

BRONISŁAW GEJ

Zakład Fizjologii Roślin
SGGW w Warszawie

O ODPORNOŚCI ROŚLIN NA DEFICYT WODNY

1. Uwagi wstępne

Zagadnienie odporności roślin na niedostateczne zaopatrzenie w wodę jest stale aktualne ze względu na wielostronne znaczenie wody we wszystkich niemal procesach fizjologicznych organizmu roślinnego oraz na niekorzystny bilans wodny wielu obszarów rolnych.

W praktyce rolniczej zagadnienie odporności roślin na niedobór wody znane jest pod nazwą odporności na suszę glebową lub suszę atmosferyczną. Z punktu widzenia fizjologii należałoby raczej mówić o odporności na deficyt wodny.

Problemem odporności roślin na suszę względnie deficyt wodny zajmowało się wielu badaczy. Jest to zagadnienie skomplikowane i przyczyny odporności w dalszym ciągu nie są w pełni zbadane.

Zdaniem Maksimowa (1926) jedną z ważniejszych własności roślin odpornych na suszę jest zdolność do przetrwania w warunkach niedoboru wody i znoszenie znacznego nawet odwodnienia komórek i tkanek. Henckel¹ (1946) nazywa odpornymi na suszę te rośliny, które w procesie ontogenezy przystosowują się do niedoboru wody, dzięki czemu w tych warunkach normalnie rosną i rozwijają się.

Można wyodrębnić kilka typów roślin, które w różny sposób przystosowują się do niedoboru wody. Jedne z nich wyróżniają się specyficzną budową anatomico-morfologiczną, która zapewnia im jak najmniejszą transpirację lub ułatwia pobieranie wody z głębokich warstw gleby. Rośliny tego typu odznaczają się bardzo często zredukowaną powierzchnią liści, małymi rozmiarami komórek i nielicznymi, drobnymi szparkami; mają one zwykle grubą kutikulę i gęsty kutner, naczynia ich są bardzo rozgałęzione, a korzenie mogą sięgać niekiedy do kilku metrów w głąb gleby. Takie rośliny są odporne na suszę glebową lub atmosferyczną, ale mogą być nieodporne na deficyt wodny wytworzony w ich tkankach. Przykładem takich roślin są liczne sukulenty.

Rośliny należące do drugiego typu mogą unikać ujemnych skutków suszy dzięki określonym cechom biologicznym nabytym drogą ewolucji. Rośliny te wykazują na przykład skrócone niektóre fazy rozwoju, albo też skrócony jest ich cały okres

¹ Niektórzy autorzy cytują P. A. Henckla pisząc: Genkiel.

wegetacji. Odporność na suszę u takich roślin uwarunkowana jest «unikaniem suszy».

Inne wreszcie rośliny znoszą nawet duże odwodnienie dzięki pewnym cechom fizjologicznym, jak np. gromadzeniu znacznej ilości wody zapasowej, zdolności do silnego utrzymywania wody przez koloidy komórkowe, względnie dzięki innym właściwościom protoplastu, dotychczas jeszcze bliżej nie poznanym (Strebejko, 1955).

Są oczywiście rośliny, które łączą w sobie szereg cech z różnych, wyżej nakreślonych typów.

Jak więc widać, pojęcie odporności na suszę nie jest równoznaczne z pojęciem odporności na deficyt wodny, powstały w roślinach.

Stocker (1954, 1956) wyróżnia kilka typów odporności roślin na suszę, biorąc za podstawę takie pojęcia, jak: witalny-letalny, plazmatyczny-konstytucyjny, fenotypowy-genotypowy. Jego zdaniem szczególnie ważne jest poznanie witalnej odporności na suszę, czyli zbadanie tych ujemnych skutków deficytu wodnego, które wprawdzie są dla rośliny szkodliwe, ale nie są jeszcze śmiertelne.

Zdaniem Levitta (1951) zaś najbardziej może interesująca dla fizjologa jest odporność plazmatyczna, obejmująca reakcje rośliny ograniczone tylko do plazmy komórkowej.

Najnowsze przeglądy osiągnięć w dziedzinie odporności roślin na suszę można znaleźć w referatach Levitta (1951), Stockera (1956), Iljina (1957).

