

FUNCTION OF HYDRAULIC AND CHEMICAL WATER STRESS SIGNALIZATION IN EVALUATION OF DROUGHT RESISTANCE OF JUVENILE PLANTS

FUNKCIA HYDRAULICKEJ A CHEMICKEJ SIGNALIZÁCIE O VODNO STRESE PRI HODNOTENÍ SUCHOVZDORNOSTI JUVENILNÝCH RASTLÍN

OLŠOVSKÁ^{1*}, K., M. BRESTIČ²

ABSTRAKT

V laboratórnych hydroponických experimentoch s genotypmi jarného jačmeňa boli testované mladé rastliny s 5 pravými listami na fyziologické reakcie na osmotický stres vyvolaný blokovaním príjmu vody v koreňoch polyetylén glykolom (PEG-6000) a na exogénnu kyselinu abscisovú (ABA) aplikovanú do živného roztoku, ktorá inhibuje otvorenosť prieduchov. Výsledky z meraní difúznej rezistencie listov, relatívneho obsahu vody, rýchlosti transpirácie a predlžovania listov potvrdzujú dominantnú úlohu chemickej signalizácie sucha a prieduchov v regulácii straty vody ako aj citlivosti predlžovacieho rastu na zníženú prístupnosť vody. Udržanie vody v pletivách a turgoru je výsledkom morfológických a fyziologických mechanizmov rezistencie a tolerancie k suchu odlišných od mechanizmov realizovaných u dospelých rastlín, ktoré môžu byť efektívne využité v skríningu genotypov s rôznym stupňom tolerancie k suchu.

KLÚČOVÉ SLOVÁ: suchovzdornosť, transpirácia, polyetylén glykol, kyselina abscisová, jačmeň

ABSTRACT

In laboratory hydroponic experiments with spring barley genotypes the juvenile plants with 5 leaves were tested for their physiological responses to osmotic stress evoked by blocking the water uptake in roots by polyethylenglycol (PEG-6000) and to exogenous abscisic acid (ABA) applied in the nutrient solution which inhibits the stomata opening. Results from the measurements of leaf diffusion resistance, relative water content, transpiration and leaf elongation rates show dominant role of chemical signalization drought from root environment and of stomata in the regulation of water loss as well as sensitiveness of leaf elongation to lowered water availability. Maintenance of water content and turgor in the leaf tissues resulted from expression of morphological and physiological mechanisms of resistance and tolerance to drought different from that in mature plants which might be useful in the screening genotypes with different level of drought tolerance.

KEY WORDS: drought resistance, transpiration, polyethylenglycol, abscisic acid, barle

HYDRAULIC AND CHEMICAL DROUGHT SIGNALIZATION IN PLANTS

DETAILED ABSTRACT

Tolerance or resistance to drought is a complex trait of plant organisms characterized by several traits. The traits are usually determined by more than 1 gene and their expression under drought depends on plant ontogeny and severity and duration of water stress. Experiments with abscisic acid (ABA) and polyethylene glycol (PEG 6000) applied on juvenile plants in stable laboratory conditions allow to simulate water stress of such intensity which may determine critical values of water status characteristics essential for changes of physiological processes in plants and potentially useful in the screening genotypes. Osmotic stress was evoked by blocking the water uptake in the roots by 5, 10 and 15 % PEG 6000 and exogenous ABA of 10^{-7} and 10^{-5} mol.l⁻¹ was also applied in the nutrient solution to inhibit the stomata opening. In the 3rd leaf, the elongation rate was measured linearly and expressed in mm.h⁻¹, diffusion resistance (Rs) by porometer Delta-during 24 hours under stable temperature and light. The results show that the maintenance of water content and turgor in leaf tissues resulted from the both fast and heterogenous stomata closure decreasing the transpiration losses of water and preserving it for physiological and biochemical processes (tab. 2) and also from morphological and structural properties of cuticle, as found in genotype Scarlett. The response of stomata is a result of a chemical signal (ABA) from roots to shoot about lowered water availability and is independent from actual leaf water status. Plants responded similarly by means of a leaf elongation (LER) and transpiration (RT) decreases to increased concentration of PEG, and higher water use efficiency for elongation growth (WUE_{LG}) of genotype Scarlett at higher PEG concentration was a result of a leaf growth maintenance at a sharp decline of stomata conductivity (tab. 1). Similar trends of LER and RT, but with weaker intensity, were measured also for plants in ABA leading to genotype differences in WUE_{LG} at a higher ABA concentration in genotype Scarlett compared with other genotypes and lower ABA concentration which slightly stimulated both growth and transpiration (tab. 3). The results indicate that physiological reactions of juvenile plants (elongation growth and stomata activity) are more sensitive to PEG related to ABA. But, the tests with PEG may only be useful if genotypes with different potential for drought tolerance are used in tests.

