

REAKCJA ROŚLIN NA NIEWŁAŚCIWĄ WILGOTNOŚĆ PODŁOŻA

Jacek S. Nowak

Zakład Uprawy Roślin Szklarniowych,
Instytut Sadownictwa i Kwiaciarstwa w Skierniewicach

Wstęp

Termin stres wywodzi się od łacińskiego *stringere* – wymuszać reakcję. Jest to termin fizyczny, określający naprężenia powstające w obrębie ciała (jednostką jest Pa) pod wpływem zewnętrznej siły (mierzonej w N), co powoduje odkształcenie obiektu: jego rozciągnięcie lub ściśnięcie [KACPERSKA 1998]. Według definicji zamieszczonej w NOWYM LEKSYKONIE PWN [1998], stres jest to odpowiedź organizmu na negatywne bodźce (stresory). Obecnie w naukach biologicznych i życiu codziennym terminem tym określa się zarówno czynnik działający na organizm, jak i stan organizmu wywołany działaniem tego czynnika. Aby uniknąć nieporozumień należałoby zawsze jednoznacznie określić stosowany termin. KACPERSKA [1998] proponuje żeby czynnik stresowy lub stresor oznaczał bodziec, natomiast reakcja stresowa lub stan stresowy – odpowiedź na ten bodziec, jak również wynikający z niej stan dostosowania organizmu.

W literaturze opisującej badania nad wpływem zawartości wody w glebie na wzrost roślin używa się terminu stres wodny (ang. water stress). Termin ten może dotyczyć zarówno stresu suszy jak i nadmiernej wilgotności podłoża (zalewania). Przyjęło się jednak, że termin stres odnosi się do stresu suszy, natomiast do określenia nadmiernej wilgotności stosuje się w literaturze angielskiej „flooding” lub „waterlogging” (zalewanie, podmokanie) – jako że właściwym czynnikiem stresowym nie jest tu sam nadmiar wody, a raczej warunki panujące przy nadmiernej wilgotności, głównie ograniczenie dostępu tlenu.

Reakcja roślin na niedostatek wody

Obniżenie względnej zawartości wody w roślinie prowadzi do stresu wodnego (deficytu wodnego). Jest on efektem niewystarczającego tempa pobierania wody przez rośliny w stosunku do tempa transpiracji. Różne gatunki i odmiany roślin wykazują reakcję stresu wodnego przy różnych wartościach potencjału wodnego. Wpływ stresu wodnego obserwuje się już, zanim pojawią się pierwsze oznaki wędnięcia. Następuje ograniczenie syntezy białek i wyraźne zakłócenia w metabolizmie oraz odżywianiu roślin [DREW 1992; SOJKA 1992]. VAN NOORDWIJK i BRO-

UWER [1988] oraz NAWATA i in. [1991] twierdzą, że zmiany te mogą być odwracalne lub nie, w zależności od czasu trwania czynnika stresowego, jego nasilenia i fazy rozwojowej rośliny, w jakiej czynnik zadziałał. Jednak poszczególne części pędu tracą wodę do atmosfery z różną szybkością i dlatego osiągają różne poziomy deficytu wodnego. Wśród przyczyn zróżnicowanej szybkości utraty wody w pędzie można wymienić takie czynniki, jak stosunek powierzchni do objętości poszczególnych organów, grubość kutikuli oraz obecność aparatów szparkowych lub ich brak [WAERING, PHILIPS 1985].

Bezpośrednim i nawet natychmiastowym rezultatem ujemnego bilansu wodnego w roślinie jest utrata turgoru jej komórek, powodująca objawy wędnięcia. Rozróżnia się trzy stopnie wędnięcia: początkowe, okresowe i trwałe [PISKORNIK 1987]. Początkowe wędnięcie występuje zwykle podczas dnia, gdy roślina maksymalnie transpiruje. Wędnięcie to nie powoduje trwałych uszkodzeń, po podlaniu lub ograniczeniu transpiracji roślina uzupełnia deficyt wody i objawy ustępują. Okresowe wędnięcie występuje jeśli okres suszy przedłuża się, wtedy początkowe wędnięcie może doprowadzić do wędnięcia okresowego. Pojawiają się wtedy trwałe uszkodzenia pewnych organów roślin, wędnięcie kwiatów i opadanie starszych liści. Następuje także spadek intensywności procesów metabolicznych rośliny i zahamowanie wzrostu. Trwałe wędnięcie – długotrwałe okresy suszy i większa utrata wody przez roślinę niż jej absorpcja, prowadzą do nieodwracalnego wędnięcia części lub całej rośliny a nawet do jej śmierci.

Wpływ stresu wodnego na wzrost roślin

Stres wodny w różnym stopniu może wpłynąć na wzrost i rozwój, w zależności od gatunku rośliny, fazy rozwojowej, w której stres był wywołany, jak również od głębokości deficytu wody, a więc potencjału wody jaki spowodował ten stres [WHITE, HOLCOMB 1974; GILBERTZ i in. 1984; LIETH, BURGER 1989; DRINNAN, MENZEL 1994; NOWAK, STROJNY 1997, 2001]. Duże znaczenie ma także rodzaj podłoża [HALEVEY 1972; ROEBER, HAFEZ 1981].