2. Wpływ deficytu wodnego na niektóre procesy fizjologiczne

Niedobór wody w środowisku powoduje duże zmiany w przebiegu wielu procesów biochemicznych i fizjologicznych w roślinie. Odwodnienie sprzyja zanikaniu skrobi w wędnących liściach i przyczynia się do zwiększenia ilości cukrów rozpuszczalnych (Molisch 1921, Wasiljew 1931, Julander 1945, Eaton i Ergle 1948 i in.). Opisano jednak i przeciwne przypadki, tzn. zmniejszenie zawartości cukrów w warunkach deficytu wodnego (Woodhams i Kozłowski 1954, Zemlanuchin 1957). Mezofity są bardziej wrażliwe na wędnięcie niż kserofity i rozkład skrobi następuje u nich szybciej oraz przy mniejszym deficycie wodnym niż u kserofitów (Iljin 1930 b).

Przy odwodnieniu roślin wzrasta się też rozkład związków białkowych, wskutek czego nagromadzają się aminokwasy i inne produkty rozkładu białek (Mothes 1931, Petrie i Wood 1938, Jarosz 1959).

Zgodnie z teorią Oparina (1934), rozwiniętą później przez Kursanowa (1940) i Sisakjana (1954), rozkład związków organicznych w warunkach deficytu wodnego roślin może być interpretowany zmianą kierunku reakcji enzymatycznych. Rozkład przeważa wówczas nad procesami syntezy. Deficyt wodny w zielonych liściach lub łodygach powoduje przeważnie zwiększenie intensywności oddychania, niekiedy nawet o 40—50%, szczególnie u hygrotów i mezofitów (Iljin 1923, Collorio 1928, Wood i Petrie 1938, Gej 1957, 1959).

Na ogół kserofity wykazują niższe natężenie oddychania niż mezofity.

Badania własne nad oddychaniem młodych liści dwóch odmian pszenicy jarej (doświadczenie 1958 r., nieopublikowane) pozwalają przypuszczać, że intensywność oddychania odmian odpornych na suszę jest niższa (w przeliczeniu na zawartość azotu białkowego) niż u wrażliwych.

Wielu badaczy wykazało, że niedobór wody przyczynia się do przymykania się szparek i zmniejszenia transpiracji szparkowej (Pisek i Winkler 1953, Stålfelt 1955, Milthorpe i Spencer 1957, Williams i Amer 1957 i in.).

Deficyt wodny powoduje również osłabienie, a niekiedy nawet zahamowanie procesu fotosyntezy i przemieszczania asymilatów (Brilliant 1924, Dastur 1925, Schneider i Childers 1941, Kursanow 1954, Celniker 1955, Żołąkiewicz 1955, Ashton 1956, Żołąkiewicz, Prusakowa i Lizandr 1958).

Maksimow (1952) wiąże zagadnienie wrażliwości roślin na deficyt wodny ze stopniem zahamowania procesów wzrostowych. Jego zdaniem każdy organ rośliny jest najbardziej wrażliwy na deficyt wodny przypadający w fazie najintensywniejszego jego wzrostu. U roślin uprawnych okres największej wrażliwości na niedobór wody zwany jest «okresem krytycznym».

Strebejko i Domańska (1957) wykazali, że nawet niewielkie obniżenie zawartości wody w liściach, wywołane przez niedobór wody w glebie, powoduje bardzo silne zahamowanie wzrostu i znaczne obniżenie plonów.

W latach dwudziestych Tumanow (1926) stwierdził, że u roślin, które poddawane były kilkukrotnemu wędnięciu, każde następne wędnięcie wywoływało coraz mniejsze zaburzenia zarówno w rozwoju rośliny, jak i w przyroście suchej masy. Rośliny ulegały jak gdyby pewnemu zahartowaniu.

W oparciu o doświadczenia Tumanowa, Henckel (1946) opracował nową metodę przedsięwziętego hartowania roślin w początkowym okresie kiełkowania. Według Henckla «przedsięwzięte hartowanie» przyczyniało się do zmniejszenia spadku plonów u roślin w warunkach deficytu wodnego. Pod wpływem hartowania zmieniała się budowa anatomiczna roślin, które w tym przypadku przybrały cechy struktury kseromorficznej, zwiększała się hydrofilność koloidów plazmy oraz wzrastała intensywność fotosyntezy i oddychania.

Wpływ przedsięwziętego hartowania metodą Henckla na zwiększenie odporności roślin na deficyt wodny i na plon potwierdziły badania Iwanowa (1954), Gusięwa (1957), Zubienki (1959), Martjanowej (1960) i innych.

