalnych dni i ustępują podczas nocy [123]. Jeśli jednak deficyt wodny rośliny spowodowany jest suszą glebową lub trwałą suszą fizjologiczną wówczas wędnięcie roślin staje się objawem trwałym (wędnięcie trwałe) doprowadzającym po pewnym czasie do wędnięcia nieodwracalnego i zamierania roślin.

Każde wędnięcie nawet to początkowe, świadczy o wewnętrznym deficycie wody, które z reguły wpływa ujemnie na metabolizm roślin,

ich wzrost i ostateczny plon [22, 120, 172]. Do największych strat przyczynia się przede wszystkim długi i głęboki deficyt wody, który wyraża się wędnięciem trwałym. Skutki deficytu wodnego w roślinach są często wzmagane wysoką temperaturą powietrza i przegrzaniem roślin [53, 102, 120]

U różnych gatunków roślin wędnięcie następuje przy rozmaitym deficycie wody w roślinach. Na przykład słonecznik i ziemniak na miejscach otwartych i nasłonecznionych wędną dopiero przy utracie 20—30% wody, gdy ich potencjał wodny spada nawet poniżej — 20 barów. Większość roślin uprawnych rośnie i rozwija się jeszcze względnie dobrze przy deficycie wodnym sięgającym do 10—15 barów, zaś rośliny pustynne rozwijają się nawet w warunkach deficytu wodnego w granicach — 20—80 barów, co odpowiada utracie około 50% wody.

W różnych okresach rozwoju ontogenetycznego rośliny różnie reagują na deficyt wodny. Okres największej wrażliwości na niedobór wody zwany okresem krytycznym przypada najczęściej na okres reprodukcji generatywnej, na fazę kwitnienia zbóż lub na okres maksymalnego wzrostu. Szczególnie zaś wrażliwy na deficyt wody jest pyłek. Niedobór wody podczas jego tworzenia przynosi spadek jego żywotności i płodności oraz najbardziej obniża plony roślin. Wynika to z szczególnie dużej depresji procesów fizjologicznych w okresie krytycznym [53, 106, 137].

Susza jako przyczyna deficytu wodnego

Przez suszę należy rozumieć działanie całego zespołu czynników środowiskowych prowadzących do deficytu wodnego w roślinach. Rośliny zawsze reagują na deficyt wodny wywołany suszą. Zasadniczo wyróżniamy 3 rodzaje suszy: glebową, atmosferyczną i fizjologiczną.

Najbardziej groźna dla roślin jest susza glebowa [86], powstająca wskutek braku dostępnej dla roślin wody w glebie. Najczęstszą zaś jej przyczyną jest długotrwały brak opadów atmosferycznych, a niekiedy bardzo niska zdolność retencyjna gleby. Jej skutkiem są objawy wędnięcia roślin przechodzące następnie w wędnięcie trwałe. Susza glebowa prowadzi więc zawsze do silnego obniżenia plonu, a jeśli trwa długo wówczas powoduje nawet całkowity nieurodzaj [120]

Susza atmosferyczna spowodowana jest wysoką temperaturą i wysuszającymi wiatrami. Wskaźnikiem suszy atmosferycznej jest niska wartość względnej wilgotności powietrza (zwykle poniżej 30—35%). Jej ujemne działanie polega na znacznym wzmożeniu transpiracji, co prowadzi do ujemnego bilansu wodnego roślin, pomimo dostatecznej wilgo-

tności gleby. Suszy tej towarzyszy wędnięcie chwilowe przechodzące później w trwałe [102]. Przy dłuższym jednak trwaniu susza atmosferyczna powoduje także wysuszenie gleby i staje się suszą glebową.

Susza fizjologiczna występuje wówczas, gdy roślina ma pod dostatkiem wody, lecz nie może jej pobrać wskutek silnego zasolenia gleby, niskiej temperatury lub braku tlenu w glebie. Zjawisko suszy fizjologicznej występuje czasami na przedwiośniu, kiedy rośliny nie mogą pobrać wody z gleby z powodu silnego jej oziębienia, a równocześnie intensywnie transpirują. Niekiedy zbyt wysokie nawożenie mineralne może wywołać objawy suszy fizjologicznej. Susza ta wywołuje w roślinach różne stany deficytu wodnego i różne stopnie wędnięcia, jednakże jest ona na ogół mniej drastyczna, niż inne formy suszy.

Wpływ poszczególnych rodzajów suszy może przejawiać się kompleksowo lub oddzielnie [52]. W rzeczywistości rzadko kiedy występuje tylko jedna susza; w większości wypadków obserwuje się ich łączne działanie. Suszy glebowej towarzyszy często susza atmosferyczna, a tej ostatniej susza fizjologiczna. Czasami też może występować pośredni typ suszy i wówczas trudno jest wyraźnie określić jaka susza panuje w danej chwili.

Wpływ suszy i deficytu wodnego roślin na procesy fizjologiczne warunkujące plony

Duży deficyt wodny powoduje zaburzenia w wewnętrznej organizacji chloroplastów [6, 87, 156]. Błony lamellarne tych organelli pęcznieją i w wyniku tego zwiększają się powierzchnie międzylamellarne. Pewna ilość gran zanika a matrix staje się gruboziarnisty. Destrukcyjne zmiany w granach mogą doprowadzić nawet do przenikania barwników na zewnątrz chloroplastów. Towarzyszące zaś deficytowi wodnemu przegrzanie liści wywołuje z kolei denaturację części białek chloroplastów i w rezultacie tego chlorofil oddziela się od lipoproteidowego kompleksu. Na ogół im rośliny są bardziej odporne na suszę tym silniejszy jest związek chlorofilu z kompleksem lipidowo-białkowym [40, 72, 75, 102].

Podobnie zmiany w strukturze mitochondriów pod wpływem obniżenia potencjału wodnego komórek sprowadzają się do destrukcji ich systemu wewnątrz membranowego (pęcznienie grzebieni) i prześwietlenia matrixu [45, 68, 110, 119, 156].

Uszkodzeniom organelli komórkowych towarzyszy także dezorganizacja membran retikulum endoplazmatycznego i uwalnianie się z niego dużej ilości wolnych lipidów [80]. Według Tooda [155] przyczyną uszkodzeń cytomembran pod wpływem suszy mogą być następujące czynniki:

a) enzymatyczna destrukcja błon przez enzymy uwalniane ze sferosomów, wodniczek lub innych struktur komórki; b) konformacyjne zmiany w makrocząsteczkach błon wskutek rozerwania wiązań wodorowych; c) kurczenie się błon z powodu utraty wody; d) zmniejszenie się elastyczności błon cytoplazmatycznych w wyniku tworzenia się wiązań typu -S-S- (w następstwie zmian wymienionych w punkcie b i c).

Pod wpływem suszy zmianom ulega także submikroskopowa struktura cytoplazmy i jej funkcjonalność [21]. Zwykle odwodnienie powoduje wzrost przepuszczalności cytoplazmy, prawdopodobnie wskutek rozluźnienia lub rozerwania wiązań chemicznych wewnątrz makrocząsteczek [12, 48, 52, 162]. Towarzyszy temu wzrost gęstości, elastyczności oraz lepkości cytoplazmy [7, 10]. Wzrost gęstości cytoplazmy wskutek utraty wody uważa się zwykle za cechę przystosowawczą roślin do warunków suszy.

W oddziaływaniu deficytu wodnego na poszczególne komórki i całe rośliny wyróżnić można dwie fazy [53, 57, 64, 106, 144]: a) fazę reakcji na niedobór wody, b) fazę restytucji uszkodzeń po ustąpieniu deficytu wodnego i suszy. Rozróżnianie faz jest w badaniach ważne, chociaż praktycznie dość trudne. Pierwsza faza tj. reakcji na suszę dotyczy głównie wspomnianych już zmian strukturalnych oraz przedstawionych niżej zaburzeń w podstawowych procesach fizjologicznych i biochemicznych roślin. Druga natomiast faza dotyczy odbudowy i względnej stabilizacji procesów na nowym poziomie, co prowadzi bądź do przywrócenia roślinom stanu ponownej równowagi funkcjonalnej lub do śmierci. Ta faza jest właściwie okresem posuszowym, zachodzi w warunkach optymalnego uwilgotnienia i jest raczej miarą wtórnej odporności roślin na suszę [42]. Dwufazowej reakcji roślin na suszę towarzyszą różne lecz niezupełnie jeszcze zbadane zmiany metaboliczne [49]. Wiadomo jednak, że w początkowym okresie wędnięcia zmiany te mają charakter obronno-przystosowawczy, później zaś stają się one zaburzeniami fizjologicznymi i biochemicznymi [120].