ÚVOD

Hodnotenie suchovzdornosti genotypov kultúrnych rastlín je dlhodobou aktuálnym problémom, ktorému venujú pozornosť odborníci v mnohých vedných odboroch. Suchovzdornosť je polygénne založená vlastnosť, prejavujúca sa v komplexe anatomických, morfológických, fyziologických a biochemických vlastností. Fyziológia rastlín sa snaží odpovedať na požiadavky šľachtiteľov, ktorí majú záujem introdukovať priaznivé znaky tolerancie, resp. rezistencie do nových kultivarov. Hľadajú sa markéry stresu a fyziologické kritériá, ktoré odrážajú citlivosť genotypov na suchu. Prejav jednoduchého znaku môže mať len malý efekt na zvýšenie ich tolerancie. Zvyčajne je potrebných niekoľko znakov. Súčasnosť poznania reakcií rastlín na vodný stres sa opiera o hodnotenie úrod až po poznanie génovej expresie jednotlivých znakov (This 1992).

Vodný deficit vedie k inhibícii rastu, akumulácii ABA (Davies 1993, Blum, Johnson 1993, Popova et al. 2000), prolínu (Kuznetsov, Shevyakova 1999), manitolu a sorbitolu (Zhu 1997), k tvorbe komponentov zachytávajúcich voľné radikály (Navari-Izo 1993), k zatvoreniu prieduchov (Tardieu 1996) a k redukcii transpirácie, vodného potenciálu pletív (Tardieu et al. 1996), fotosyntetickej aktivity, ako aj k syntéze nových proteínov (Schinozaki et al. 1998). Pri hodnotení hospodárskej suchovzdornosti genotypov, teda schopnosti realizovať nielen prežitie, ale aj dostatočne vysoký produkčný potenciál, sa vyžadujú také kritériá, ktoré súvisia s reguláciou rastu, produkcie a akumulácie asimilátov (Brestič et al. 1996), ako sú fotosyntéza, resp. vodivosť prieduchov, rast a expanzia listov, vývinová plasticita, mobilizácia zásobných látok vo vegetatívnom štádiu a pod. Hľadajú sa možnosti hodnotenia genotypových rozdielov vo vlastnostiach, ktoré majú tesný vzťah k vyššej efektívnosti využitia vody už v skorých rastových štádiách.

Cieľom práce bolo charakterizovať aktivitu transpiračného aparátu a rastu mladých listov pri osmotickom blokovaní príjmu vody polyetylén glykolom a citlivosť na exogénne dodanú kyselinu abscisovú inhibujúcu otvorenosť prieduchov a overiť ich použiteľnosť ako rýchleho skriningového kritéria pre hodnotenie suchovzdornosti genotypov.