3. Wskaźniki odporności roślin na deficyt wodny

Przy końcu XIX wieku Schimper (1898) wysunął pogląd, że rośliny pustynne i inne kserofity odznaczają się niską transpiracją i ekonomicznie gospodarują pobraną wodą. W oparciu o hipotezę Schimpera, w ciągu dość długiego czasu istniało przeświadczenie, że miernikiem odporności roślin na deficyt wodny może być wielkość współczynnika transpiracji.

Jednak badania Briggsa i Schantza (1912, 1914) oraz Maksimowa i Aleksandrowa (1917) wykazały, że jest rzeczą dość trudną ustalić ścisły związek

między stopniem odporności a wielkością współczynnika transpiracji. Listowski (1952, 1955) przypuszcza, że współczynnik transpiracji może być pewnym wskaźnikiem wrażliwości roślin na niedobór wody tylko w przypadku porównywania biotypów stojących blisko siebie.

Kołkunow (1905) selekcyjując rośliny uprawne zauważył, że liście roślin odpornych na suszę posiadały mniejsze komórki i szparki niż u roślin wrażliwych. Niektórzy badacze odnoszą się jednak sceptycznie do porównywania różnych cech anatomicznych ze stopniem odporności na deficyt wodny (Wasiljew 1929, Haber 1938). Mimo to Cormack (1950) w dalszym ciągu zaleca traktować pomiar grubości liścia jako cechę charakterystyczną dla stopnia wrażliwości różnych odmian pszenicy na suszę.

Clark i Levitt (1956) wykazali, że u soi w okresie deficytu wodnego odkłada się w warstwie powierzchniowej skórki liścia większa niż zwykle ilość lipidów, co umożliwia roślinie zmniejszenie transpiracji kutikularnej. Slavik (1958) stwierdził ścisłą odwrotną zależność między intensywnością transpiracji kutikularnej a wielkością deficytu wodnego w liściach buraka.

Zdaniem Maksimowa (1926) zależność między wielkością komórek, transpiracją i wysokością plonu, w warunkach deficytu wodnego, jest bardzo skomplikowana, a jej przyczyny pozostają niewyjaśnione.

Przez pewien czas duże nadzieje pokładano w metodzie Buchingera (1927), który starał się określić stopień odporności na suszę na podstawie wielkości siły ssącej kielkującej roślinki umieszczonej w stężonym roztworze sacharozy. Jednak zdaniem Henckla i Nowosielowej (1955) trudno jest na podstawie tej właściwości kielka sądzić o odporności rośliny na niedobór wody w jej późniejszych fazach rozwojowych.

Strebejko i Domańska (1953, 1954, 1955) stwierdzili, że kiełkowanie nasion zbóż w stężonych roztworach KNO_3 dało pewne wskazówki co do odmianowej odporności tych roślin na wysokie stężenie osmotyczne roztworu, a prawdopodobnie i na suszę podczas kiełkowania i wschodów.

Niektórzy badacze wykazali stałą ujemną korelację między wartością osmotyczną soku komórkowego i siłą ssącą liści a zawartością wody w glebie (Petinow 1954, 1956, Babuszkina 1959, Filippow 1959 a, b). Przypuszczają oni, że wartość osmotyczna lub wielkość siły ssącej może być wskaźnikiem zapotrzebowania rośliny na wodę. Jednak wskaźniki te nie są dobrym kryterium odporności na deficyt wodny, ponieważ stwierdzono, że gatunki mniej odporne mają niekiedy wysoką wartość osmotyczną, a bardziej odporne — niską. Na ogół drzewa i krzewy odznaczają się wyższą wartością osmotyczną niż gatunki trawiaste.

Litwinow (1951) uważa, że ogólna zawartość wody w liściach może być cechą charakterystyczną różnej odporności poszczególnych odmian na deficyt wodny. Kryterium to było wielokrotnie sprawdzane, lecz nie zawsze otrzymano jednoznaczne wyniki.

Duże znaczenie w odporności roślin na deficyt wodny przypisywano względnej zawartości wody związanej przez substancje komórkowe (Newton i Martin

1930, Wasiljewa 1955, Aleksiejew i Gusiew (1955). Wyżej wymienieni autorzy są zdania, że woda związana jest pewniejszym wskaźnikiem odporności niż na przykład stężenie soku komórkowego.