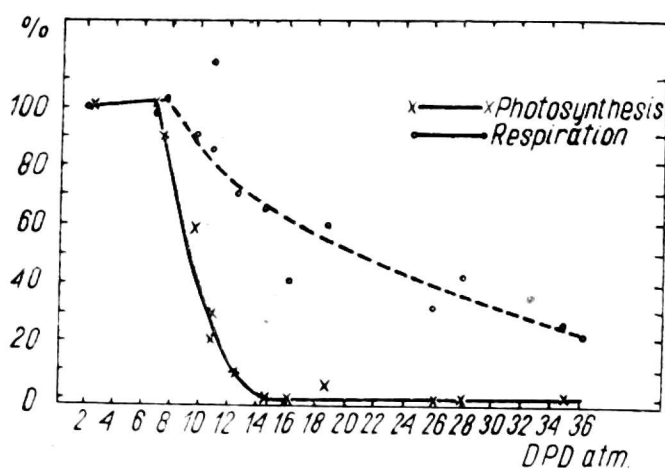
Obniżanie potencjału wodnego liści prowadzi do zamykania szparek i ograniczenia transpiracji [32, 37, 93, 106, 139]. Jest ono zależne nie tylko od wielkości deficytu wodnego lecz także i szybkości jego narastania [109, 139]. W miarę pogłębiającego się deficytu wodnego natężenie utraty wody przez liście stopniowo zmniejsza się, a wzrasta zdolność do jej pochłaniania [110]. Doświadczalnie stwierdzono, że rośliny zwiędnięte oddają wodę 5—10-krotnie wolniej niż w stanie pełnego turgoru [46, 66].

Zwiększenie stężenia soku komórkowego wskutek utraty wody przyczynia się do obniżenia potencjału chemicznego wody i wzrostu siły

ssącej korzeni, łodygi i liści [45]. Zmienia się przy tym jakość wody czyli jej frakcyjny skład; maleje zawartość wody wolnej, wzrasta zaś ilość wody związanej [21, 29, 109, 139, 160]. Utrata części wody wolnej przyczynia się do wzrostu sił utrzymujących pozostałą wodę [110]. Zwiększenie zaś w komórkach zawartości wody związanej jest prawdopodobnie z następstwem wzmożonych przemian białek oraz zwiększenia hydrofilności koloidów protoplazmy [109].

Susza glebowa lub atmosferyczna wpływa często na zmniejszenie pobierania wody i wolniejszą jej dystrybucję w roślinie. Wzmaga też często międzykomórkową wymianę wody, co wiąże się już z uszkodzeniami cytomembran, stanowiących główne bariery ruchu wody w symplacie [154].

Niedobór wody w roślinie doprowadza też do zachwiania równowagi między głównymi procesami syntezy i rozpadu, wśród których na pierwszym miejscu należy wymienić fotosyntezę i oddychanie [14, 15, 20, 34, 46, 75, 115, 148]. U większości roślin uprawnych niewielki deficyt wodny nie obniża fotosyntezy lub zmniejsza ją nieznacznie, natomiast większe ubytki wody hamują ten proces wyraźnie [(rys. 3) 20, 66, 109,



Rys. 3. Wpływ deficytu wodnego na intensywność fotosyntezy i oddychania roślin pomidorów. (Brix, 1962 według Craftsa (20).

148, 170]. Według Kasjana [66] piętnastoprocentowy deficyt wodny w liściach buraka cukrowego zmniejsza natężenie fotosyntezy zaledwie o kilka procent, a 30—37% niedobór wody obniża ten proces już do punktu kompensacyjnego. Przy obniżeniu wilgotności gleby z 60 do 30—40% pełnej pojemności wodnej wydajność fotosyntezy spada dwukrotnie. Podobne prawidłowości stwierdził Strebeyko i in. [148]. Według tych autorów stress wodny ogranicza fotosyntezę dopiero wówczas, gdy powoduje zamykanie szparek, co odpowiada 20—40% ubytkowi wody z rośliny.

Wpływ deficytu wodnego na fotosyntezę roślin nie jest jeszcze w pełni wyjaśniony pomimo wielkiej liczby prac przeprowadzonych w tym zakresie. Na podstawie dotychczasowego stanu badań można jednak dojść do wniosku, że hamowanie aktywności fotosyntetycznej pod wpływem

niedoboru wody może zachodzić w rozmaity sposób i może przejawiać się w niżej podanych zjawiskach.

1. Zamykanie aparatów szparkowych i ograniczenie dyfuzji CO_2 do wnętrza liścia [20, 41, 66, 108].

2. Wyszuszenie kutikuli, ścian komórkowych i odwodnienie cytomembran wskutek czego zmniejsza się ich przepuszczalność dla dwutlenku węgla [20, 92, 93].

3. Zachwianie równowagi procesów biochemicznych leżących u podstaw fotosyntezy a wywołane zmianą aktywności enzymów [139, 155]. Stwierdzono na przykład, że przy znacznym obniżeniu zawartości wody następuje w chloroplastach hamowanie reakcji Hilla i procesu fosforylacji fotosyntetycznej [102, 127]. Ponadto deficyt wodny ujemnie wpływa na syntezę barwników liściowych [13, 34, 116].

4. Zmniejszenie aktywności akceptorów asymilatów i hamowanie transportu asymilatów z liści do innych organów, czego efektem jest ich gromadzenie się w miejscach fotosyntezy oraz hamowanie tego procesu [20, 41, 96, 169].

5. Zmiany strukturalne i funkcjonalne aparatu fotosyntetycznego ciałek zieleni wywołane stresem wodnym.

Znacznie mniejszym zaburzeniom niż fotosynteza podlegają w roślinach procesy oddechowe [169]. W wyniku bardzo licznych badań [37, 46, 55, 106, 110, 150, 156, 169] stwierdzono, że pod wpływem deficytu wodnego u różnych grup ekologicznych roślin oddychanie przebiega różnorodnie. U roślin odpornych na suszę oddychanie podlega nieznacznym wahaniom, natomiast u roślin wrażliwych na deficyt wodny proces ten najczęściej ulega początkowemu wzmożeniu. U mezofitów w przebiegu oddychania w warunkach suszy występują dwa etapy. Najpierw ulega ono zwiększeniu a po osiągnięciu pewnego poziomu obniża się w miarę pogłębiającego się deficytu wodnego. Niektórzy badacze [37, 55, 150] zanotowali jednak tylko spadek lub wzrost natężenia oddychania. Zdaniem Žółkiewiča [169] rozbieżności te wynikają z przeprowadzania badań w odmiennych warunkach. Jako przykład służyć mogą rozbieżności z badań oddychania w fazie reakcji roślin na deficyt wodny i w fazie ich restytucji, bądź stosowanie różnych schematów doświadczeń, czy też badanie oddychania w niejednakowych etapach ontogenezy roślin.

Deficyt wodny roślin i obniżenie potencjału wodnego komórek prowadzi również do częściowego rozprzężenia fosforylacji oksydacyjnej. Wyrazem tego jest obniżenie wartości współczynnika P/O (fosforylacja do utleniania). Prowadzi to w konsekwencji do zmniejszenia ilości związków wysoko energetycznych niezbędnych w przemianach metabolicznych a szczególnie w procesach biosyntezy. Mało efektywne energetycznie

oddychanie roślin w warunkach deficytu wodnego dostarcza jednak komórkom wodę metabolicznie czynną, uwadniającą koloidy cytoplazmy [54, 100, 169].

Potencjał wodny tkanek roślinnych wpływa nie tylko na intensywność oddychania ale także na jego przebieg, a mianowicie na oddychanie całkowite lub częściowe. Niskie wartości współczynnika oddychowego $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$ uważane są za wskaźniki słabego zaopatrzenia rośliny w wodę [68].

Najbardziej wrażliwy na niedobór wody jest u roślin proces ich wzrostu polegający na powiększaniu ich rozmiarów i masy [36, 71]. Wzrost ten związany jest z powiększeniem liczby i rozmiarów komórek, a przebiega w trzech fazach: 1) podziałów komórkowych, 2) ich elongacji, i 3) różnicowania [85]. W fazie elongacji komórek zachodzi największy przyrost ich rozmiarów. Zwiększanie rozmiarów komórek odbywa się pod wpływem ciśnienia turgorowego rozpierającego ściany komórkowe oraz pod działaniem regulatorów wzrostu [17]. W warunkach deficytu wody etap ten kończy się wcześniej, a różnicowanie komórek rozpoczyna się przed osiągnięciem przez nie pełnych rozmiarów [147]. Oczywiście wpływa to szczególnie ujemnie na wielkość plonów masy organicznej roślin.

Wpływ deficytu wodnego na rozwój i plonowanie roślin uprawnych najpełniej zbadano u zbóż [37, 49, 64, 65, 81, 83, 137, 143]. Stwierdzono w nich, że u zbóż jarych odporność na suszę kształtuje się w poszczególnych fazach rozwoju osobniczego następująco:

$$1 > 2 > 3 > 4 < 5 < 6$$

gdzie: 1 — faza wschodów, 2 — krzewienie, 3 — strzelanie w źdźbło, 4 — kłoszenie i zakwitanie, 5 — zawiązywanie ziarniaków, 6 — dojrzewanie ziarna (dojrzałość mleczna i woskowa). Najmniejsza więc odporność na deficyt wodny występuje u zbóż w okresie kłoszenia i kwitnienia i okres ten należy uważać za krytyczny [82].

W końcowych etapach rozwoju roślin zbożowych susza skraca okres dojrzewania oraz zwiększa względną zawartość białka [77].