MATERIÁL A METÓDY

Boli uskutočnené laboratórne hydroponické experimenty s nasledovnými genotypmi jarného jačmeňa cv. Kompakt (Slovensko), Brewster (Veľká Británia), Scarlett (Nemecko). Rastliny boli kultivované pri ožiarení $120 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ fotosynteticky aktívnej radiácie, 12 hodinovej fotoperióde, s priemernými dennými a nočnými teplotami 24/18°C, s priemernou vlhkosťou vzduchu 45%, v Reid – Yorkovom živnom roztoku, v 10 l nádobách, s výmenou roztokov v 5 dňových intervaloch a prevzdušňovaním v 3 hodinových intervaloch. Testované boli mladé rastliny s podobnými morfológickými parametrami v štádiu 4. – 5. listu prenesením do 25 ml Erlenmayerových baniek. Pre simulovanie blokovania príjmu vody bol do koreňového prostredia aplikovaný roztok polyetylén glykolu (PEG-6000) s koncentráciou 5, 10, and 15 %. Pre inhibíciu transpirácie bola aplikovaná kyselina abscisová (ABA) v koncentráciách 10^{-4} , 10^{-5} , 10^{-6} , 10^{-7} mol.l⁻¹ v živnom roztoku.

Po aplikácii roztokov bola meraná retardácia predlžovacieho rastu listov (LER) ako prírastok v mm.hod.⁻¹ a rýchlosť transpirácie (RT) gravimetricky v g.g⁻¹.hod.⁻¹. Stav vody v listoch sa zisťoval gravimetricky z čerstvej, saturovanej a suchej hmotnosti výseče listov a kalkuloval sa podľa vzťahu:

$$\%RWC = 100 - (SW - FW / SW - DW),$$

kde SW je hmotnosť vzorky po nasýtení, FW hmotnosť čerstvej vzorky, DW hmotnosť sušiny.

Paralelne s transpiráciou a obsahom vody bola meraná difúzna rezistencia individuálnych listov (R_s , s.m⁻¹) porometrom Delta T (Devices, Cambridge, England). Touto metódou bola meraná rezistencia povrchovej vrstvy listu pre prenikanie vodnej pary, vyjadrená ako počet časových impulzov v závislosti od snímanej teploty listu.

VÝSLEDKY A DISKUSIA

Polyetylén glykol je syntetická látka rozpustná vo vode s veľkou molekulovou hmotnosťou, ktorá je len ťažko prijímaná koreňmi rastlín. Preto jeho prídanie do koreňového prostredia intaktných fotosyntetizujúcich rastlín spôsobuje zablokovanie príjmu vody. Keďže transpirácia pokračuje, vodná

bilancia v rastline sa znižuje a vodný deficit narastá. Aplikácia rôznych koncentrácií PEG simuluje intenzitu vodného stresu. Sledovanie prejavov rastlín v konštantných podmienkach pri simulovaní vodného stresu alebo interakčného pôsobenia s inými environmentálnymi faktormi poskytuje nielen možnosť hodnotiť vodu ako regulačný faktor, ale sledovať aj realizáciu vlastností odrôd, ktoré sa v optimálnych podmienkach neprejavia. Reakciu na PEG možno považovať za rýchlu hydraulickú signalizáciu o zníženej prístupnosti vody, nakoľko už od prvých momentov jeho pôsobenia sa príjem vody do rastliny znižuje až zastavuje. Na rozdiel od pôdneho sucha PEG účinkuje na celú koreňovú sústavu homogénne, bez možnosti úniku zo stresu, resp. metabolickej úpravy, napr. biosyntézy prolínu. Preto sú rozhodujúce vlastnosti rezistencie genotypu súvisiace s vlastnosťami kutikuly, prieduchov a anatomicou stavbou listu. Naše nepublikované údaje tiež ukazujú, že okrem spomenutých efektov pôsobenie PEG je doprevádzané aj osmotickým únikom vody z rastliny.