Jednym z efektów stresu wodnego jest zmniejszenie wysokości roślin i wielkości liści [CHARIZOULAKIS i in. 1993; NAIK i in. 1993; KUMAR i in. 1994; BRAR, PALAZZO 1995; ROEBER i in. 1995; BYARI, RABIGHI 1996]. Wzrost zależy w znacznym stopniu od zawartości wody, potencjału wody w komórkach liści i ich turgoru. Niska zawartość wody w tkankach we wcześniejszej fazie wegetacji hamuje wzrost liści i przyspiesza zamieranie starszych liści, a w późniejszej fazie znacznie zmniejsza powierzchnię liści [THOMAS, STODDART 1980; HSIAO 1993; KUMAR i in. 1994]. HSIAO [1993] podaje także, że stres wodny prowadzi do obniżenia absorpcji promieniowania i fotosyntezy oraz ograniczenia otwierania aparatów szparkowych co w konsekwencji zmniejsza produkcję biomasy. Obniżenie potencjału wody w podłożu do -15 kPa spowodowało istotne zmniejszenie świeżej i suchej masy części nadziemnej, powierzchni liści i długości pędów chryzantem *Dendranthema × morifolium* 'Polaris' [LIETH, BURGER 1989] oraz *Dendranthema × grandiflorum* 'Kitamura' [KIEHL i in. 1992].

Stres wywołany w fazie przed inicjacją płatków róży 'Madelon' wyraźnie wpłynął na jakość kwiatów zmniejszając liczbę dobrze uformowanych płatków oraz wielkość kwiatu [CHIMONIDOU-PAVLIDOU i in. 1996]. Autorzy podają także, że jeszcze silniej wpływał stres indukowany przed inicjacją pręcików. Stres wywołany

po uformowaniu się pręcików nie miał istotnego wpływu na liczbę kwitnących pędów i na jakość wytworzonych kwiatów. Umiarkowany, cykliczny oraz stały stres wodny w czasie inicjacji kwitnienia, miał niewielki wpływ na wzrost vegetatywny kawy (*Coffea arabica* L.) [DRINNAN, MENZEL 1994]. Stres wodny stosowany pomiędzy początkiem okresu krótkiego dnia i wybarwianiem przykwiatków poinsecji (*Euphorbia pulcherrima*) zmniejszył wysokość roślin o 18% [GILBERTZ i in. 1984]. WHITE i HOLCOMB [1974] stwierdzili, że wielokrotne stresowanie poinsecji do punktu wędnięcia po uprzednim utrzymywaniu optymalnej wilgotności podłoża przez 48 dni zmniejszało wysokość roślin o 50%. Stres wodny zwiększał również czas do zakwitnięcia, gdy stosowano go przed wybarwianiem przykwiatków. NOWAK i STROJNY [1997, 2001] stwierdzili, że stres suszy utrzymywany przez cały czas uprawy lub krótkotrwały stres stosowany w czasie wzrostu vegetatywnego poinsecji, powodował istotne zmniejszenie świeżej i suchej masy liści i przykwiatków oraz ich powierzchni. Miał on również istotny wpływ na początek wybarwiania się przykwiatków [NOWAK, STROJNY 1997].

Stres wodny ma istotny wpływ nie tylko na wysokość roślin, wielkość liści oraz suchą masę części nadziemnej ale również wpływa na rozwój systemu korzeniowego [BRAR, PALAZZO 1995; BINGRU, HONGWEN 2000; GALLE i in. 2002]. Obniżenie potencjału wodnego podłoża wyraźnie ograniczyło wzrost korzeni *Vigna unguiculata* i *Vigna radiata* [SANGAKKARA 1993]. Stres wodny zmniejszył również długość, liczbę oraz suchą masę korzeni *Manihot esculenta* 'Golden Yellow' [PARDALES, ESQUIBEL 1996]. Niski potencjał wody w podłożu mimo zahamowania wzrostu części nadziemnej nie spowodował jednak silnego zahamowania rozwoju korzeni *Zea mays* L. [SHARP i in. 1988; SAAB i in. 1990]. Podobnie było w przypadku korzeni *Lycopersicon esculentum* MILL. [LIPTAY, TAN 1985]. Jednak we wszystkich przypadkach korzenie rozwijały się wolno oraz były bardzo cienkie. Według WU i in. [1994] przy niskim potencjale wody w podłożu ściany komórkowe korzeni rozluźniają się przyczyniając się do wydłużenia korzeni. W czasie stresu wodnego zwiększa się również zamieranie dojrzałych tkanek korzeni [SHARP i in. 1990].

Wpływ stresu wodnego na odżywianie się roślin

Niska zawartość wody w podłożu jest czynnikiem ograniczającym pobieranie wody i składników mineralnych przez korzenie [MACKAY, BARBER 1987]. W warunkach pogłębiającego się stresu wodnego zmniejszała się zawartość P, K, Ca, Mg, Fe, Mn i Zn, a wzrastała zawartość azotu w liściach granatu (*Punica granatum* L.) [AHMED 1994]. Najczęściej zwraca się uwagę na relację między potasem a stresem wodnym. Obniżenie zawartości wody w podłożu zmniejszało zawartość K w korzeniach cebuli, a przy przedłużającym się stresie wodnym stężenie K wokół korzeni wzrastało coraz bardziej [KUCHENBUCH i in. 1986b]. Stopień odżywiania roślin potasem ma duży wpływ na fotosyntezę, transpirację i przewodnictwo szparkowe liści, co z kolei może modyfikować reakcję roślin na stres wodny, a więc jest tu zależność zwrotna. Bardzo niska zawartość K w podłożu w czasie stresu wodnego hamowała fotosyntezę *Hibiscus rosa sinensis* L. 'Leprechaun', gdy przy optymalnej zawartości K stwierdzono najwyższą intensywność fotosyntezy [JONATHAN i in. 1993]. Zawartość K w podłożu w czasie stresu wodnego ma wpływ na potencjał osmotyczny komórek [EACKES i in. 1991]. W miarę obniżania potencjału wody w podłożu spada zawartość K w soku ksylemu, zależy to jednak

od gatunku rośliny [KUCHENBUCH i in. 1986a]. Wysoka zawartość K w liściach wraz ze stresem wodnym ograniczają ewapotranspirację liści [EACKES i in. 1991].