Zdaniem zaś Levitta (1951) lub Kramera (1955) woda związana tylko przez protoplazmę może odgrywać rolę w odporności komórek roślinnych na odwodnienie. Niestety nie ma odpowiednich metod, które pozwoliłyby ściśle określić ilość wody związanej przez protoplazmę niezależnie od jej zawartości w soku i w błonach komórkowych.

Znaczenie wody związanej w odporności roślin zostało już omówione przez Domańskiego (1959).

Jeremiejew (1948) wykazał, że u drzew owocowych istnieje związek między odpornością na deficyt wodny a zdolnością do utrzymywania wody przez więdnące liście lub ulistnione gałązki. Podobny sposób oznaczania odporności na niedobór wody u lnu i niektórych innych roślin uprawnych opracował Cetl (1953). Według Polstera i Reichenbacha (1957) kryterium witalnej odporności na suszę u drzew może być pomiar czasu, w ciągu którego po ścięciu pędów utrzymuje się aktywna reakcja komórek przyszparkowych.

Wasiljew (1929) stwierdził, że jedną z ważniejszych oznak odporności na suszę (szczególnie u pszenic) może być stopień rozwarcia aparatów szparkowych w ciągu doby. Odporne pszenice w warunkach suchego klimatu mają bowiem szparki otwarte w ciągu całego dnia, podczas gdy mniej odporne zamykają je już wczesnym rankiem.

Ostatnio Kaloyereas (1958) opracował nową metodę oznaczania odporności drzew na suszę (u różnych gatunków sosny). Stwierdził on, że istnieje ścisła korelacja między «polową» odpornością na suszę a wrażliwością chlorofilu na działanie temperatury 55—56°C.

Stocker (1947) określa odporność roślin na suszę obliczając stosunek plonu, uzyskanego w warunkach suszy, do plonu otrzymanego w warunkach optymalnego zaopatrzenia w wodę. Taki pomiar jest cenny dla praktyki rolniczej, jednak przy wyjaśnianiu fizjologicznych przyczyn odporności nie jest wystarczający, ponieważ wiadomo, że odporność na suszę jest zjawiskiem zależnym od bardzo wielu czynników.

Prace Maksimowa i jego współpracowników (1952) stworzyły podstawę dla określenia bezpośrednich wskaźników odporności roślin na deficyt wodny. Wskaźniki te, jego zdaniem, związane są z właściwościami fizyko-chemicznymi i biochemicznymi plazmy, która jest zdolna do znoszenia znacznej utraty wody bez naruszenia swej struktury. Obserwacje Maksimowa wykazały, że konsekwencją więdnienia jest znaczne zwiększenie przepuszczalności i wyraźne zmniejszenie się lepkości plazmy. Henckel (1949) wiąże wrażliwość komórek na odwodnienie z elastycznością plazmy. Podkreśla on, że rośliny uodpornione względnie odporne na suszę, odznaczają się wysoką elastycznością plazmy. Elastyczność tę mierzy on długością czasu potrzebnego do oderwania plazmy od błony komórkowej podczas wirowania.

Zaobserwowane zmiany właściwości fizykochemicznych plazmy w czasie suszy odpowiadają tym zmianom, jakie występują w miarę starzenia się komórek; można więc sądzić, że deficyt wodny przyspiesza proces starzenia się roślin (Maksimow 1952).

Odporność roślin na deficyt wodny jest zjawiskiem bardzo złożonym i dlatego przy określaniu stopnia tej odporności nie możemy ograniczać się do zbadania jakiejś jednej, choćby nawet bardzo ważnej cechy. Nie ma bowiem jednego rodzaju suszy i jednego typu odporności na nią oraz jednej uniwersalnej metody dla jej oznaczenia.

4. Podstawy teoretyczne odporności na deficyt wodny

Na podstawie wyżej cytowanych badań (głównie: Maksimowa, Iljina, Stockera) rozwinęła się teoria odporności strukturalnej, która zakłada, że odporność roślin na deficyt wodny zależy przede wszystkim od struktury plazmy. Niestety do tej pory sama budowa plazmy nie jest dostatecznie wyjaśniona.