ABA ako fytohormón inhibuje otváranie prieduchov fotosyntetizujúcich listov. Počas sucha sa produkuje v koreňových špičkách a je transportovaná do nadzemnej časti. Považuje sa za chemický signál o suchu v pôde, ktorý zatvára prieduchy bez ohľadu

na zmeny vodného potenciálu listov (Tardieu, Davies 1993; Davies et al. 1994 a iní). Exogénne aplikovaná syntetická ABA má na aktivitu prieduchov podobné účinky.

Ak predpokladáme, že v prirodzených podmienkach pestovania simultánne účinkuje hydraulická a chemická signalizácia o suchu, tak v prípade pôsobenia PEG sa domnievame, že rýchly pokles transpirácie, následne turgoru listov indikuje pokles xylémového toku vody, ktorý transportuje ABA do prieduchových buniek. Prieduchy sa zatvárajú predovšetkým na základe zmeny hydraulickej vodivosti.

Merania boli uskutočnené po 1 – 24 hodín po aplikácii. Výsledky porovnaných koncentrácií PEG ukazujú, že rast je inhibovaný o 8 – 19% už pri 5% koncentracii s preukaznými rozdielmi medzi genotypmi (tab. 1). Vyššie koncentrácie sú síce účinné, ale dehydratácia je príliš rýchla a rozdiely medzi genotypmi sa strácajú. Pokles rýchlosti transpirácie pri 5% PEG je vyše 25%. Prístup umožňuje kalkulovať efektívnosť využitia vody pre rast listov (WUE_{GL}) ako podiel LER a RT. V prácach rôznych autorov (Ephrath, Hesketh 1991; Olšovská 1999) sa vyskytuje kalkulácia efektívnosti využitia vody pre fotosyntézu, pomeru fotosyntézy a transpirácie.

Tabuľka 1: Priemerné hodnoty nárastu 3. listu (LER) a rýchlosti transpirácie (RT) za 24 hodín u mladých rastlín jačmeňa v živnom roztoku s rôznou koncentráciou PEG 6000

Table 1: Average values of the 3rd leaf elongation rate (LER) and transpiration rate (RT) of juvenile barley plants in the nutrient solution with different concentration of PEG 6000

GENOTYPE	VARIANT	LER		RT		$[WUE_{LG}]_{rel} = \frac{LER_{rel}}{RT_{rel}}$
		mm.h ⁻¹	%	g.g ⁻¹ .h ⁻¹	%	
Scarlett	Kontrola	1,880	100,00	4,546	100,00	1,00
	5 % PEG	1,738	92,42	3,442	75,73	1,22
	10 % PEG	1,120	59,57	2,390	52,59	1,13
	15 % PEG	0,703	37,36	0,541	11,89	3,14
Kompakt	Kontrola	1,803	100,00	3,874	100,00	1,00
	5 % PEG	1,475	81,83	3,278	84,61	0,97
	10 % PEG	0,965	53,54	2,783	71,84	0,75
	15 % PEG	0,610	33,84	1,365	35,23	0,96
Brewster	Kontrola	1,745	100,00	3,865	100,00	1,00
	5 % PEG	1,415	81,08	2,802	72,48	1,12
	10 % PEG	0,993	56,87	2,488	64,37	0,88
	15 % PEG	0,507	29,03	2,028	52,46	0,55