Fizjologiczny aspekt stresu wodnego

Stres wodny zmniejsza liczbę aparatów szparkowych oraz ogranicza ich otwieranie [NAIK i in. 1993; YOUNIS i in. 1993]. Spada także wtedy wydajność fotosyntezy z jednostki powierzchni liścia, przyczyniając się do zmniejszenia przyrostu masy [HSIAO 1993; GOMEZ-DEL-CAMPO i in. 2002; GRAVES i in. 2002; STEWART, GRAVES 2004b]. NATALI i in. [1989] podają, że stres wodny mierzony potencjałem wody w liściu > -2 MPa ogranicza w znacznym stopniu funkcję aparatów szparkowych. Spowodowane jest to głównie obniżeniem temperatury liścia co powoduje zwiększenie procesu oddychania i zmniejszenie procesu fotosyntezy [SIDDIQUE i in. 2000].

Obniżenie wilgotności podłoża z 44% do 22% połowej pojemności wodnej, powodowało uszkodzenia *Cymbidium sinense* i było połączone ze znacznym obniżeniem współczynnika transpiracji (z 3,36 do 0,95 $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$) oraz znacznego wzrostu oporności szparkowej (z 7,08 do 22,5 $\text{s}\cdot\text{cm}^{-1}$) [PAN i in. 1994].

Jednak BANSAL i NAGRAJAN [1992] twierdzą, że redukcja transpiracji i przewodnictwa szparkowego utrzymuje lepszy turgor podczas stresu wodnego u *Solanum tuberosum*. Spadek przewodności szparkowej i transpiracji można więc uznać za samoobronę roślin przed utratą wody. Podobne reakcje roślin obserwował również NOWAK [2002]. Zmniejszenie przewodnictwa szparkowego i transpiracji liści powoduje jednak spadek wydajności fotosyntezy i to w końcowym efekcie wpływa na ograniczenie produkcji biomasy [HSIAO 1993; LLOYD, KUNKEL 2000, 2001]. Obniżenie potencjału wody w podłożu powodowało także zmniejszenie przewodnictwa szparkowego, potencjału wody w komórkach naczyniowych oraz współczynnika produktywności liści (NAR) u *Asparagus officinalis* L. 'Mary Washington' i 'Rutgers Syn 4-56' [WILCOX-LEE, DROST 1990]. Zmniejszenie tych parametrów u *Asparagus officinalis* L. 'Jersey Giant' zależało od pory dnia [DROST, WILCOX-LEE 1990]. NAR i przewodnictwo szparkowe osiągnęły najwyższy wskaźnik o godz. 10⁰⁰ i zmniejszał się w miarę upływu dnia, transpiracja była najwyższa o godz. 14⁰⁰, później także zmniejszała się. Fotosynteza u *Corylus avellana* podczas stresu wodnego zmniejszała się w ciągu dnia i była dodatkowo skorelowana z transpiracją i przewodnictwem szparkowym [TOMBESI i in. 1994]. Najwyższą asymilację liści tej rośliny uzyskano przy zawartości wody w glebie powyżej 60% wody dostępnej, pod warunkiem niedopuszczenia do „zalanania” korzeni.

Stres wodny (potencjał wody w liściach $-3,5$ MPa) zmniejszał fotosyntezę i transpirację *Corylus avellana* L. 'Tonda Gentile Romana' [NATALI i in. 1989]. Po ponownym podlaniu potencjał wody w liściach powrócił szybko do optymalnego, ale fotosynteza i transpiracja dochodziły wolniej. GU i in. [1996] podają, że po podlaniu pomidora (*Lycopersicon esculentum* MILL.) po stresie wodnym transpiracja powraca do normalnej, ale szybkość wzrostu jest zahamowana.

GURALNICK i TING [1987] podają, że procesy fizjologiczne po wystąpieniu stresu wodnego u *Portulaca afra* L. powracają do optymalnych w różnym czasie – np. potencjał wody w liściach i zawartość CO_2 powracają do optymalnego poziomu po 24 godzinach, zawartość chlorofilu po 5 dniach.

Reakcja roślin na nadmiar wody w podłożu

Rośliny w różny sposób i z różną tolerancją reagują na „zalewanie” podłoża. Może ono powodować biochemiczne, anatomiczne i morfologiczne zmiany w roślinach jak chloroza liści, zahamowanie wzrostu, częściowe uszkodzenia a nawet śmierć rośliny. Długotrwała stagnacja wody powoduje ograniczenie wymiany gazowej w środowisku glebowym, a w związku z tym niedotlenienie korzeni roślin i wszystkich organizmów tam żyjących, które potrzebują tlenu do oddychania. Niedotlenienie gleby związane z zalaniem wodą wpływa pośrednio na pogorszenie się właściwości fizycznych gleby (zmniejszenie retencyjności, przepuszczalności wodnej i przewodności). Niedostatek tlenu w glebie prowadzi do ograniczania lub przerwania metabolicznych procesów tlenowych mikroorganizmów i korzeni, a wzmaga procesy beztlenowe, w wyniku czego znacznie zmniejsza się ich wydajność energetyczna a gromadzą się metabolity toksyczne m.in. siarkowodór i metan [RUSZKOWSKA, TERELAK 1992]. Poza tym w takich warunkach wzmaga się rozpuszczalność niektórych pierwiastków chemicznych, a ich stężenie w roztworze glebowym może wzrosnąć nawet do poziomu toksycznego (glin i mangan).