Deficyt wodny w roślinach wywołuje także pewne zmiany poziomu fitohormonów [19, 84, 89, 90, 95, 159]. Stosunkowo najwięcej uwagi poświęcono dotychczas kwasowi abscysynowemu (ABA), którego poziom w roślinach zwiększa się kilkakrotnie pod wpływem niedoboru wody i który regulując działanie aparatów szparkowych przystosowuje roślinę do stresu wodnego [19, 31, 60, 61, 76, 84, 117, 166].

Deficyt wodny staje się również przyczyną obniżonej odporności roślin na choroby [121, 122]. Rośliny, które utraciły turgor są łatwo porażone przez *Verticilla* i *Fusaria* oraz inne patogeny wywołujące choroby

naczyniowe [122, 151]. Pozbawione turgoru korzenie buraka cukrowego wykazują znacznie zmniejszoną odporność na *Botritis cinerea*, a zboża w warunkach suszy są mniej odporne na rdzę. Obniżoną odporność roślin na choroby pod wpływem suszy można tłumaczyć uszkodzeniem cytomembran oraz zmniejszonym poziomem niektórych białek „odpornościowych”. Przypuszczalnie utrata wody przez cytoplazmę prowadzi do zwolnienia tempa syntezy związków chemicznych uczestniczących w reakcjach obronnych rośliny.

Wpływ deficytu wodnego roślin na ich podstawowe procesy biochemiczne

U podstaw zmian fizjologicznych wywołanych deficytem wodnym w roślinach leżą najczęściej odpowiednie procesy biochemiczne. Stosunkowo najwcześniej zwrócono uwagę na metabolizm związków azotowych. W licznych badaniach [por. 3, 5, 25, 28, 42, 52, 75, 77, 94, 101, 136] stwierdzono, że w więdnących liściach zmniejsza się ilość azotu ogólnego. Prawdopodobnie zachodzi to na skutek utrudnionego pobierania z gleby [127, 129, 141] oraz zakłóceń dystrybucyjnych w roślinie. Zmniejszeniu ulega również poziom azotu białkowego. Spadek zawartości białek w liściach może zachodzić pod wpływem zahamowania syntezy lub przyspieszonej degradacji [63, 79, 155]. Ta ostatnia zachodzi najpierw w liściach dolnych i starych, w następstwie czego produkty rozpadu przemieszczają się do liści młodych i stożków wzrostu [79]. Jeśli jednak rozpad białek przekroczy pewną wielkość graniczną wówczas nawet najlepsze już warunki wilgotnościowe nie są w stanie zapobiec zamieraniu roślin [136].

Prawdopodobnie przy deficycie wodnym zachodzi w liściach jednocześnie rozkład białek już istniejących i obniżona ich biosynteza. Przypuszcza się, że hamowanie biosyntezy pod wpływem suszy odbywa się głównie na poziomie translacji informacji genetycznej, jakkolwiek są pewne przesłanki wskazujące na możliwość tych zaburzeń już w procesie transkrypcji genetycznej. Zasadniczy mechanizm wstrzymywania biosyntezy białek wiąże się z rozpadem przy deficycie wodnym polisomów na rybosomy [26, 27, 57, 63, 128].

Część białek wielko- i średniocząsteczkowych przechodzi pod wpływem deficytu wodnego w formy drobnocząsteczkowe i rozpuszczalne w wodzie [42, 68, 98]. Ponadto pod wpływem stresu wodnego w makrocząsteczkach białek zachodzą również konformacyjne zmiany. Zmniejsza się wtedy liczba biologicznie i chemicznie czynnych grup $-SH$ i $S-S$, co obniża zdolność białek do tworzenia kompleksów np. z węglowoda-

nami [18, 43, 168] lub też zmniejsza całą trwałość trzeciorzędowej struktury tych cząsteczek i prowadzi do ich rozpadu na pojedyncze łańcuchy peptydowe [50].

W wyniku hydrolizy białek (najpierw zapasowych a później konstytucjonalnych) gromadzą się w roślinach znaczne ilości wolnych aminokwasów, amidów i nawet toksycznego amoniaku [52, 68, 79, 95, 105, 108, 140, 150, 133, 134, 150, 155]. Szczególnie wyraźnie zwiększa się zawartość wolnej proliny (czasami o kilkanaście razy więcej niż pozostałych aminokwasów) oraz nieco mniej ilość asparaginy, argininy, kwasu glutaminowego i asparaginowego. Najmniej zmienia się poziom alaniny, metioniny i waliny [140]. Szybkie i duże zwiększenie zawartości proliny w roślinach podczas suszy wskazuje na jej udział w reakcjach odpornościowych. Najwięcej proliny gromadzi się w blaszkach liściowych, natomiast łodygi i korzenie nie zawierają jej w ogóle [19]. Prawdopodobnie synteza proliny zachodzi w łodydze, skąd następnie przemieszcza się do innych części rośliny [103, 104].

Zmiany w metabolizmie kwasów nukleinowych (NA) podobnie do białek, uwarunkowane są długotrwałością suszy [97, 142]. Przy niewielkim deficycie wodnym zawartość kwasów nukleinowych (DNA, RNA) prawie się nie zmienia bądź też może nawet się zwiększać, natomiast duży deficyt wodny wywołuje spadek ich zawartości [102, 125]. Rozwój roślin przy stałej suszy (35—40% wilgotności gleby) prowadzi niekiedy do wzrostu ilości NA, co można uważać za przystosowanie roślin do nieprzychylnych warunków [142]. Obniżenie zaś poziomu tych związków odbywa się zwykle kosztem degradacji RNA, niekompensowanej jednocześnie ich biosyntezą. Najszybciej rozpadowi pod wpływem wzmożonej aktywności ulega mRNA [27, 79, 102, 127, 155].

Powolne odwadnianie roślin powoduje powstawanie RNA o zmienionym składzie nukleotydowym. Cząsteczki RNA są wtedy bardziej bogate w guaninę i cytozynę. Taki typ RNA (G+C) ma więcej wiązań wodorowych i charakteryzuje się dużą termostabilnością [20, 135]. Zdaniem Shaha i Loamisa [132] zaburzenia we wzroście i rozwoju roślin pod wpływem stresu wodnego są wynikiem zmian w metabolizmie ich RNA i białek.

W przemianach biochemicznych spowodowanych deficytem wodnym stosunkowo mało poznana została rola cukrowców. Stwierdzono jednak, że najpierw zmniejsza się w roślinach ogólna ilość tych związków, a przyczyną tego jest zahamowanie fotosyntezy [48, 73, 162]. Następnie zwiększa się ilość dwucukrów, głównie sacharozy i maltozy. Ich źródłem są rozpadające się wielocukrowce w liściach starych. Zwiększona zawartość cukrów prostych w liściach może być też następstwem zahamowania ich odpływu do innych organów. Pewna ilość sacharozy i innych

cukrowców może przemieszczać się do młodszych części rośliny (stożki wzrostu) zwiększając w nich potencjał osmotyczny i natężenie oddychania. Zjawiska te mają dla organizmu cechy obronne. W końcowej fazie dwucukry rozpadają się na jednocukry a towarzyszy temu dalsze wzmożenie oddychania, po czym następuje ogólny spadek zawartości cukrowców [169]. Stwierdzono jednak, że im rośliny są bardziej odporne na suszę tym mniejszym zmianom ulega ich metabolizm cukrowców [48].

Dotychczas w roślinach najmniej zbadane w warunkach deficytu wodnego zostały przemiany tłuszczowców [63, 91]. Wiadomo tylko, że w wyniku wzmożonej w takich warunkach aktywności lipaz następuje rozpad tłuszczowców złożonych na prostsze związki (102). Prawdopodobnie zmiany te dotyczą również lipoproteidowych błon cytoplazmatycznych.

Opisane wyżej zaburzenia w przemianach fizjologiczno-biochemicznych są wynikiem zmian w działalności licznych enzymów. Na ogół niezbyt głęboki deficyt wodny wywołuje aktywację enzymów z klasy hydrolaz (proteaz, α i β — amylaz, karbohydraz, lipaz), niektórych oksydoreduktaz (katalazy, peroksydazy, oksydazy kwasu askorbinowego), i rybonukleaz; natomiast duże straty wody prowadzą do inaktywacji tych enzymów [48, 63, 68, 155, 157, 161]. Bardzo wrażliwa na deficyt wodny jest reduktaza azotanowa; jej aktywność szybko maleje już przy niewielkim braku wody [1, 8, 23, 68, 173]. Zasadniczo enzymy komórek roślinnych, dzięki powiązaniu z organellami i strukturami komórkowymi, są dość odporne na działanie suszy i tylko duże ubytki wody powodują konformacyjne lub denaturacyjne zmiany prowadzące do ich inaktywacji. Jednakże mechanizm tego zjawiska nie jest dokładnie poznany. Prawdopodobnie na skutek zmian w strukturze trzeciorzędowej białka i osłabienia wiązań α — spiralnych zostają zniszczone centra aktywne enzymów [3]. Przyczyną inaktywacji może być też powstawanie wiązań wewnątrz lub międzycząsteczkowych typu S—S [79].