Vychádza sa z faktu, že rýchlosť týchto procesov je regulovaná aktivitou prieduchov. Náš predpoklad pre výpočet WUE_{GL} vychádza zo skutočnosti, že predĺžovací rast je veľmi citlivý už na malé zmeny vodného potenciálu. PEG indukuje zníženie hydraulikkej vodivosti nadzemných častí, a teda pokles vodného potenciálu bez možnosti osmotického prispôsobenia pletív. Teda umožňuje to charakterizovať potenciálnu genotypovú špecifitu pre rozdielnosť v regulácii rastu a hospodárenia s vodou. Pre amplifikovanie meraných údajov boli použité relatívne hodnoty LER a RT, ktoré ukazujú genotypové rozdiely v schopnosti rastu aj pri zníženej prístupnosti vody. Genotyp Scarlett v porovnaní s ostatnými dosiahol pri všetkých koncentráciách PEG vyššiu rastovú aktivitu. Príčinu vidíme vo viacerých možných špecifických fenoménoch, napr. v rôznej expanzii buniek podmienenej redistribúciou vody, vyššej kutikulárnej rezistencii, vyššej auxínovej aktivite, atď. Výsledky vo vegetačných experimentoch v podmienkach vodného stresu v kritických obdobiach ontogenézy ukázali vyššiu rastovú aktivitu sinkov u genotypu Scarlett (Brestič, Olšovská 2001), čo potvrdzuje vyššie uvedené závery. Výsledky ukazujú, že testovanie genotypov prostredníctvom PEG môže byť efektívne, ak skutočne testujeme genotypy

s rozdielnym potenciálom tolerance na dehydratáciu.

Experimenty s rastlinami v skorých rastových fázach potvrdzujú trend reakcií prieduchov ako prvej najľahšie merateľnej odpovede na vodný stres. Rôzne techniky pestovania rastlín z hľadiska rýchlej dehydratácie nám umožnili overiť a doplniť tendencie, ktoré sme zistili pri postupnej dehydratácii v nádobách.

Merania difúznej rezistencie kvantifikujú postupnosť v znižovaní rýchlosti transpirácie jednotlivých listov. V tabuľke 2 uvádzame simultánne merania v obsahu vody a difúznej rezistencie adaxiálnej a abaxiálnej strany listov. Potvrdili sme výsledky prác (Passioura 1988, Munns et al. 1993, Tardieu, Davies 1993), ktoré konštatujú, že zatváranie prieduchov je nezávislé od vodného potenciálu, resp. stupňa saturácie listov vodou. Naše merania potvrdzujú tento fakt a ukazujú, že je rôzna difúzna vodivosť vrchnej (adaxiálnej) a spodnej (abaxiálnej) strany listov pri rovnakom stave vody v mezofyle. U jačmeňa sa preferenčne zatvárajú abaxiálne prieduchy. Tento druh heterogenity hospodárenia s vodou na úrovni listu považujeme za významný mechanizmus ochrany voči dehydratácii počas sucha.

Tabuľka 2 : Rýchla dehydratácia po dekapitácii častí rastlín (listy, nadzemná časť) pri rôznych protokoloch pestovania jačmeňa a jej vplyv na parametre difúznej rezistencie listov (r_s) a relatívneho obsahu vody (RWC)

Table 2: Fast dehydration after cut of the plant segments (leaves, shoot) from different protocols of barley cultivation and its effect on parameters of leaf diffusion resistance (R_s) and relative water content (RWC)

GENOTYPE	Time of dehydration (min)	Fast dehydration								
		Shoot (hydroponic)			2 nd leaf (hydroponic)			2 nd leaf (pot exper.)		
		R_s (s.m ⁻¹)		RWC %	R_s (s.m ⁻¹)		RWC %	R_s (s.m ⁻¹)		RWC %
		abax.	adax.		abax.	adax.		abax.	adax.	o
Brewster	0	150	117	95,50	157	125	88,50	o	o	o
	5	1048	570	87,70	1117	995	89,80	o	o	o
	7	556	717	o	o	o	o	o	o	o
	10	1035	342	76,20	5860	420	72,0	1959	1204	50,34
Kompakt	0	192	183	91,80	216	183	95,30	o	o	o
	5	399	154	81,80	128	134	88,30	o	o	o
	7	563	490	82,10	o	o	o	o	o	o
	10	861	760	73,40	849	806	81,60	3697	1752	58,13
Scarlett	0	99	10	90,10	388	265	91,60	o	o	o
	5	210	114	88,70	785	168	82,20	o	o	o
	7	416	20	84,80	o	o	o	o	o	o
	10	629	773	83,20	2895	1968	79,90	3123	821	49,50