Wpływ nadmiaru wody w podłożu na wzrost roślin

Jednym z najważniejszych czynników wpływających na reakcję roślin na niedotlenienie gleby jest czas zatapiania. Nawet przy krótkotrwałym stresie tlenowym w strefie korzeniowej wzrost roślin na ogół zmniejsza się ale po powrocie do optymalnych warunków ponownie zwiększa się [SOJKA 1992]. Dłuższy okres niedotlenienia gleby powoduje już wyraźne zahamowanie wzrostu [KINAKO, ONUGBU 1983; GUMBS, LINDSAY 1993]. W dużym stopniu zależy to od gatunku, fazy rozwojowej rośliny [ASHRAF, MEHMOOD 1990; GUMBS, LINDSAY 1993], oraz właściwości fizyko-chemicznych i temperatury gleby [MARSCHNER 1997]. SPOMER i HANS [1975] podają, że *Chrysanthemum morifolium* jest bardzo wrażliwa na złe właściwości powietrzne podłoża co objawia się zahamowaniem wzrostu, ale twierdzą, że bardziej na wzrost chryzantemy wpływa zmienienna zawartość wody w podłożu niż niska zawartość powietrza przy wysokiej wilgotności podłoża.

Najbardziej typowymi objawami niedostatku tlenu w podłożu są wędnięcie roślin, epinastia, starzenie się i opadanie liści oraz chloroza liści. Reakcje te są zazwyczaj skutkiem podwyższonego poziomu wytwarzanego etylenu [BRADFORD i in. 1982; GINDIN i in. 1989]. Epinastia powodowana jest przez niejednolite wydłużanie się komórek znajdujących się w ogonku liściowym, mianowicie komórki w górnej części ogonka liściowego wydłużają się szybciej niż komórki położone niżej [PALLAGHY, RASCIKE 1972; BRADFORD, DILLEY 1978; BRADFORD i in. 1982]. Według BRADFORD i in. [1982] wędnięcie i zanik gutacji to najbardziej rzucające się w oczy zjawiska powodowane przez niedotlenienie środowiska korzeniowego. Przypisywane są spadkowi przepuszczalności wodnej zatopionych korzeni – wzrostowi oporu przepływu wody.

Wpływ nadmiaru wody w podłożu na rozwój systemu korzeniowego

Niedobór tlenu w glebie wpływa bardzo istotnie na system korzeniowy. Wpływ ten może być bezpośredni wskutek zahamowania oddychania tlenowego

korzeni, jak też pośredni poprzez zmiany chemiczne i biochemiczne zachodzące w strefie korzeniowej gleby [DREW 1992]. W takich warunkach wytwarza się specyficzne środowisko, w którym korzenie muszą adaptować się i prowadzić funkcje życiowe, ale wtedy zazwyczaj obserwuje się zmniejszoną ich aktywność [RO i in. 1995].

Korzenie rosnące w warunkach niedotlenienia są grubsze, krótsze, mniej rozgałęzione i jaśniejsze w porównaniu do korzeni rosnących w optymalnych warunkach [GLIŃSKI, STĘPNIEWSKI 1990]. W warunkach częściowego „zalania” korzeni, gdy podtopiona jest tylko ich dolna część, wzrost korzeni jest intensywniejszy w górnej warstwie podłoża, w dolnej obserwuje się znaczne zahamowanie wzrostu korzeni [TAN 1988; STROJNY i in. 1998]. Niedotlenienie korzeni powoduje zaburzenia w pobieraniu wody przez korzenie związane ze spadkiem ich przepuszczalności wodnej [HIRON, WRIGHT 1973], co ma bezpośredni wpływ na bilans wodny całej rośliny.

Wpływ nadmiaru wody w podłożu na odżywianie się roślin

Niedotlenienie środowiska korzeniowego powoduje zakłócenia w prawidłowym odżywianiu się roślin. Zależy ono jednak od wielu czynników jak zawartość składników w glebie, zmiany fizyko-chemicznych właściwości gleby, faza rozwojowa rośliny czy zdolność tolerancji roślin na niekorzystne warunki [JUNK 1995; MARSCHNER 1997].

Chociaż reakcja różnych roślin może być różna w stosunku do poszczególnych składników mineralnych, pobieranie ich przez korzenie przeważnie zmniejsza się w warunkach niedotlenienia [GLIŃSKI, STĘPNIEWSKI 1990]. Zawartość potasu, magnezu, chloru i fosforu w roślinach wykazuje zwykle tendencję spadkową, zaś mangan, żelazo, cynk i bor – wzrostową, przy niejednoznacznym kierunku zmian stężeń innych składników takich jak: azot, sód, wapń i miedź [ROSEN, CARLSON 1984; ASHRAF, MEHMOOD 1990; GLIŃSKI, STĘPNIEWSKI 1990; RO i in. 1995; STEVENS, HARVEY 1995].

Fizjologiczny aspekt nadmiaru wody w podłożu

Podczas niedotlenienia środowiska korzeniowego obserwuje się także znaczne zmiany fizjologiczne. Związane one są z powstrzymaniem metabolizmu tlenowego, co w konsekwencji prowadzi do zahamowania wzrostu korzeni i części nadziemnej rośliny, a niekiedy do jej śmierci. Objawem niedotlenienia gleby jest często podwyższona zawartość etylenu w tkankach korzeni i częściach nadziemnych roślin [DREW i in. 1979; GINDIN i in. 1989; THOMSON, GREENWAY 1991].

W warunkach niedotlenienia środowiska korzeniowego, przy spadku przepuszczalności wodnej korzeni może dojść do odwodnienia liści [HIRON, WRIGHT 1973]. W większości przypadków taki stan nie tylko przyspiesza zamykanie aparatów szparkowych [BRADFORD, HSIAO 1982], ale wpływa również na ich liczbę [YOUNIS i in. 1993]. Zamykanie aparatów szparkowych nie zawsze jest powodowane odwodnieniem liści, może być także związane z zawartością ABA w liściach [MANSFIELD, JONES 1971].