Odporność roślin na suszę

Pojęcia odporności roślin na suszę

Okresowa bądź sporadyczna susza występuje na większości terenów uprawnych kuli ziemskiej, toteż problem odporności roślin na jej działanie zajmował ludzi od dawna. Poszukiwano gatunków i odmian odpornych na suszę.

Dotychczas w literaturze fachowej spotyka się różne pojęcia odporności roślin na suszę. Zdaniem Tumanova i Maksimova pod po-

jęciem odporności roślin na suszę należy rozumieć zdolność roślin do wytrzymania więdnienia. Henckel [52, 53] zaś za odporność roślin uważa zdolność do znoszenia ujemnych skutków deficytu wodnego i przegrzania. Według jeszcze innych autorów [129, 130] właściwość ta polega na możliwości odbudowy procesów fizjologicznych i biochemicznych po przejściu suszy. Z rolniczego punktu widzenia za najbardziej właściwe wydaje się określenie odporności na suszę jako zjawiska polegającego na zdolności do znoszenia okresowych deficytów wodnych bez głębszych następstw dla wzrostu, rozwoju i planowania roślin [16, 49].

Odporność roślin na suszę jest cechą dziedziczną, modyfikowaną wydatnie przez wpływy środowiskowe [33, 106]. Rozwija się ona w trakcie indywidualnego rozwoju roślin i wówczas zależy także od jego etapu [33, 38, 52, 79, 81, 87, 139]. Zawsze też jest ona właściwością bardzo zmienną i uzależnioną od warunków rozwoju roślin przed suszą, w czasie jej trwania i po suszy. W procesie rozwoju filogenetycznego rośliny wykształciły szereg cech przystosowanych, chroniących je przed ujemnym działaniem deficytu wodnego. Można więc wyróżnić kilka grup roślin, które w różny sposób przystosowały się do suszy. Najogólniej, cytując za Gejem [38], można wydzielić cztery zasadnicze ich typy: a) rośliny posiadające specyficzną budowę morfologiczno-anatomiczną, b) rośliny unikające suszy, c) rośliny wytrzymujące znaczne odwodnienie dzięki pewnym cechom fizjologicznym oraz d) rośliny o pośrednim typie stanowiące kombinację różnych cech przystosowawczych z trzech wyżej wymienionych typów. Szczegółowy podział roślin pod względem ich kseryzmu podaje Parker [106].

Do roślin o specyficznej budowie morfologiczno-anatomicznej należą kserofity, charakteryzujące się zredukowaną powierzchnią liści, małymi rozmiarami komórek i nielicznymi drobnymi szparkami. Otoczone są zwykle grubą kutikulą i gęstym kutnerem dzięki czemu transpiracja jest poważnie ograniczona. Silny i głęboki system korzeniowy zaopatruje je wystarczająco w wodę. Do tej grupy należą również sukulenty tj. rośliny mające zdolność do gromadzenia wody w swoich organach.

Zjawisko odporności roślin polegające na „unikaniu suszy” uwarunkowane jest pewnymi właściwościami biologicznymi nabytymi w procesie ewolucji [106]. Rośliny tego typu mają często skrócone niektóre fazy rozwoju, lub też skrócony jest ich cały okres wegetacji. Do tej grupy roślin można zaliczyć tzw. efemerydy (rośliny krótkotrwałe) odbywające swój cykl życiowy w krótkim i sprzyjającym okresie czasu. Pozostałe pory roku przeżywają w postaci dojrzałych owoców i nasion, odpornych na wysychanie.

Rośliny należące do trzeciego typu są wytrzymałe na suszę dzięki pewnym cechom fizjologicznym jak np. zdolność do utrzymywania

znacznych ilości wody przez koloidy komórkowe, rozwój silnych systemów korzeniowych itp. Zagadnienia te zostaną omówione szerzej w dalszej części artykułu.

Początkowo sądzono, że zasadniczą cechą odporności na suszę jest zdolność roślin do zużywania jak najmniejszych ilości wody, sądzono przy tym, że najwierniejszym wskaźnikiem fizjologicznym tej odporności jest słaba transpiracja [30]. Późniejsze badania Parkera [106] wykazały bezpodstawność tego poglądu. Istnieją bowiem rośliny odporne na suszę o intensywnej gospodarce wodnej m. in. dzięki silnie rozwiniętemu systemowi korzeniowemu [72]. Listowski [82] sugeruje nawet, że współczynnik transpiracji jest słabym wskaźnikiem wrażliwości roślin na deficyt wody i ma znaczenie tylko porównawcze u bardzo bliskich biotypów.

W późniejszym okresie, głównie w oparciu o badania Levitta, [78, 79] Maksimowa [85] i Stockera [144] rozwinął się pogląd, że odporność na niesprzyjające czynniki środowiskowe w tym i na suszę zależy od fizykochemicznych właściwości cytoplazmy. Na tej podstawie Stocker [144] opracował teorię dwufazowej reakcji roślin na suszę (omówioną wyżej), zaś Levitt [78] wysunął hipotezę o uniwersalności fizjologicznych mechanizmów odporności na suszę, mróz i zasolenie.

Mechanizmy odporności roślin na suszę

Przedstawione próby wyjaśnienia mechanizmu odporności roślin na suszę z upływem lat coraz mniej zadawały badaczy, wobec czego zaczęto poszukiwać nowych i lepszych jego interpretacji [68, 70, 79]. Przede wszystkim zwrócono uwagę, że zjawiska odpornościowe są realizowane na kilku poziomach funkcjonowania rośliny. Na przykład według Henckla [52] i innych autorów [57, 58, 72, 127, 129] w przystosowaniu roślin do suszy ważną rolę odgrywają czynniki genetyczne oraz fizjologiczne, realizowane na poziomie cząsteczkowym i komórkowym.

Na podstawie analizy piśmiennictwa oraz badań własnych dochodzimy do wniosku, że wykształcenie u roślin odporności na suszę może polegać na wytwarzaniu mechanizmów obronnych działających na trzech różnych poziomach, a mianowicie: 1) mechanizmu morfologiczno-anatomicznego działającego na poziomie całego organizmu lub poszczególnych organów; 2) mechanizmu fizjologicznego działającego na poziomie komórek i tkanek; 3) mechanizmu biochemicznego działającego na poziomie cząsteczkowym; 4) mechanizmów odporności łącznych i pośrednich.

Mechanizm morfologiczno-anatomiczny. Liczne przystosowania morfologiczne i anatomiczne umożliwiają roślinom przetrwanie suszy. Duży system korzeniowy z korzeniem palowym (lucerna,

lubin, burak) lub wiązkowym (kukurydza, żyto) daje roślinom przewagę nad innymi w zapobieganiu bądź łagodzeniu ujemnych wpływów suszy [111, 112, 163]. Podobne funkcje spełniają też przystosowania roślin do ograniczania transpiracji jak np. redukcja powierzchni liściowej, zrzucanie liści, zwijanie się ich, pokrycie kutnerem, kutyną lub woskiem, budowa aparatów szparkowych, ich rozmieszczenie i funkcjonowanie, gęstość wiązek przewodzących i in. [16, 24, 59, 106, 153]. Również rozmiary komórek wpływają na stopień odporności roślin na suszę. Odmiany o komórkach małych są zazwyczaj bardziej odporne od odmian o komórkach dużych [80]. Na podstawie tej cechy można między innymi prowadzić wczesną selekcję zbóż odpornych na suszę [16, 73].

U niektórych gatunków roślin występuje specyficzny rodzaj odporności zwany odpornością pozorną, a polegający na unikaniu suszy. Częściowa odporność pozorna występuje u żyta ozimego, którego rozwój wyprzedza posuchę wiosenną lecz u którego występuje też duży system korzeniowy, odpowiednią budowa liści itd. Pozorną odporność roślin można kształtować w hodowli oraz regulować częściowo uprawą [62].

Mechanizmy fizjologicznej odporności na suszę funkcjonują na poziomie komórek i tkanek. Ich podstawą jest dążenie do związania i zatrzymania przez tkanki dużej ilości wody oraz utrzymania w okresie suszy metabolizmu na odpowiednim poziomie. Przypuszczalnie część tych mechanizmów jest jednakowa lub bardzo podobna u różnych gatunków [33]. Na przykład wytworzenie zwiększonej ilości koloidów hydrofilnych w komórkach i tkankach [51, 106, 162], nagromadzenie pod wpływem deficytu wodnego w wodniczkach dużej ilości substancji osmotycznie czynnych i obniżenie potencjału wodnego tkanek [113, 114, 164], wzmożenie oddychania tkanek więdnących (dostarczającego wody; [54]), przebudowa struktury części białek itp., mogą u różnych gatunków przebiegać według podobnych zasad.

Powszechny sposób ochrony tkanek przed suszą polega na gromadzeniu w wodniczkach cukrów, aminokwasów, kwasów organicznych i innych związków organicznych powstających z rozpadu (hydrolitycznego) różnych biopolimerów. Rozpad następuje głównie w liściach i tkankach starych a ich gromadzenie w organach i tkankach młodych. Mechanizm ten związany jest też z dużym nasileniem oddychania, które dostarcza wody, energii i różnych metabolitów pośrednich [54]. Wytworzony w mitochondriach NADH przemieszcza się częściowo do retikulum endoplazmatycznego i służy do detoksykacji niektórych produktów rozpadu.