U dospelých rastlín sú značné rozdiely medzi jednotlivými listami (Kostrej et al. 2000) a bolo identifikované, že povrch listu sa správa nehomogénne a niektoré miesta na liste reagujú prednostne na stimul o strese (Terashima 1992; Bro et al. 1996; Pospíšilová, Šantruček 1994). Nami monitorovaná heterogenita je expeditívnym kritériom, ale jeho význam sme potvrdili iba u dekapitovaných celých rastlín, nie u dekapitovaných jednotlivých listov u ktorých budú počas dehydratácie rozhodujúce nie regulačné vlastnosti prieduchov ale skôr vododržná schopnosť ako funkcia vlastností kutikuly.

Pri pomaly pôsobiacom pôdnom suchu má nelineárny vzťah zatvárania prieduchov a stupňa dehydratácie význam pri aklimatácii na environmentálne faktory. Kvantitatívnymi meraniami heterogenity reakcií registrujeme nielen percepciu signálu, ale aj efektívnosť jeho transdukcie do ochrannej reakcie listov. Môžu odrážať zmeny vo vzťahu k interakcii environmentálnych faktorov a zmeny v integrite adaptačného potenciálu genotypu. Dlhodobá adaptácia na sucho je asociovaná s osmotickým prispôbením (Morgan 1992; Blum et al 1999, Ali et al. 1999), čo ukazuje na komplexnosť mechanizmov realizujúcich sa počas sucha, ktoré zabezpečujú zvyšovanie tolerance.

Adaptačný potenciál mladých rastlín je ťažšie determinovať ako u dospelých rastlín. Ich testovanie

však môže priniesť nové informácie o skúmanom biologickom materiále. Mladé intenzívne rastúce rastliny reagujú na vodný deficit odlišným spôsobom v porovnaní s dospelými. Realizujú menší počet mechanizmov a vlastností, ktoré sú súčasťou adaptačného potenciálu genotypu. Nešpecifickou rýchlou reakciou na vodný stres je akumulácia ABA v listoch. Aplikáciou rôznych koncentrácií ABA do koreňového prostredia (Tab. 3) sme chceli simulovať rôznu silu zdroja ABA, ktorá sa v koreňoch syntetizuje prirodzene. Tiež sa vychádza z predpokladu, že testy s exogénnou aplikáciou ABA je možné využiť pre odlišenie genotypov s rôznou citlivosťou na ABA. Všetky sledované koncentrácie pôsobili jednoznačne inhibične na rast listov, pričom slabšia koncentrácia 10^{-7} mol.l⁻¹, vplývala odrodovo špecificky, stimulačne alebo inhibične. Predpokladáme, že táto koncentrácia môže korešpondovať s endogénnou úrovňou ABA v liste. Predpoklad rýchlej reakcie rastlín na ABA sa potvrdil, avšak s menšími genotypovými rozdielmi ako v prípade testu PEG-om. Mechanizmus pôsobenia ABA je rovnaký, a rozdiely možno predpokladať výraznejšie u genotypov s nerovnakou citlivosťou na ABA. Merania transpirácie, ale aj efektívnosti spotreby vody pre rast listov (WUE_{GL}) ukazujú najvyššiu efektívnosť u genotypu Scarlett, čo korešponduje s predchádzajúcimi výsledkami s PEG 6000 (Tab.1).