Niedotlenienie gleby ma wpływ na obniżenie aktywności fotosyntezy u wie-

lu roślin [PHUNG, KNIPLING 1976; BRADFORD 1983a, 1983b; PEZESHKI, SUNDSTROM 1988; TAYLOR, GUNDERSON 1988; SINGH i in. 1991; MARTINEZ i in. 1993; STEWART, GRAVES 2004a], oraz na przemieszczanie produktów fotosyntezy w roślinie [QURESHI, SPANNER 1973; SIJ, SWANSON 1973]. Wpływa również na przewodnictwo szparkowe liści i wymianę gazową [BRADFORD 1983a; BRADFORD 1983b]. Długi okres niedotlenienia znacznie zmniejsza przewodnictwo szparkowe liści [SMITH i in. 1989], ale przy krótkim okresie niedotlenienia obserwowano jedynie nieznaczne jego zmniejszenie [ZHANG, DAVIES 1986, 1987] albo nawet pewne zwiększenie [BRADFORD, HSIAO 1982]. Przewodnictwo szparkowe liści zależy również od pory dnia, kiedy nastąpił stres tlenowy. Przy nocnym „zalewaniu” obserwowano stymulowanie przewodnictwa szparkowego liści, przy dziennym – obniżenie [MARTINEZ i in. 1993].

Podsumowanie

Stres suszy według wielu opinii może powodować zachwianie równowagi w biochemicznych i fizjologicznych procesach zachodzących w organizmie roślinnym [WHITE, HOLCOMB 1974; DREW 1992; SOJKA 1992]. W rezultacie występuje dysharmonia w funkcjonowaniu i rozwoju poszczególnych organów lub całych roślin, co prowadzi do zaburzeń we wzroście, występowania objawów chlorozy, nekrozy, epinastii liści, a także innych problemów uprawowych. W praktyce często obserwuje się takie objawy, ale do końca nie wiadomo w jakim stopniu stres suszy jest odpowiedzialny za wymienione wyżej zaburzenia wzrostu i problemy w uprawie większości roślin. Do reakcji na stres suszy podobne są niektóre reakcje na zalanie wodą [KRAMER, JACKSON 1954]. Zalewanie szybko prowadzi do zaburzeń w oddychaniu korzeni oraz do porażenia ich przez patogeny glebowe. Może ono powodować również biochemiczne, anatomiczne i morfologiczne zmiany w roślinach jak chloroza liści, zahamowanie wzrostu, częściowe uszkodzenia a nawet śmierć rośliny. Prowadzi ono także do ograniczania lub przerywania metabolicznych procesów tlenowych mikroorganizmów i korzeni, a wzmaga procesy beztlenowe, w wyniku czego znacznie zmniejsza się ich wydajność energetyczna a gromadzą się metabolity toksyczne, m.in. siarkowodór i metan [RUSZKOWSKA, TERELAK 1992].

Literatura

- AHMED R.B. 1994. *Response of pomegranate (Punica granatum L.) transplants to different soil moisture stress and growth retardant Cycocel (CCC) treatments.* Ann. Agr. Sci., Moshtohor 32(3): 1651–1663.
- ASHRAF M., MEHMOOD S. 1990. *Effects of waterlogging on growth and some physiological parameters of four Brassica species.* Plant and Soil 121(2): 203–209.
- BANSAL K.C., NAGRAJAN S. 1992. *Growth and water relations in potato during water stress and recovery – a comparison of an Indian with an exotic cultivar.* Ann. Biology Ludhiana 8(2): 127–132.
- BINGRU H., HONGWEN G. 2000. *Root physiological characteristics associated with drought resistance in tall fescue cultivars.* Crop Science 40(1): 196–203.

- BRADFORD K.J., DILLEY D.R. 1978. *Effects of root anaerobiosis on ethylene production, epinasty, and growth of tomato plants.* Plant Physiol. 61: 506–509.
- BRADFORD K.J., HSIAO T.C., YANG S.F. 1982. *Inhibition of ethylene synthesis in tomato plants subjected to anaerobic root stress.* Plant Physiol. 70: 1503–1507.
- BRADFORD K.J., HSIAO T.C. 1982. *Stomatal behavior and water relations of water-logged tomato plants.* Plant Physiol. 70: 1508–1513.
- BRADFORD K.J. 1983a. *Effects of soil flooding on leaf gas exchange of tomato plants.* Plant Physiol. 73: 475–479.
- BRADFORD K.J. 1983b. *Involvement of plant growth substances in the Alteration of leaf gas exchange of flooded tomato plants.* Plant Physiol. 73: 480–483.
- BRAR G.S., PALAZZO A.J. 1995. *Tall and hard fescue responses to periodic soil water deficits.* J. Agronomy and Crop Science 175(4): 221–229.
- BYARI S.H., AL RABIGHI S.M.S. 1996. *Yield and growth responses of eggplant cultivars to water deficit.* Egyptian J. of Horticulturac 23(1): 89–100.
- CHARTZOULAKIS K., NOITSAKIS B., THERIOS I. 1993. *Photosynthesis, plant growth and dry matter distribution in kiwifruit as influenced by water deficits.* Irrigation Science 14(1): 1–5.
- CHIMONIDOU-PAVLIDOU D., MORISOT A., RICCI P. 1996. *Effect of water stress at different stages of rose development.* Acta Hort. 424: 45–51.
- DREW M.C. 1992. *Soil aeration and plant root metabolism.* Soil Sci. 154(4): 259–268.
- DREW M.C., JACKSON M.B., GIFFARD S. 1979. *Ethylen-promoted adventitious rooting and development of cortical air spaces (aerenchyma) in roots may adaptive response to flooding in Zea mays L.* Planta 147: 83.
- DRINNAN J.E., MENZEL C.M. 1994. *Synchronization of anthesis and enhancement of vegetative growth in coffe (Coffea arabica L.) following water stress during floral initiation.* J. Hort. Sci. 69(5): 841–849.
- DROST D.T., WILCOX-LEE D. 1990. *Effect of soil matric potential on growth and physiological responses of greenhouse grown asparagus.* Acta Hort. 271: 467–476.
- EACKES D.J., WRIGIHT R.D., SEILER J.R. 1991. *Water relations of Salvia splendens 'Bonfire' as influenced by potassium nutrition and moisture stress conditioning.* J. Amer. Soc. Hort. Sci. 116(4): 712–715.
- GALLE A, CSISZAR J., TARI J., ERDI L. 2002. *Changes in water and chlorophyll fluorescence parameters under osmotic stress in wheat cultivars.* Proceedings of the 7th Hungarian Congress on Plant Physiology, 2002. Acta Biologica Szegediensis 46(3–4): 85–86.
- GILBERTZ D.A., BARRETT J.E., NELL T.A. 1984. *Development of drought-stressed poinsettias.* J. Amer. Soc. Hort. Sci. 109(6): 854–857.
- GINDIN E., TIROSH T., MAYAK S. 1989. *Effects of flooding on ultrastructure and ethylene production in chrysanthemums.* Acta Hort. 261: 171–183.
- GLŃSKI J., STĘPNIEWSKI W. 1990. *Influence of soil oxygen supply on root growth and functioning (review of the literature).* Zesz. Probl. Post. Nauk Rol. 385: 7–72.
- GÓMEZ-DEL-CAMPO M., RUIZ C., LISSARRAGUE J.R. 2002. *Effect of water stress on leaf area development, photosynthesis, and productivity ic Chardonnay and Airén grapevines.* Am. J. Enol. Vitic. 53(2): 138–143.