Jednym ze sposobów zwiększania ilości wody związanej w tkankach

jest przebudowa białek cytoplazmy. Wiadomo, że jakość białek komórkowych wpływa na określone uporządkowanie cząsteczek wody w komórce i jej gospodarke wodną [2]. Pod wpływem suszy następuje w tych białkach rozerwanie wiązań dwusiarkowych do grup SH. Prowadzi to do nasilenia hydratacji zmienionych białek i zwiększania ilości wody związanej [3, 4, 43, 51]. Po ustąpieniu suszy zmiany te nie zanikają od razu lecz wykazują tendencję do powolnego ustępowania [18]. Warto jednak pamiętać, że wśród badaczy brak jest jednolitego stanowiska w przypisywanej grupom S—S i SH ważnej roli w mechanizmach odpornościowych roślin [79, 149].

Cytoplazmatyczny mechanizm odporności na suszę (podobnie jak i mrozoodporności) jest według Parkera [107] związany z ochronną rolą cukrów takich jak heksozy i pentozy, które łącząc się z białkami w miejscach utraconej wody chronią w ten sposób ich grupy czynne i zapobiegają wysalaniu białek. Niektóre cukry zabezpieczają także przed inaktywacją DNA i RNA, a więc związki odpowiedzialne za przekazywanie informacji genetycznej.

Mechanizm biochemiczny działa na poziomie cząsteczkowym i ma podstawowe znaczenie w reakcjach obronno-przystosowawczych roślin w warunkach suszy. Ma on za zadanie zachowanie zdolności organizmu do biosyntezy białek w czasie trwania suszy i po jej przejściu. Odbudowa strukturalnej i funkcjonalnej organizacji cytoplazmy wiąże się zawsze ze zdolnością organizmu roślinnego do biosyntezy białek. Właściwość ta stanowi podstawę działania każdego biologicznego mechanizmu naprawczego.

Proces biosyntezy białek pozostaje w ścisłej zależności od stanu polisomów. Pod wpływem odwodnienia i przegrzania organizmu wzrasta się aktywność endogennych rybonukleaz rozkładających w pierwszej kolejności mRNA. Następuje wówczas rozpad polisomów do pojedynczych rybosomów i ich podjednostek, a intensywność biosyntezy białek raptownie się obniża. W przypadku gdy działanie deficytu wodnego nie jest śmiertelne, struktury te podlegają ponownej odbudowie. Umożliwia to syntezę białek budulcowych i katalicznych tak ważnych w odnowie metabolizmu. Doświadczalnie stwierdzono, że im rośliny są bardziej odporne na suszę tym bardziej trwale mają układy polisomów [54, 57, 58].

Równoległe ze spadkiem potencjału chemicznego wody wzrasta w roślinach zawartość wolnych aminokwasów i ich amidów. Szczególnie duża rola w reakcjach obronnych roślin przypisywana jest prolinie [11, 113, 130, 131, 140, 165]. Zdaniem badaczy węgierskich [103, 104, 105] poziom proliny nagromadzonej w liściach świadczy o odporności roślin na suszę. Jednakże z poglądem takim trudno się zgodzić, ponieważ pojawienie się dużej ilości wolnej proliny w uszkodzonych przez suszę

komórkach nie jest przyczyną lecz skutkiem destrukcji niektórych białek [107].

Na ogół sądzi się, że wzrost ilości wolnych aminokwasów jest nie tylko wynikiem hydrolizy białek lecz również efektem wiązania toksycznego amoniaku powstającego z rozpadu związków białkowych. Prawdopodobnie rośliny średnio odporne na suszę (słonecznik) wiążą amoniak do soli amonowych i amidów, zaś rośliny bardziej odporne nie wytwarzają amoniaku w ogóle [54]. Detoksykacja amoniaku poprzez włączenie go do amidów stanowi pośrednią drogę obrony roślin przed zatruciem [52]. Bezpośrednią natomiast obroną jest wzmożona biosynteza białka w okresie trwania suszy i po jej przejściu.

Jedną z ważnych właściwości roślin odpornych na suszę jest zdolność do zachowania przez ich enzymy działalności syntetycznej przy znacznej nawet utracie wody (136). Największe znaczenie ma w tym wypadku duża stabilność enzymów biorących udział w syntezie białek [4, 79]. Ewentualny zaś wzrost aktywności tych enzymów tłumaczony jest zwiększeniem zawartości aminokwasów siarkowych.

Procesy przystosowawcze roślin do suszy wiążą się również z metabolizmem kwasów nukleinowych. Wiadomo, że zmiany w metabolizmie tych związków prowadzą do zaburzeń w biosyntezie białek. Zdaniem wielu autorów [54, 55, 69, 124, 130] przywrócenie roślinom normalnego metabolizmu i fizjologicznych funkcji po ustąpieniu suszy zależy od zawartości kwasów nukleinowych. Zwykle rośliny bardziej odporne na suszę zawierają tych związków więcej od roślin mniej odpornych. Wykazano jednak, że krótkotrwałe działanie deficytu wodnego i podwyższonej temperatury nie wywołuje większych zmian w zawartości DNA i RNA. Trwałość NA a więc i aparatu genetycznego stanowi podstawę prawidłowego funkcjonowania mechanizmu naprawczego roślin.

Przedstawione powyżej poglądy, teorie i hipotezy dotyczące mechanizmów odporności roślin na suszę nie wyczerpują całości zagadnienia. U różnych roślin, w zależności od właściwości osobniczych i siedliskowych, dominuje zazwyczaj jeden z trzech opisanych mechanizmów odporności, pozostałe zaś działają pośrednio lub uzupełniająco. Niekiedy sposób obrony roślin przed deficytem wody może stanowić kombinację mechanizmu morfologiczno-anatomicznego, fizjologicznego i biochemicznego. Nie wykluczony jest też tzw. łączny mechanizm odporności oparty na równoczesnym działaniu wszystkich trzech mechanizmów odpornościowych realizowanych na różnych poziomach. Zawsze jednak pierwszoplanową rolę odgrywa metabolizm białek i kwasów nukleinowych, od którego zależy sposób obrony roślin przed ujemnym działaniem deficytu wodnego i sprawność mechanizmów naprawczych. Istota więc większości

mechanizmów odpornościowych tkwi w aparacie genetycznym i możliwości realizacji zawartych w nim właściwości.

Próby zwiększenia odporności roślin na suszę

Zagadnieniem podwyższania odporności roślin na suszę zajmowało się wielu badaczy [33, 39, 49, 54, 55, 88, 106, 126, 131, 143, 158]. Henckel [52] opracował metodę przedsewnego hartowania roślin polegającą na podsuszaniu uprzednio napeężniałych nasion. Zdaniem tego autora i jego współpracowników wyrosłe z takich nasion rośliny charakteryzują się podwyższoną odpornością, dzięki czemu zdolne są do wydawania stale wysokich plonów. Jednakże próby takiego sposobu hartowania roślin uprawnych, przeprowadzone w warunkach polskich, nie potwierdziły dodatniego wpływu tego procesu na plonowanie [39, 158]. Przypuszczalnie hartowanie w znacznej mierze zależy od właściwości genetycznych roślin i nie wszystkie gatunki ulegają łatwo temu zabiegowi. Zwiększenie odporności roślin na suszę uzyskano również przez opryskiwanie roślin adeniną, cynkiem, borem i molibdenem [118, 127]. Adenina hamuje aktywność rybonukleaz zaś mikroelementy aktywują niektóre enzymy spełniające funkcje naprawcze.

Odporność na suszę zbóż w dużej mierze zależy od dojrzałości wysiewanego ziarna [49, 143]. Najbardziej odporne są rośliny wyrosłe z ziarna zebranego w dojrzałości pełnej oraz rośliny wyrosłe z ziarna o dojrzałości mlecznej. Rośliny najlepiej rozwijające się, to jest wyrosłe z ziarna zebranego na początku dojrzałości woskowej, są najmniej odporne na suszę, zaś najbardziej odporne na mróz.

Nie opublikowane jeszcze badania przeprowadzone w Instytucie Biologii Roślin AR-T w Olsztynie wykazały, że omawiana właściwość roślin zależy także od jakości rozmiarów wysiewanego ziarna zbóż. Rośliny najbardziej odporne wyrastają z ziarna najdrobniejszego, natomiast ziarno największe wydaje rośliny najmniej odporne na suszę.

Hodowlane możliwości poprawy odporności roślin uprawnych na suszę

Genetyczne uwarunkowania odporności roślin na suszę pozostają do obecnej chwili nie w pełni jasne. Trudność bliższego poznania omawianej właściwości leży w jej złożonym i dynamicznym charakterze, zależnym od indywidualnego rozwoju rośliny i warunków hydrotermicznych siedliska. Genetyczna więc analiza odporności na suszę zależy od dokładnego zbadania jej fizjologicznego i biochemicznego charakteru [72, 171].