Tabuľka 3: Priemerné hodnoty nárastu 3. listu (LER) a rýchlosti transpirácie (RT) za 24 hodín u mladých rastlín jačmeňa v živnom roztoku s rôznou koncentráciou ABA a podiel ich relatívnych hodnôt

Table 3: Average values of the 3rd leaf elongation rate (LER) and transpiration rate (RT) of juvenile barley plants in the nutrient solution with different concentration of ABA and ratio of their relative values

GENOTYPE	VARIANT	LER		RT		$[WUE_{LG}]_{rel} = \frac{LER_{rel}}{RT_{rel}}$
		mm.h ⁻¹	%	g.g ⁻¹ .h ⁻¹	%	
Scarlett	Kontrola	1,989	100,00	3,742	100,00	1,00
	10^{-7} mol.l ⁻¹ ABA	2,156	108,37	4,444	118,74	0,91
	10^{-5} mol.l ⁻¹ ABA	1,651	82,98	2,138	57,14	1,45
Kompakt	Kontrola	2,097	100,00	3,830	100,00	1,00
	10^{-7} mol.l ⁻¹ ABA	2,271	108,28	4,125	107,69	1,01
	10^{-5} mol.l ⁻¹ ABA	1,569	74,77	2,096	54,71	1,37
Brewster	Kontrola	1,889	100,00	4,499	100,00	1,00
	10^{-7} mol.l ⁻¹ ABA	1,894	100,32	4,042	89,84	1,12
	10^{-5} mol.l ⁻¹ ABA	1,464	77,52	2,587	57,49	1,35

Využitie postupov s exogénnou aplikáciou PEG a ABA simulujúcich stres umožňuje charakterizovať tie parametre ktoré sa realizujú v celom rastovo – produkčnom procese, a preto môžu byť testovacím kritériom pre hodnotenie vlastností suchovzdornosti. Reakcie rastlín na stresy sú nešpecifické a majú svoju genetickú podmienenosť. Prejavujú sa na rôznych hierarchických úrovňach, ale s rôznou intenzitou. Keďže pestované genotypy v konkrétnych podmienkach prostredia majú špecifické štruktúrne a funkčné vlastnosti, reakcie a parametre heterogenity, schopnosti plasticity a tolerancie, zdá sa byť užitočné aplikovať expeditívne testy na definovaný environmentálny faktor a využiť ich pre charakteristiku genotypov.

Z uvedených výsledkov a našich skúseností predpokladáme pri testovaní suchovzdornosti

kvantifikovať viaceré aspekty súvisiace s hospodárením s vodou. Na jednej strane sú to adaptačné znaky individuálnych listov bez komunikácie s ostatnými orgánmi a pri komunikácii s celou nadzemnou časťou sledovaním rýchlosti dehydratácie a heterogenity prieduchovej rezistencie. Na druhej strane sú to adaptačné znaky intaktných rastlín pri expozícii koreňov v PEG a ABA, prostredí inhibujúcom príjem, resp. výdaj vody a zmeny rastu listov mladých rastlín pri simulovaní zatvorenia prieduchov. Testovanie napriek svojej jednoduchosti umožňuje detekovať prenos hydraulického a chemického signálu o vodnom strese a ich vplyv pre zvyšovanie efektívnosti využitia vody genotypmi.