- GRAVES W.R., KROGGER M.A., WIDRIECIENER M.P. 2002. *Photosynthesis and shoot health of five birch and four alder taxa after drought and flooding*. J. Environmental Hort. 20(1): 36–40.
- GU S., FUCHIGAMI L.H., GUAK S.H., SHIN C. 1996. *Effects of short-term water stress, hydrophilic polymer amendment and antitranspirant on stomatal status, transpiration, water loss and growth in 'Better Boy' tomato plants*. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 121: 831–837.
- GUMBS F.A., LINDSAY J.I. 1993. *Effect of soil water and tillage on cowpea (Vigna unguiculata (L.) Walp) growth and yield on a clay soil*. Tropical Agriculture 70(1): 27–32.
- GURALNICK L.J., TING I.P. 1987. *Physiological changes in Portulaca afra (L.) Jacq. during a summer drought and rewatering*. Plant Physiol. 85: 481–486.
- HALEVEY A.H. 1972. *Water stress and the timing of irrigation*. HortScience 7(2): 113–114.
- HIRON R.W.P., WRIGHT S.T.C. 1973. *The role of endogenous abscisic acid in the response of plants to stress*. J. of Experimental Botany 24: 769–781.
- HSIAO T.C. 1993. *Growth and productivity of crops in relation to water status*. Acta Hort. 335: 137–148.
- JONATHAN N.E., DAVIES F.T. JR., BOUTTON T.N. 1993. *Effect of potassium and drought stress on gas exchange, water relations and water use efficiency of Hibiscus rosa sine-sis L. cv. 'Leprechaun'*. HortScience 28(5): 535.
- JUNK A.O. 1995. *Dynamics of nutrient movement at the soil–root interface*. Plant roots (ed. by Waisel Y., Eshel A., Kafkafi U.). Marcel Dekker Inc., USA, 27: 529–556.
- KACPERSKA A. 1998. *Reakcje roślin na czynniki stresowe*, w: Podstawy fizjologii roślin (ed. Kopcewicz J., Lewak S.). PWN Warszawa: 575–633.
- KIEHL P.A., LIETH J.H., BURGER D.W. 1992. *Growth response of chrysanthemum to various container medium moisture tension levels*. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 117(2): 224–229.
- KINAKO P.D.S., ONUGBU B.A. 1983. *The flooding tolerance of some Nigerian ornamental plants*. African J. of Ecology 21(2): 101–105.
- KRAMER P.J., JACKSON W.T. 1954. *Causes of injury to flooded tobacco plants*. Plant Physiol. 29: 241–245.
- KUCIENBUCH R., CLAASSEN N., JUNGK A. 1986a. *Potassium availability in relation to soil moisture. I. Effect of soil moisture on potassium diffusion, root growth and potassium uptake of onion plants*. Plant and Soil 95: 221–231.
- KUCIENBUCH R., CLAASSEN N., JUNGK A. 1986b. *Potassium availability in relation to soil moisture. II. Calculations by means of a mathematical simulation model*. Plant and Soil 95: 233–243.
- KUMAR A., ELSTON J., AND SINGH V.P. 1994. *Leaf area growth of two Brassica species in response to water stress*. Crop Research Hisar 8(3): 594–602.
- LIETH J.H., BURGER D.W. 1989. *Growth of chrysanthemum using an irrigation system controlled by soil moisture tension*. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 114(3): 387–392.
- LIPTAY A., TAN C.S. 1985. *Effect of various levels of available water on germination of polyethylene glycol (PEG) pretreated or untreated tomato seeds*. J. Amer. Soc. Hort.

Sci. 110: 748–751.

LLOYD J.E., KUNKEL B.A. 2000. *Effects of water availability on carbon assimilation and structural integrity of potted greenhouse poinsettia (Euphorbia pulcherrima)*. Ornamental Plants Annual Reports and Research Reviews 2000. Special Circular 177–01, www.ohioline.ag.ohio-state.edu.