Powszechnie wiadomo, że właściwość ta u roślin uwarunkowana jest przez geny polimeryczne (kumulatywne), to jest geny należące do różnych par alleli, których efekty działania sumują się. U kukurydzy odporność na suszę określana jest przez allele Su_1-su_1 z czwartego chromosomu, $Pr-pr$ — z piątego oraz $C-c$ z dziesiątego chromosomu [33]. Wiadomo również, że odporność roślin na suszę jest cechą sprzężoną z innymi właściwościami jak np. wysokość plonu, mała liczba ziarniaków w kolbach kukurydzy, bezpłodność kwiatów, niezgodność kwitnienia kwiatostanów męskich i żeńskich itd. Zazwyczaj odmiany roślin uprawnych odporne na suszę w takich krajach jak Hiszpania, Portugalia, Grecja, Algeria, Maroko cechuje niskie plonowanie [33].

Hodowlę odmian odpornych na suszę prowadzi się najczęściej za pomocą metod selekcji i krzyżowania [35, 171]. Obecność różnych mechanizmów odpornościowych u roślin sprawia pewne trudności w pracy hodowlanej i pociąga za sobą konieczność stosowania różnych typów krzyżówek i selekcji. Jako komponentów do krzyżowania używa się odmian lub ekotypów pochodzących z warunków stepowych. U mieszańców uzyskanych z form o różnej reakcji na suszę można spodziewać się wystąpienia zjawiska transgresji [62].

W ostatnich latach w USA szeroko rozpowszechniły się prace hodowlane nad stworzeniem odpornych na suszę mieszańców kukurydzy. Stwierdzono, że linie wsobne mogą dobrze przekazywać geny odporności na suszę. Mieszańce takie są perspektywiczne dla stref niedostatecznego uwilgotnienia.

W tworzeniu form odpornych na suszę dużą rolę mogą odegrać mutacje zarówno chromosomowe jak i genowe. Interesujące wyniki w tym zakresie uzyskano z mutacjami karłowatości u kukurydzy. Odporne na suszę formy karłowe pozostawały dłużej zielone i odznaczały się wysoką produktywnością fotosyntezy [33].

Przed hodowcami roślin stoi jeszcze inne zagadnienie do rozwiązania; formy odporne na suszę z reguły lepiej plonują w latach suchych, zaś w latach normalnych wydają plony niższe od odmian nieodpornych. Zagadnienie to stawia przed hodowlą problem homeostazy genetycznej to jest zdolności organizmu do utrzymywania równowagi biologicznej pod wpływem genetycznej samoregulacji. Zdaniem Dubinina [33] stworzenie homeostatycznej populacji opartej na adaptacji określonych systemów genetycznych jest jedną z dróg prowadzących do zwiększenia plonowania roślin uprawnych. Modelowym przykładem takiego rozwiązania może być stworzenie populacji kukurydzy posiadającej w swym genotypie bloki genów przeniesione z *Euchlaena mexicana* (roślina blisko spokrewniona z kukurydzą).

Dubinina [33] wskazuje również na konieczność prowadzenia prac ba-

dawczych w kierunku rozwoju metod regulacji syntezy białek w komórce w oparciu o fundamentalne zasady biochemii i genetyki molekularnej. Być może efekty tych prac dałyby podstawę do zewnętrznej kontroli stopnia naprawy uszkodzeń posuszowych.

Wyhodowane formy odporne muszą zatem charakteryzować się wysokim plonowaniem w czasie suszy lub zdolnością szybkiego rekompensowania wydajności w okresach deszczowych. Ze względu na ograniczenie fotosyntezy podczas deficytu wodnego na skutek zamykania szparek oddechowych, należy dążyć do wyselekcjonowania form, u których mechanizm odporności zapewnia wysoką aktywność asymilacji CO₂ nawet przy obniżonej transpiracji.

W warunkach suszy zachodzi silna redukcja aparatu liściowego, wobec czego wskazany jest wybór form wykazujących zwiększoną aktywność pozostałych części zielonych jak na przykład u zbóż liścia flagowego, źdźbła i kłosa. U roślin pastewnych bardzo pożądanym jest szybki odrost regeneracyjny zielonej masy [62].

Z uwagi na zmniejszające się zasoby wody w rolnictwie bardzo ważnym staje się kierunek hodowli prowadzący do uzyskania odmian o stosunkowo małych wymaganiach wodnych i oszczędnej gospodarce wodnej [35].

LITERATURA

1. Acharya U.H., Desai H.C.: Surr. Sci. (India), 43, 17, 538, 1974.
2. Aleksiejew A.M.: (w) Vodnyj režim rastienij i ich produktywnost, Izd. „Nauka”, Moskwa, 1968.
3. Aleksiejewa V.J., Gusiev N.A., Muravieva A.S.: Fizjologia vodoobmiena i ustojcivosti rastienij, 2, 64, Izd. „Kazanskogo Un-ta”, Kazań, 1971.
4. Aleksiejewa V.J., Muravieva A.S.: Sostojanije vody i vodnyj obmien u kulturnych rastienij (Pietinov, red.), Izd. „Nauka”, Moskwa, 1971.
5. Aleksiejewa V.J., Ramazanova L.Ch.: Dokł.: AN SSSR, 209, 1, 235, 1973.
6. Alieva S.A., Tagajeva S.V., Tairbekov M.G., Kasatkina V.S., Vagabova M.E.: Fizjoł. Rast., 18, 494, 1971.
7. Badanova K.A., Lievina V.V.: (w) Fizjologia zasuchoustojčivosti rastienij (Henckel, Prokofiev, red.), 86, Izd. „Nauka” Moskwa, 1971.
8. Bardzik I.M., Marsh H.V., Haris I.R.: Plant Physiol. 47, 6, 828, 1971.
9. Bars M.D.: (w) Water deficits and Plant growth (Kozłowski, ed.), I, 235. Acad. Press. New York, London, 1968.
10. Barskaja E.J., Balina N.V.: Fizjoł. i Biochim. Kult. Rastienij, 2, 4, 416, 1970.
11. Baskin C.C., Baskin J.M.: Oecologia, 17, 1, 11, 1974.
12. Bibl R.: Citołogičeskije osnovy ekologii rastienij, Izd. „Mir”, Moskwa, 1965.

13. Biezugłov V.K., Černyševa L.M.: Sb. aspirantsk. rabot. Kazan. Un-t. jestiestv i biologia, 37, Kazań, 1974.
14. Brachel J., Mousseau M.: *Physiol. Veget.*, 12, 2, 123, 1974.
15. Brock T.D.: *Planta*, 124 1, 13, 1975.
16. Budin K.Z.: Problemy borby s zasuchoj i rost proizvodstva sielskochozjastviennyh rastienij (Pannikov i in., red.), 87, Izd. „Kołos”, Moskva, 1974.
17. Burstrom H.G.: *Z. Pflanzenphysiol.*, 75, 1, 53, 1975.
18. Chochołova L.P.: Vodnyj režim sielskochozjastviennyh rastienij (Pietinov, red.), 143, Izd. „Nauka”, Moskva, 1969.
19. Chojnacka D.: *Wiad. Bot.*, 19, 4, 219, 1975.
20. Crafts A.S.: Water deficits and plant growth (Kozłowski, ed.), I, 85, Acad. Press. New York, London, 1968.
21. Czerski J., Sosińska A., Kozłowska Z.: *Acta Soc. Bot. Pol.*, 43, 4, 465, 1974.
22. Czerwiński W.: *Fizjologia roślin*, PWN, Warszawa, 1976.
23. Darbyshire B.: *Physiol. Plant.*, 25, 1, 80, 1971.
24. Daubenmire R.F.: *Rośliny i środowisko*, PWN, Warszawa, 1973.
25. Dembińska H.: *Rocz. Nauk Roln.*, 96-A-4, 73, 1970.
26. Dhindsa R.S.: *Z. Pflanzenphysiol.*, 76, 82, 1976.
27. Dhindsa R.S., Bewley J.D.: *J. Exp. Bot.*, 27, 513, 1976.
28. Dmochowski J., Duczmal K.: *Szczec. Tow. Naukowe*, 4, t.XXV, 1965.
29. Domański R.: *Wiad. Bot.*, 8, 3, 2, 87, 1959.
30. Domański R.: *Wiad. Bot.*, 8, 3—4, 231, 1964.
31. Dörfling K., Sonka B., Tietz D.: *Planta*, 121, 1, 57, 1974.
32. Dubé P.A., Sterenson K.R., Thurtell G.W., Hunter R.B.: *Can. J. Plant Sci.*, 55, 2, 565, 1975.
33. Dubinin H.P.: Problemy borby s zasuchoj i rost proizvodstva sielskochozjastviennoj produkcji, Izd. „Kołos”, Moskva, 1974.
34. Duysen M.E., Freeman T.P.: *Physiol. Plant.* 31, 4, 262, 1974.
35. Gajewski W.: *Genetyka ogólna i molekularna*, PWN, Warszawa, 1976.
36. Gates C.T.: Water deficits and plant growth (Kozłowski, ed.), II, 135, Acad. Press. New York and London, 1968.
37. Gej B.: *Acta Agrobot.*, 8, 201, 1959.
38. Gej B.: *Wiad. Bot.*, 5, 2, 137, 1961.
39. Gej B.: *Acta Agrobot.*, 11, 5, 1962.
40. Gienierozova I.P.: *Fizjoł. Rast.*, 23, 5, 921, 1976.
41. Głazewski S.: *Pam. Puł.*, 64, 209, 1975.
42. Gniewkowska H., Grzesiuk S., Login A., Małkowska E., Sójka E.: *Biul. IHAR*, 1—2, 5, 1975.
43. Gonik S.A.: *Fizjologia vodoobmiena i ustojčivosti rastieniej*, 2, 101, Izd. „Kazanskogo Un-ta”, Kazań, 1971.
44. Gordon L. Ch., Aleksiejeva V.J., Bičurina A.A., Golubiev A.I., Kašapova Ł. A., Černyš O.O., Gerasimov N.N.: *Fizjoł. Rast.*, 22, 5, 918, 1975.