Zgodnie z poglądem Stockera (1947, 1956), opartym głównie na badaniach zmian lepkości, w protoplazmie poddanej odwodnieniu zachodzą zmiany jej struktury, przy czym w początkowym okresie działania suszy obserwuje się tzw. fazę reakcyjną, a następnie — restytucyjną. Na skutek utraty wody powstaje najpierw tzw. zróżnicowane odwodnienie plazmy, tzn. ujawniające się tylko w określonych miejscach struktury białkowej. Prowadzi to do powstania zniekształceń i napięć «mechanicznych», które prawdopodobnie powodują rozluźnienie specyficznych punktów «przyczepu» micel białkowych i pęknięcie wiązań w siateczkowej strukturze plazmy («faza reakcji»). Te zmiany protoplazmatyczne prowadzą do zwiększenia się odległości między micelami, wskutek czego zmniejsza się wówczas lepkość plazmy, a zwiększa jej przepuszczalność, co sprzyja wzmoczeniu transpiracji. Uwolnione micelle, blokujące uprzednio grupy polarne, umożliwiają wzrost zdolności hydratacyjnej plazmy i zwiększają jej ujemny ładunek. Zmienia się także przebieg reakcji enzymatycznych wskutek uwalniania enzymów, które aktywują rozkład związków organicznych i oddychanie. W tych warunkach zostaje też uszkodzona struktura chloroplastów i wobec tego asymilacja ulega zahamowaniu, co z kolei prawdopodobnie prowadzi do obniżenia *pH*. Wg Stockera zmniejsza się też stosunek jonów K do Ca. Spadek *pH* zmniejsza różnicę potencjałów w plazmie i micelle, ponownie zbliżając się jedna do drugiej, są zdolne wówczas do odtworzenia zniszczonych wiązań, rekonstruując pierwotną strukturę plazmy («faza restytucji»). W tej drugiej fazie następuje pewna stabilizacja charakterystycznego dla danych warunków typu przemiany materii i roślina wchodzi w stan zahartowania (stan ten należy uważać za drugą część fazy restytucyjnej). Zwiększa się wówczas lepkość plazmy, tzn. wzrasta jej spoistość i obniża się zdolność hydratacyjna. W stanie zahartowania plazmy transpiracja rośliny zmniejsza się dzięki zredukowanej przepuszczalności dla wody.

Po niewielkim lub krótkotrwałym deficycie wodnym, gdy roślina zostanie dostatecznie zaopatrzona w wodę, można zdaniem Stockera, obserwować ostatnią

fazę, zwaną «fazą reaktywacji», w czasie której uszkodzona struktura plazmy może ulec niemal całkowitemu zregenerowaniu.

Teoria Stockera w dużym stopniu opiera się na hipotezie Iljina (1927, 1930 a), który twierdzi, że odwodnienie komórek może spowodować rozrywanie plazmy, co często prowadzi do jej zamierania. Iljin uważa, że komórkom o stosunkowo małych wakuolach (a dużej ilości plazmy) mniej szkodzi odwodnienie (lub szybkie pobieranie wody po okresie suszy) niż komórkom dużym, o dużych wakuolach. Z poglądem tym zgodne są wyniki badań Amera i Williamsa (1958) nad odpornością liści *Pelargonium zonale*.

Levitt (1951) dokonał krytyki teorii Stockera twierdząc, że nie jest ona dostatecznie podbudowana badaniami eksperymentalnymi i że stan odporności (zahartowanie) jest związany nie ze ściślejszym, lecz z luźniejszym powiązaniem micel białkowych. Dowodem tego jest, między innymi, obserwowany przez Levitta wzrost zawartości wody związanej w grzybni *Aspergillus niger*, hodowanej w warunkach dużego stężenia roztworu, czyli wzrost zdolności hydratacji plazmy. Wreszcie Levitt podkreśla, że odporność na suszę na ogół opiera się na takich samych zmianach fizykochemicznych plazmy, jakie obserwuje się w przypadku odporności na mróz, na wysoką temperaturę, na duże stężenie soli w środowisku itp. Uodpornienie plazmy na jeden z tych niesprzyjających czynników środowiska oznacza wg niego zarazem zwiększenie odporności na inne czynniki.

Teoria, która proponuje wyjaśnienie mechanizmu jednego typu odporności, powinna, zdaniem Levitta, stosować się i do pozostałych typów. W wyniku tych rozważań powstała hipoteza o «ogólnej odporności fizjologicznej».

Często jednak spotykamy się z faktami, które przeczą tej hipotezie. Zdaniem Henckla nie tylko poszczególne objawy odporności rośliny na suszę, na mróz, lub na działanie toksyczne substancji glebowych nie są bynajmniej takie same, ale nie ma nawet jednego typu odporności na suszę u wszystkich roślin.