LLOYD J.E., KUNKEL B.A. 2001. *Effects of water availability on carbon assimilation and structural integrity of potted greenhouse poinsettia (Euphorbia pulcherrima)*. Special Circular Ohio Agricultural Research and Development Center 177: 91–98.

MACKAY A.D., BARBER S.A. 1987. *Effect of soil moisture and phosphate level on root hair growth of corn roots*. Plant and Soil 104: 291–293.

MANSFIELD T.A., JONES R.J. 1971. *Effects of abscisic acid on potassium uptake and starch content of stomatal guard cells*. Planta 101: 147–158.

MARSCIENER II. 1997. *Mineral nutrition of higher plants*. Acad. Press., London: 674 ss.

MARTINEZ F.X., FABREGAS X., TAPIA L., CABALLERO A. 1993. *Effects of short term substrate flooding on gaseous exchange of carnation*. Acta Hort. 342: 77–84.

NAIK G.R., SOMASIEKHAR R., HIREMETHI S.M. 1993. *Effect of water stress on growth and stomatal characteristic in sugarcane cultivars*. Indian Sugar 43(8): 645–649.

NATALI S., BIGNAMI C., GONZALES M.J. 1989. *Effects of water stress on leaf water potential on transpiration and on photosynthesis in Corylus avellana L.* Irrigazione e Drenaggio 36(3): 118–123.

NAWATA E., YOSHINAGA S., SHIGENAGA S. 1991. *Effects of waterlogging duration on the growth and yield of yard long bean (Vigna sinensis var. sesquipedalis)*. Scientia Horticulturae 48: 185–191.

NOORDWIJK M. VAN, BROUWER A. 1988. *Oxygen deficiency in substrate culture: adaptability of roots differs between crops*. Groenten en Fruit 43(48): 38–39.

NOWAK J.S., STROJNY Z. 1997. *Effect of soil water potential on poinsettia plants*. Acta Hort. 458: 273–276.

NOWAK J.S., STROJNY Z. 2001. *Effect of different soil water potential on summer grown poinsettia*. Acta Hort. 548: 425–429.

NOWAK J.S. 2002. *Effect of different soil water potential on leaf transpiration and stomatal conductance in poinsettia*. Acta Agrobotanica 56(2): 27–36.

NOWY LEKSYKON PWN 1998. Wydawn. Nauk. PWN Warszawa: 2045 ss.

PALLAGHY C.K., RASCHKE K. 1972. *No stomatal response to ethylene*. Plant Physiol. 49: 275–276.

PAN R.C., ZHENG X.N., WEN Z.Q. 1994. *Change of water physiology of Cymbidium sinense during soil drought period*. Acta Botanica Yunnanica 16(4): 379–384.

PARDALES J.R. JR., AND ESQUIBEL C.B. 1996. *Effect of drought during the establishment period on the root system development of cassava*. Japanese J. of Crop Science 65(1): 93–97.

PEZESIKI S.R., SUNDSTROM F.J. 1988. *Effect of soil anaerobiosis on photosynthesis of Capsicum annum L.* Scientia Horticulturae 35: 27–35.

PHUNG H.T., KNIPLING E.B. 1976. *Photosynthesis and transpiration of citrus seedlings under flooded conditions*. HortScience 11(2): 131–133.

PISKORNIK Z. 1987. *Fizjologia roślin*. PWN Warszawa: 302 ss.

QURESHI F.A., SPANNER D.C. 1973. *The effect of nitrogen on the movement of tracers down the stolon of Saxifraga sarmentosa, with some observations on the influence of light*. *Planta* 110: 131–144.

RO H.M., PARK J.M., KIM K.Y. 1995. *Effect of dissolved oxygen on the leaf water potentials, leaf nutrient concentrations, root activities of 'Tsugaru' apple tree and chemical environment of the rhizosphere*. *J. of the Korean Society for Hort. Science* 36(4): 493–499.

ROEBER R., HAFEZ M. 1981. *The influence of different water supply upon the growth of chrysanthemums*. *Acta Hort.* 125: 69–78.

ROEBER R., KOLB D., OEHMAYER G., HENDRIKS L. (ED.), UBER E. 1995. *Influence of drought stress, DIF, and growth retardant on yield and quality of Dendranthema x grandiflorum*. Workshop on environmental regulation of plant morphogenesis, Hanover, Germany. *Acta Hort.* 378: 139–148.

ROSEN C.J., CARLSON R.M. 1984. *Influence of root zone oxygen stress on potassium and ammonium absorption by Myrobalan plum rootstock*. *Plant and Soil* 80(3): 345–353.

RUSZKOWSKA M., TERELAK T. 1992. *Wpływ warunków powietrzno-wodnych na zachowanie się składników pokarmowych w glebie i na procesy fizjologiczne roślin*. *Problemy Agrofizyki*, PAN Lublin 67: 53–64.

SAAB I.M., SHARP R.E., PRITCHARD J., VOETBERG G.S. 1990. *Increased endogenous abscisic acid maintains primary root growth and inhibits shoot growth of maize seedlings at low water potentials*. *Plant Physiol.* 93: 1329–1336.

SANGAKKARA U.R. 1993. *Relationship between soil moisture, growth yields and nitrogen fixation in selected grain legumes*. *Acta Agronomica Hungarica* 42(3–4): 163–169.

SIDDIQUE M.R.B., HAMID A., ISLAM M.S. 2000. *Drought stress effects on water relations of wheat*. *Bot. Bull. Acad. Sin.* 41: 35–39.

SHARP R.E., SILK W.K., HSIAO T.C. 1988. *Growth of the maize primary root at low water potentials. I. Spatial distribution of expansive growth*. *Plant Physiol.* 87: 50–57.