45. Graber A.L., El-Kadi M., El-Saidi M.T., El-Zeiny H.A.: Z. Ackerund Pflanzenbau, 140, 3, 199, 1974.
46. Grabiec B.: Biul. IHAR, 6, 65, 1967.
47. Graziani J., Livne A.: Physiol. Plant., 30, 2, 129, 1974.
48. Grzesiuk S., Pietrzak K., Rostek W., Sójka E.: Zeszyt. Nauk. AR-T Olsztyn, 17, 137, 1976.
49. Grzesiuk S., Sójka E.: Zeszyt. Nauk. WSR Olsztyn, 19, 402, 279, 1965.
50. Gusiev N.A.: Vodnyj režim sielskochozjastviennych rastienij, Izd. „Nauka”, Moskva, 1969.
51. Henckel P.A.: Fizjologia ustojčivosti rastienij. Izd. „Ak. Nauk SSSR”, Moskva, 1960.
52. Henckel P.A.: Fozjologia zasuchoustojčivosti rastienij (Henckel, Prokofiev, red.), 5, Izd. „Nauka”, Moskva, 1971.
53. Henckel P.A.: Agrochimica, 19 5, 431, 1975.
54. Henckel P.A.: Fizjoł. i Biochim. Kult. Rast., 8, 132, 1976.
55. Henckel P.A., Badanova K.A., Andriejeva I.N.: Fizjoł. Rast., 14, 3, 494, 1967.
56. Henckel P.A., Prokofiev A.A., (red.): Fizjologia zasuchoustojčivosti rastienij, Izd. „Nauka”, Moskva, 1971.
57. Henckel P.A., Satarova N.A., Bleckman G.I., Tvorus E.K.: Fizjoł. Rast., 21, 1, 113, 1974.
58. Henckel P.A., Satarova N.A., Tvorus E.K.: Fizjoł. Rast., 19, 5, 1041, 1972.
59. Hinckley T.M., Bruckerhoff D.N.: Can. J. Bot., 53, 1, 62, 1975.
60. Hoad G.V.: Planta, 113, 4, 367, 1973.
61. Hoad G.V.: Planta, 124, 1, 25, 1975.
62. Hoffman W., Mudra A., Plarre W.: Ogólna hodowla roślin, PWRiL, Warszawa, 1975.
63. Hsiao T.C.: Ann. Rev. Plant Physiol., 24, 519, 1973.
64. Jackowska J., Listowski A., Uliński G.: Rocz. Nauk Rol., 72-A-1, 1955.
65. Kamińska J., Mazgalska W.: Pam. Puł., 47, 161, 1971.
66. Kasjan S.N.: Fotosintez, rost. i ustojčivost' rastienij, Izd. „Naukova Dumka”, Kijev, 1971.
67. Koeppe D.E., Miller R.J., Bell D.T.: Agronomy J., 65, 4, 506, 1973.
68. Kozlovski (ed.): Water deficits and plant growth. Acad. Press., New York, London, 1968 i 1972.
69. Kozusko N.N., Udovienko G.V.: Fizjoł. Rast., 22, 6, 1239, 1975.
70. Kramer P.J.: Plant Physiol., 54, 4, 463, 1974.
71. Krukova E.B., Motorina M.V.: Fizjoł. Rast., 21, 1, 40, 1974.
72. Kursanov A.L.: Problemy borby s zasuchoj i rost proizvodstva sielskochozjastviennoj produkcji, Izd. „Kolos”, Moskva, 1974.
73. Kušnirenko M.D., Batyr R.A., Piečerskaja S.N., Miedviedieva T.N.: Fizjologia zasuchoustojčivosti rastienij (Henckel, Prokofiev, red.), 151, Izd. „Nauka”, Moskva, 1971.

74. Kušnirenko M.D., Krukova E.V.: *Fizjoł. Rast.*, 20, 3, 582, 1973.
75. Kušnirenko M.D., Piečerskaja S.N.: *Sostojanie vody i vodnyj obmien u kulturnych rastienij*, 226, Izd. „Nauka”, Moskva, 1971.
76. Larque — Saavedra A., Wain R.L.: *Nature*, 251, 5477, 716, 1974.
77. Lazarov N.: *NRB*, 7, 2, 13, 1974.
78. Levitt J.: *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 2, 245, 1951.
79. Levitt J.: *Responses of plants to environmental stresses*, Acad. Press., New York, London, 1972.
80. Liovi A., Sikievic F.: *Struktura i funkcja kletki*, Izd. „Mir”, Moskva, 1971.
81. Listowski A.: *Rocz. Nauk Rol.*: 65-A-1, 7, 1952.
82. Listowski A.: *Zeszyt. Problem. Nauki Pol.* 3, 55, 1955.
83. Listowski A., Czarnowski J., Kaczorkówna S., Sawicka G.: *Rocz. Nauk Roln.*, 72-A-3, 373, 1956.
84. Livne A., Vaadia J.: *Water deficits and plant growth* (Kozlovski, ed.), 235, Acad. Press. New York, London, 1972.
85. Maksimov N.A.: *Izbrannyje raboty po zasuchoustojčivosti rastienij*, 1, Izd. „Akad. Nauk SSSR”, Moskva, 1952.
86. Malofiejev V.M., Bielikov P.S.: *Sch — choz. Biol.*, 5, 6, 869, 1970.
87. Markowski A., Pojnar E.: *Rocz. Nauk Roln.*, 83-A-1, 25, 1960.
- 87a. Meidner H., Sheriff D.W.: *Water and plants*. Blackie a. Son, Glasgow—London, 1976.
88. Michniewicz M., Chromiński A.: *Rocz. Nauk Roln.*, 81-A-2, 383, 1960.
89. Michniewicz M., Galoch E.: *Bull. Acad. Polon. Sci., Ser. Sci. Biol.*, 20, 5, 1972.
90. Mizrahi I., Blumenfeld A., Richmond A.: *Plant Physiol.*, 46, 169, 1970.
91. Mohapatra S.C., Patlee H.E.: *Physiol. Plant.*, 28, 2, 320, 1973.
92. Moldau H.A.: *Fizjoł. Rast.* 19, 6, 1139, 1972.
93. Moldau H.A.: *Vodnyj obmien v osnovnych tipach rastienij SSSR kak element krugovorota vieščestva i energii*, 42, Izd. „Nauka”, Novosibirsk, 1975.
94. Morilla C.H., Boyer J.S., Hageman R.H.: *Plant Physiol.*, 51, 5, 817, 1973.
95. Most B.H.: *Planta*, 101, 67, 1971.
96. Munns R., Pearson C.I.: *Austral. J. Plant. Physiol.*, 1, 4, 529, 1974.
97. Nazirov N.N., Tašmatov N.T.: *Fizjoł. i Biochim. Kult. Rast.*, 7, 2, 203, 1975.
98. Naylor A.W.: *Water deficits and plant growth* (Kozlowski, ed.), III, 241, Acad. Press., New York, London, 1972.
99. Nobel P.: *Fizjologia rastitelnoj kletki*, Izd., „Mir”, Moskva, 1973.
100. Okuncov M.M., Rońżina O.A., Lipniagova L.A.: *Fizjoł. i Biochim. Kult. Rast.*, 8, 257, 1976.
101. Olejnikova T.V.: *Dokł. AN SSSR*, 201, 1, 250, 1971.
102. Ostrovskaja T.V., (red.): *zasuchoustojčivost ozimej pszenicy* Izd. „Kołos”, Moskva, 1975.