Z wyżej przedstawionej teorii Stockera wynika, że przebieg zjawisk związanych z wpływem deficytu wodnego na plazmę w czasie fazy reakcji i restytucji powinien być badany z uwzględnieniem czynnika czasu. Jeżeli to zostanie zaniedbane, to w pewnych przypadkach będziemy obserwowali na przykład wzrost natężenia jakiegoś procesu, gdy tymczasem wyniki innych badaczy wskazują na jego spadek. Tym niekiedy tłumaczy się sprzeczności występujące w literaturze z zakresu badań nad odpornością na suszę czy też deficyt wodny. Trudno jest wówczas nawet ustalić, czy dany wynik należy zaliczyć do fazy reakcyjnej czy restytucyjnej.

W końcu należy wspomnieć o dyskusyjnej hipotezie opublikowanej przez Domańskiego (1958) na temat fizjologicznych podstaw odporności na suszę. Hipoteza ta stawia sobie za cel powiązanie oddychania, energetyki rośliny i struktury plazmy z procesem odporności. Domański przypuszcza, że dzięki odpowiedniej strukturze plazmy rośliny odporne wymagają mniejszego zużycia energii dla kontynuowania swych funkcji życiowych niż rośliny nieodporne. Niestety autor nie przytacza przekonujących i dostatecznych dowodów eksperymentalnych dla poparcia swej hipotezy.

Jak wynika z powyższego przeglądu literatury, zagadnienie odporności roślin na deficyt wodny nie jest dostatecznie wyjaśnione i wymaga dalszych, szczegółowych badań.

LITERATURA

1. Aleksiejew A. M. i Gusiew N. A., 1955. Pokazateli wodnowo režima listiew pszenicy, ich swjaż s urożajem i właznostju poczwy. Fizjoł. Rast. 2, 215—220.
2. Amer F. A. i Williams W. T., 1958. Drought resistance in *Pelargonium zonale*. Ann. of Bot. 22, 369—379.
3. Ashton F. M., 1956. Effects of a series of cycles of alternating low high soil water contents on the rate of apparent photosynthesis in sugar cane. Plant Physiol. 31, 266—274.
4. Babuszkin L. N., 1959. O diagnostikie nuždajemosti owoščnych rastenij w poliwie po koncentraciji soka. Fizjoł. Rast. 6, 480—483.
5. Briggs L. J. i Shantz H. L., 1912. The relative wilting coefficients for different plants. Botan. Gaz. 53, 229—235.
6. — — 1914. Relative water requirement of plants. J. Agric. Research. 3, 1—63.
7. Brilliant A. W., 1924. La teneur en eau dans les feuilles et l'énergie assimilatrice. Compt. rend. Acad. Sci. Paris. 178, 2122—2125.
8. Buchinger A., 1927. Saugkraftmessungen («Osmotisches Verhalten») verschiedener Gerstensorten. Fortschr. Landwirtsch. 2, 344—350.
9. Celniker Ju. L., 1955. Wodnyj režim listiew duba i jasiena puszystego w Derkulskej stepi i wlijanije na niewo poliwa. Trudy In-ta Lesa AN SSSR, 27, 29—45.
10. Ceti Ivo, 1953. Návrh jednoduché metody k zjištění oddnosti rostlin vůči suchu. Českosl. biol. 2, 361—369. (Refer. Žurn., Bioł. 1955, 13668).
11. Clark J. A. i Levitt J., 1956. The Basis of drought resistance in the Soybean plant. Physiol. Plantar. 9, 598—606.
12. Collorio H. M., 1928. Untersuchungen über die Beziehungen zwischen der Wasserabgabe der Pflanzen und ihrer Atmungsgrösse. Planta 5, 1—27.
13. Cormack R. G. H., 1950. A study of leaf thickness in wheat. Agronomy J. 42, 361—362.
14. Dastur R. H., 1925. The relation between water content and photosynthesis. Ann. of Bot. 39, 767—786.
15. Domański R., 1958. O podstawach fizjologicznych odporności roślin. Kosmos A, 7, 41—48.
16. — 1959. Woda związana i jej znaczenie w odporności roślin. Wiadom. Bot. 3, 87—93.
17. Eaton F. M. i Ergle D. R., 1948. Carbohydrate accumulation in the cotton plant at low moisture levels. Plant. Physiol. 23, 169—187.
18. Filippow L. A., 1959 a. Koncentracja kletocznego soka listiew kak fizjologiczeskij pokazatel sostojanja wodnogo režima chłopczatnika. Fizjoł. Rast. 6, 85—88.
19. — 1959 b. Ocenka wlijanija niekotorych faktorow na sosuszczuju siłu listiew chłopczatnika. Fizjoł. Rast. 6, 477—480.
20. Gej B., 1957. Wstępne badania nad oddychaniem liści tytoniu Virginia w czasie suszenia. Przem. Spoż. 11, 302—305.
21. — 1959. Wpływ obniżonej wilgotności gleby na transpirację i oddychanie jęczmienia i pszenicy jarej. Acta Agrobot. 8, 201—215.
22. Gusiew N. A., 1957. Wlijanje suchowiejia na wodnyj režim jarowoj pszenicy. Fizjoł. Rast. 4, 305—311.
23. Haber E. S., 1938. A study of drought resistance in inbred strains of sweet corn *Zea mays* var. *Rugosa*. Research. Bull. 243, 55—72, Ames, Iowa.
24. Henckel P. A., 1946. Ustojcziwost rastenij k zasuchie i puti jeje powyszenija. Tr. In-ta Fizjoł. Rast. 5, 1—237, M.-L. AN SSSR.
25. — 1949. O priczinach zaschoustożiwosti niekotorych kserofitow i galofitow. Bot. Žurn. 34, 461—473.