SHARP R.E., HSIAO T.C., SILK W. 1990. *Growth of the primary root at low water potentials. II. Role of growth and deposition of hexose and potassium in osmotic adjustment*. *Plant Physiol.* 93: 1337–1346.

SINGH B.P., TUCKER K.A., SUTTON J.D., BIJARADWAJ H.L. 1991. *Flooding reduces gas exchange and growth in snap bean*. *HortScience* 26(4): 372–373.

SIJ J.W., SWANSON C.A. 1973. *Effect of petiole anoxia on phloem transport in squash*. *Plant Physiol.* 51: 368–371.

SMITH B., STACHOWIAK M., VAN VOLKENBURGH E. 1989. *Cellular processes limiting leaf growth in plants under hypoxic root stress*. *J. Exp. Bot.* 40: 89–94.

SOJKA R.E. 1992. *Stomatal closure in oxygen-stressed plants*. *Soil Science* 154(4): 269–280.

SPOMER L.A., HANS R.W. 1975. *The growth of greenhouse bench Chrysanthemum morifolium Ramat. At high soil water contents: Effect of soil water and aeration*. *Comm. Soil Sci. Plant Anal.* 6: 454–553.

- STEWART J.R., GRAVES W.R. 2004a. *Photosynthesis and growth of Carolina buckthorn (Rhamnus caroliniana) during drought and flooding: comparison to invasive common buckthorn (Rhamnus cathartica)*. Acta Hort. 630: 143–146.
- STEWART J.R., GRAVES W.R. 2004b. *Photosynthesis and growth of Rhamnus caroliniana during drought and flooding: comparisons to the invasive Rhamnus cathartica*. HortScience 39(6): 1278–1282.
- STEVENS R.M., HARVEY G. 1995. *Effects of waterlogging, rootstock and salinity on Na, Cl and K concentrations of the leaf and root, and shoot growth of sultana grapevines*. Australian J. of Agricultural Research 46(3): 541–551.
- STROJNY Z., NELSON P.V., WILLITS D.H. 1998. *Pot soil air composition in conditions of high soil moisture and its influence on chrysanthemum growth*. Scientia Horticulturae 73: 125–136.
- TAN C.S. 1988. *Effects of soil moisture stress on leaf and root growth of two processing tomatoes*. Acta Hort. 228: 291–298.
- TAYLOR G.E., GUNDERSON C.A. 1988. *Physiological site of ethylene effects on carbon dioxide assimilation in Glycine max L. Merr.* Plant Physiol. 86: 85–92.
- THOMAS H., STODDART J.L. 1980. *Leaf senescence*. Ann. Rev. Plant Physiol. 31: 83–111.
- THOMSON C.J., GREENWAY H. 1991. *Metabolic evidence for stellar anoxia in maize roots exposed to low O₂ concentrations*. Plant Physiol. 96: 1294–1301.
- TOMBESI A., ME G. (ED.), RADICATI L. 1994. *Influence of soil water levels on assimilation and water use efficiency in hazelnut*. Acta Hort. 351: 247–255.
- WAERING P.E., PHILIPS I.D.J. 1985. *Wzrost i różnicowanie się roślin*. Przekład Wasilewska-Dąbrowska L.D., PWN Warszawa: 673 ss.
- WILCOX-LEE D., DROST D.T. 1990. *Effect of soil moisture on growth, water relations and photosynthesis in an open-pollinated and male hybrid asparagus cultivar*. Acta Hort. 271: 457–461.
- WHITE J.W., HOLCOMB E.J. 1974. *Height control methods for poinsettia*. HortScience 9(2): 146–147.
- WU Y., SPOLLEN W.G., SHARP R.E., HETHERINGTON P.R., FRY S.C. 1994. *Root growth maintenance at low water potentials. Increased activity of xyloglucan endotransglycosylase and its possible regulation by abscisic acid*. Plant Physiol. 106: 607–615.
- YOUNIS M.E., SHAHABY O.A., HSANEEN M.N.A., GABER A.M. 1993. *Plant growth, metabolism and adaptation in relation to stress conditions: XVII. Influence of different water treatments on stomatal apparatus, pigments and photosynthetic capacity in Vicia faba*. J. of Arid Environments 25(2): 221–232.
- ZHANG J., DAVIES W.J. 1986. *Chemical and hydraulic influences on the stomata of flooded plants*. J. Exp. Botany 37: 1479–1491.
- ZHANG J., DAVIES W.J. 1987. *ABA in roots and leaves of flooded pea plants*. J. Exp. Botany 38: 648–659.

Słowa kluczowe: stres wodny, stres tlenowy, potencjał wodny, wilgotność podłoża, wzrost roślin

Streszczenie

W oparciu o przegląd literatury przedstawiono ważniejszą problematykę związaną z wpływem stresu wodnego na wzrost i odżywianie się roślin. Omówiono reakcje roślin na niedostatek oraz nadmiar wody w podłożu. Zwrócono również uwagę na aspekt fizjologiczny stresu wodnego.

PLANT REACTIONS TO WATER AND AIR DEFICIT IN SOILS

Jacek S. Nowak

Department of Floriculture,

Research Institute of Pomology and Floriculture, Skierniewice

Key words: water stress, water potential, soil moisture, plant growth, waterlogging, air stress

Summary

On the basis of on the literature review the problems of water stress on the growth and plants nutrition are presented in this paper. Plants reaction on drought stress, flooding and physiological aspect were discussed.

Dr Jacek S. Nowak

Zakład Uprawy Roślin Szklarniowych

Instytut Sadownictwa i Kwiaciarnictwa

ul. Waryńskiego 14

96-100 SKIERNIEWICE

e-mail: jacnowak@insad.pl