103. Palfi G., Bitó M., Palfi Z.: *Fizjol. Rast.*, 20, 2, 233, 1973.
104. Palfi G., Juhasz J.: *Plant and Soil*, 34, 2, 503, 1971.
105. Palfi G., Köves E., Nehez R.: *Növénytermeles*, 23, 3, 219, 1974.
106. Parker J.: *Water deficits and plant growth* (Kozlovski, ed.), I, 195, Acad. Press. New York, London, 1968.
107. Parker J.: *Water deficits and plant growth* (Kozlovski, ed.), III, 125, Acad. Press. New York, London, 1972.
108. Pieters G.A., Zima M.: *Physiol. Plant.*, 34, 1, 56, 1975.
109. Pietinov N.S., Rachimov A.R.: *Sostojanie vody i vodnyj obmien u kulturnych rastienij* (Pietinov, red.), 198, Izd. „Nauka”, Moskva, 1971.
110. Pietinov N.S., Samiejev H.S., Marfina K.G.: *Fizjol. i Biochim. Kult. Rast.*, 6, 1, 9, 1974.
111. Pourat I., Hubac C.: *Physiol. Végét.*, 12, 2, 135, 1974.
112. Procenko D.F., Łukina Ł.F., Musienko N.N.: *Fizjologia zasuchoustojčivosti rastienij* (Henckel, Prokofiev, red.), 189, Izd. „Nauka” Moskva, 1971.
113. Procenko D.F., Szmátko I.G.: *Vodnyj režim sielskochozjastviennyh rastienij* (Pietinov, red.), 282, Izd. „Nauka”. Moskva, 1969.
114. Procenko D.F., Šmátko I.G., Rubaniuk E.A.: *Fizjol. Rast.* 15, 4, 680, 1968.
115. Rachimov G.T.: *Fizjologia i biochimija dikorastuščich Kormovyh rastienij Uzbiekistana*, 99, Izd. „Fan”, Taškient, 1975.
116. Randall A.S., Fiscus E.L., Naylor A.W.: *Plant. Physiol.* 552, 317, 1975.
117. Rasmussen O.S.: *Physiol. Plant.*, 36, 208, 1976.
118. Ratner E., Amočkina T.A.: *Fizjol. Rast.* 19. 1, 125, 1972.
119. Ridley E.I., Tood G.W.: *Crop. Sci.*, 11, 471, 1971.
120. Rubin B.A.: *Fizjologia sielskochozjastviennyh rastienij*, III, Izd. „MGU”, Moskva, 1967.
121. Rubin B.A., Arcichovskaja J.V.: *Biochimia i fizjologia immuniteta rastienij*, Izd. „Vysšaja Škola”, Moskva, 1968.
122. Rubin B.A., Arcichovskaja J.V., Aksienova V.A.: *Biochimia i fizjologia immuniteta rastienij*, Izd. „Vysšaja Škola”, Moskva, 1975.
123. Running S.W., Waring R.H., Rydell R.A.: *Oecologia*, 18, 1, 1, 1975.
124. Ryčkova T.A.: *S—ch. Biologia*, 10, 4, 529, 1975.
125. Samiejev H.C.: *Vodoobmien rastienij pri nieblagopriatnyh usloviach sredy*, 103, Izd. „Štiinca”, Kišinieŭ, 1975.
126. Samurlov F.D.: *DAN SSSR, s biol.*, 197, 2, 484, 1971.
127. Satarova N.A.: *Fizjologia zasuchoustojčivosti rastienij* (Henckel, Prokofiev, red.), 28, Izd. „Nauka”, Moskva, 1971.
128. Satarova N.A.: *Rastitelnyje bielki i ich biosintez* (Kretovič, red.), 327, Izd. „Nauka”, Moskva, 1975.
129. Satarova N.A., Tvorus E.K.: *Fizjol. i Biochim. Kult. Rast.*, 2, 4, 434, 1970.
130. Satarova N.A., Tvorus E.K.: *S—ch. Biologia*, 6, 2, 251, 1971.
131. Satarova N.A., Tvorus E.K., Bezgina S.I.: *S—ch. Biologia*, 8, 3, 395, 1972.

132. Shah C.B., Loamis R.S.: *Physiol. Plant.*, 18, 1, 1965.
133. Singh T.N., Aspinall D., Paleg L.G.: *Austral. J. Biol. Sci.*, 26, 157, 1973.
134. Singh T.N., Paleg L.G., Aspinall D.: *Austral. J. Biol. Sci.*, 26, 1, 45, 1973.
135. Singh O.S., Sharma V.K.: *Food Farm. and Agr.*, 4, 10, 31, 1972.
136. Sisakjan N.M.: *Biochimičeskaja charakteristika zasuchoustojčivosti rastienij*, Izd. NA, SSSR, Moskva, 1940.
137. Skazkin F.D.: *Kritičeskij pieriod u rastienij po otnošeniu k nedostatku vody v počvie.*, Izd. „Nauka” Leningrad, 1971.
138. Slavik B.: *Method of studying plant water relation*. Academia, Prague, 1974.
139. Slayter R.O.: *Plant — water relationships*, Acad. Press, London, New York, 1967.
140. Słuchaj S.I., Opanasienko O.P.: *Fizjoł. i Biochim. Kult. Rast.*, 6, 1, 47, 1974.
141. Słuchaj S.I., Šviedova O.E.: *Fizjoł. i Biochim. Kult. Rast.*, 1, 43, 1975.
142. Słuchaj S.I., Tkačuk K.S.: *Dopovidi AN SSSR. B*, 12, 1124, 1972.
143. Sójka E.: *Hod. Roślin Aklim. i Nasienn.*, 6, 1, 1, 1962.
144. Stocker O.: *UNESCO Arid Zone Res.*, 15, 63, 1960.
145. Strebeyko P.: *Woda i światło w życiu roślin*, PWRiI, Warszawa, 1956.
146. Strebeyko P.: *Gospodarka wodna roślin*, PWRiL, Warszawa, 1966.
147. Strebeyko P., Domańska H.: *Rocz. Nauk Roln.*, 75-A-3, 339, 1957.
148. Strebeyko P., Bacławska—Krzemińska Z., Jarecka M., Wróblewska H.: *Hod. Roślin Aklim. i Nasien.*, 17, 5, 413, 1973.
149. Sullivan Ch.I., Eastin J.D.: *Agr. Meteorol.*, 14, 1—2, 113, 1974
150. Šmatko I.G., Rubaniuk E.A.: *Povyšenie zasuchoustojčivosti ziernowych kultur*, 109, Izd. „Kołos”, Moskva, 1970.
151. Talboys P.W.: *Water deficits and plant growth* (Kozlovski ed.), II, 255, Acad. Press. New York, London, 1968.
152. Taylor S.A.: *Water deficits and plant growth* (Kozlovski, ed.), I, 49, Acad. Press. New York, London, 1968.
153. Teare I.D., Peterson C.I., Low A.G.: *Crop. Sci.*, 2, 4, 496, 1971.
154. Tkačuk E.S., Słuchaj S.I., Pietrenko N.I., Kirnos P.S.: *Fizjoł. i Biochim. Kult. Rast.*, 7, 5, 459, 1975.
155. Tood G.W.: *Water deficits and plant growth* (Kozlovski, ed.), III, 177, Acad. Press New York, London, 1972.
156. Trietiak T.W., Okanienko A.S.: *Fizjoł i Biochim. Kult. Rast.*, 7, 1, 35, 1975.
157. Tvorus E.K.: *Fizjoł. Rast.*, 23, 5, 1052, 1976.
158. Uliński G.: *Rocz. Nauk Roln.*, 85-A-2, 343, 1962.
159. Vaadia Y.: *Phil. Trans. Roy. Soc., London, B* 273, 513, 1976.
160. Vasilieva N.G.: *Fizjoł. Rast.*, 2, 3, 209, 1955.
161. Vieira da Silva J., Naylor A.W., Kramer P.J.: *Proc. Nat. Acad. Sci., USA*, 78, 1, 3243, 1974.
162. Vłasiuk P.A., Procenko D.F., Šmatko I.G.: *Povyšenie zasuchoustojčivosti ziernowych kultur*, 33, Izd. „Kołos”, Moskva, 1970.

163. V l a s i u k P.A., P r o c e n k o D.F., S z m a t k o I.G.: Sostojanie vody i vodnyj obmien u kulturnych rastienij (Pietnov, red.), 161, Izd. „Nauka”, Moskva, 1971.
164. V o r o b e j k o v G.A.: Fizjol. Rast., 17, 4, 781, 1970.
165. W a l d r e n R.P., T e a r e I.D., E h l e r S.W.: Crop. Sci., 14, 3, 447, 1974.
166. Z e e v a a r t J.D.: Plant Physiol., 48, 86, 1971.
167. Z i e l i Ń s k a D.: Wiad. Bot., 15, 3, 176, 1971.
168. Z i g a n s i n a G.S.: Fizjologia vodoobmiena i ustojcivosti rastienij, 2, 97. Izd. „Kazanskogo Un-ta”, Kazań, 1971.
169. Ż ó ł k i e v i c V.N.: Energetyka dychanija wyssich rastienij v usloviach vodnogo deficita, Izd. „Nauka”, Moskva, 1968.
170. B o y e r J.S.: Water deficits and plant growth (Kozlovski ed.), IV, 154, Acad. Press. New York, San Francisco, London, 1976.
171. H u r d E.A.: Water deficits and plant growth (Kozlovski ed.), IV, 317, Acad. Press, New York, San Francisco, London, 1976.
172. K o z l o v s k i T.T.: Water deficits and plant growth (Kozlovski ed.), IV, 191, Acad. Press. New York, San Francisco, London, 1976.
173. S p r e n t J.I.: Water deficits and plant growth (Kozlovski ed.), IV, 291, Acad. Press. New York, San Francisco, London, 1976.