26. Henckel P. A. i Nowosielowa A. N., 1955. Diagnostika zasuchoustojczivosti jarowej pszenicy. *Fizjol. Rast.* 2, 199—208.
27. Iljin W. S., 1923. Einfluss des Welkens auf die Atmung der Pflanzen. *Flora* 116, 379—403.
28. — 1927. Über die Austrocknungsfähigkeit des lebenden Protoplasmas der vegetativen Pflanzenzellen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 66, 947—964.
29. — 1930 a. Die Ursachen der Resistenz von Pflanzenzellen gegen Austrocknen. *Protoplasma* 10, 379—414.
30. — 1930 b. Der Einfluss des Welkens auf den Ab- und Aufbau der Stärke in der Pflanze. *Planta*, 10, 170—184.
31. — 1957. Drought resistance in plant and physiological processes. *Ann. Rev. of Plant Physiol.* 8, 257—274.
32. Iwanow A. A., 1954. Naprawlennoje powyszenije zasuchoustojczivosti i urożaja jaczmenia i gieczichi. *Tr. In-ta Fizjol. Rast.* 8, 229—242.
33. Jarosz N. P., 1959. Wlijanije wodoobespieczienija na biochimizeskije prewraszczenija w listjach i siemienach chlopczatnika. *Fizjol. Rast.* 6, 205—208.
34. Jeremiejew G. H., 1948. Fizjologiczeskije pokazatieli diagnostiki na zasuchoustojcziwost płodowych rastenii. *Dokł. WASChIL*, 10, 19—23.
35. Julander O., 1945. Drought resistance in range and pasture grasses. *Plant Physiol.* 20, 573—599.
36. Kaloyereas S. A., 1958. A new method of determining drought resistance. *Plant Physiol.* 33, 232—233.
37. Kolkunow W. W., 1905. K woprosu o wyrobotkie wynosliwych k zasucham rass kulturnych rastenii. I. Anatomo-fizjologiczeskije issledowanie stepeni kserofilnosti niekotorych źłakow. *Izw. Kijewsk. politechn. in-ta*, 5, nr 4 (1—82).
38. Kramer P. J., 1955. Bound water. *Encycl. of Plant Physiol.* (Ruhland) 1, 223—240, Berlin, Springer-Verlag.
39. Kursanow A. L., 1940. Obratimoje dejstwie fiermentow w żywoj rastitelnoj kletkie. *M. Izd. AN SSSR*.
40. — 1954. Znaczenije izotopow i drugih nowiejszych mietodow issledowanja w biologii dla reszenija woprosow sielskowo chożajstwa. *Izwiadnia AN SSSR, ser. biol.*, nr 1.
41. Levitt J., 1951. Frost, drought and heat resistance. *Ann. Rev. of Plant Physiol.* 2, 245—268.
42. Listowski A., 1952. Wpływ okresowych wahań wilgotności glebowej na rozwój i na zmienność kilku odmian jęczmienia. *Roczn. N. Roln.* 65, 7—32.
43. — 1955. Okresy krytyczne w gospodarce wodnej roślin. *Zesz. probl. nauki polskiej III.* 55—85.
44. Litwinow Ł. S., 1951. O poczwiennoj zasuchie i ustojczivosti k niej rastenii. *Izd. Lwowskiego un-ta. Lwow.*
45. Maksimow N. A., 1926. Fizjologiczeskije osnovy zasuchoustojczivosti rastenii. *Leningrad. Izd. Wsiesojuzn. In-ta Prikl. Bot.*
46. — 1952. Izbrannyje raboty po zasuchoustojczivosti i zimostojkosti rastenij. *T. 1. Moskwa, AN SSSR*.
47. Maksimow N. A. i Aleksandrow W. G., 1917. Produktiwnost transpiracji i zasuchoustojcziwost. *Tr. Tifl. bot. sada*, nr 19, 139—194.
48. Martjanowa K. L., 1960. Rezultaty proizwodstwiennych opytow po wniedrenju metoda predposiewnogo zakaliwanja jaczmenia k zasuchie. *Fizjol. Rast.*, 7, 362—365.
49. Milthorpe F. L. i Spencer E. J., 1957. Experimental studies on the factors controlling transpiration. III. The interrelations between transpiration rate, stomatal movement and leaf water-content. *J. Exptl Bot.* 8, 413—437.
50. Molisch H., 1921. Über den Einfluss der Transpiration auf das Verschwinden der Stärke in den Blättern. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, 39, 339—344.
51. Mothes K., 1931. Zur Kenntnis des N-Stoffwechsels höherer Pflanzen. *Planta*, 12, 686—731.
52. Newton R. i Martin W. M., 1930. Physico-chemical studies of the nature of drought resistance in crop plants. *Canad. J. Res.* 3, 336—427.
53. Oparin A. J., 1934. Dejstwie fiermentow w żywoj kletkie. *Uspiechi Chimii.* 3, 200—216.
54. Petinow N. S., 1954. O znaczenii fizjologiczeskich pokazatieli w poliwnom rastenjewodstwie. *Fizjol. Rast.* 1, 81—90.