LITERATÚRA

- [1] Ali M., Jensen C.R., Mogensen V.O., Andersen M.N., Henson I.E. (1999): Root signalling and osmotic adjustment during intermittent soil drying sustain grain yield of field grown wheat. *Field Crop Research*, 62: 35 – 52
- [2] Blum A., Johnson J.W. (1993): Wheat cultivars respond differently to a drying top soil and a possible non-hydraulic root signal. *Journal of Experimental Botany*, 44, 264: 1149 – 1153
- [3] Blum A., Zhang J., Nguyen H. T. (1999): Consistent differences among wheat cultivars in osmotic adjustment and their relationship to plant production. *Field Crop Research* 64: 287 – 291
- [4] Brestič M., Olšovská K., Kalaji M.H. (1996): Physiological criteria for assesment of barley tolerance to water stress and its production ecostability. In: *Proceedings "Progress in Plant breeding to Growth Regulation"* (V. Ordog ed.), Mosonmagyaróvár, Hungary, 47 – 52
- [5] Brestič M., Olšovská K. (2001): Vodný stres rastlín: príčiny, dôsledky, perspektívy. VES SPU Nitra, ISBN 80-7137-902-6, 149 s.
- [6] Bro E., Genty B., Meyer S. (1996): Heterogeneity of leaf CO₂ assimilation during photosynthetic induction. *Plant Cell Environ.*, 19: 1349-1358
- [7] Davies W. J., Tardieu F., Trejo C. L. (1994): How do chemical signals work in plants that grown in drying soils? *Plant Physiol*, 104: 309 – 314
- [8] Ephrath J. E., Hesketh J. D. (1991): The effect of drought stress on leaf elongation, photosynthetic and transpiration rate in maize (*Zea mays* L.) leaves. *Photosynthetica*, 25, 4: 607 – 619
- [9] Kostrej A., Brestič M., Danko J, Jureková Z., Olšovská K. (2000): Funkčné parametre produkčného procesu obilnín v meniacich sa podmienkach prostredia. *Agroinštitút Nitra*, ISBN 81-9974-41: 110 s.
- [10] Kuznetsov V. K., Shevyakova N.I. (1999): Proline under Stress: Biological Role, Metabolism, and Regulation. *Russian Journal of Plant Physiology*, Vol 46, No 2: 274 – 287
- [11] Morgan, J.M. (1992): Osmotic components and properties associated with genotypic differences in osmoregulation in wheat. *Australian Journal of Plant Physiology*, 19: 67-76
- [12] Munns, R., Passioura, J.B., Milborrow, B.V. et al.(1993): Stored xylem sap from wheat and barley in drying soil contains a transpiration inhibitor with a large molecular size. *Plant, Cell and Environment*, 16: 867-872

- [13] Navari-Izo F., Milone M. A., Quartacci M. F., Pinzio C. (1993): Metabolic changes in wheat plants subjected to a water deficit stress programme. *Plant Sci.* 92: 151 – 157
- [14] Olšovská K. (1999): Zefektívňovanie využitia vody vo vzťahu k produktivite počas sucha. Dizertačná práca, SPU Nitra: 111 s.
- [15] Passioura J. B. (1988): Root signals control leaf expansion in wheat seedlings growing in drying soil. *Austr. J. Plant Physiology*, 15: 687-693
- [16] Popova L.P., Outlaw W.H., Aghoram K., Hite D.R.C. (2000): Abscisic acid – an intraleaf water-stress signal. *Physiologia Plantarum*, 108: 376 – 381
- [17] Pospíšilová J., Šantruček J. (1994): Stomatal patchiness. *Biol. Plantarum* 36: 481 – 510
- [18] Schinozaki H. et al. (1998): Molecular responses to drought stress. In: *Stress responses of photosynthetic organisms* (Satoh, Murata eds.). Elsevier: 259 p.
- [19] Tardieu F., Davies W. J. (1993): Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. *Plant Cell Environment*, 16: 341 – 349
- [20] Tardieu F., Lafarge T., Simoneau T. (1996): Stomatal control by fed or endogenous xylem ABA in sunflower: interpretation of correlations between leaf water potential and stomatal conductance in anizohydric species. *Plant Cell Environment*, 19: 75 – 84
- [21] This D., This P. (1992): Les principaux types de marqueurs moléculaires applicables a la selection pour la tolerance a la sécheresse. Advantages et limits. In: *Tolérance a la sécheresse des céréales en zone méditerranéenne. Diversité génétique et amélioration variétale.* (Monneveux P et Ben Salem M. eds), INRA, Versaille: 405 – 422
- [22] Zhu J. K., Hasegawa P. M., Bressan R. (1997): Molecular aspects of Osmotic Stress in Plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 16(3): 253 – 277.

¹ Katarina Olsovska, katarina.olsovska@uniag.sk, * to whom correspondence should be addressed

² Marijan Brestic,
Department of Plant Physiology, The Slovak Agricultural University in Nitra,
A. Hlinku 2, 949 76 Nitra, Slovakia, tel.: + 421 37 65 08 442