55. — 1956. Opyt diagnostirowania potrebnosti rastenii w poliwie po fizjologiczeskim pokazateljam. Orosz. s.-ch. kultur w centr.-czernoz. połoście RSFSR, nr 2, 217—235, Moskwa, AN SSSR.
56. Petrie A. H. K. i Wood J. G., 1938. Studies on the Nitrogen Metabolism of Plants. I. The Relation between the content of proteins, Amino-Acids and water in the leaves. *Ann. of Bot. N.S.* 2, 33—60.
57. Pisek A. i Winkler E., 1953. Die Schliessbewegung der Stomata bei ökologisch verschiedenen Pflanzentypen in Abhängigkeit vom Wassersättigungszustand der Blätter und vom Licht. *Planta*, 42, 253—278.
58. Polster H. i Reichenbach H., 1957. Ein Verfahren zur Prognose der vitalen Dürre-resistenz durch Ermittlung des Stomataregulationsvermögens abgeschnittener Pflanzensprosse. *Biol. Zbl.* 76, 700—721.
59. Schimper A. F., 1898. *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*. Jena, Fischer.
60. Schneider G. W. i Childers N. F., 1941. Influence of soil moisture on photosynthesis, respiration and transpiration of apple leaves. *Plant Physiol.* 16, 565—583.
61. Sisakjan N. M., 1954. *Biochimja obmiena wieszczestw*, Izd. AN SSSR.
62. Slavik B., 1958. The influence of water deficit on transpiration. *Physiol. Plantar.* 11, 524—536.
63. Stålfelt M. C., 1955. The stomata as a hydrophotic regulator of the water deficit of the plant. *Physiol. Plantar.* 8, 572—593.
64. Stocker O., 1947. Probleme der pflanzlichen Dürre-resistenz. *Naturwiss.* 34, 362—371.
65. — 1954. Die Trockenresistenz der Pflanzen. *Rapp. et Comm. VIII-e Congr. Intern. de Bot. Paris*, Sect. 11 et 12, 223—232.
66. — 1956. Die Dürre-resistenz. *Handbuch der Pflanzenphysiologie (Ruhland)* 3, 696—741, Berlin, Springer-Verlag.
67. Strebeyko P., 1955. Woda jako czynnik kształtujący roślinę. *Zeszyty problem. nauki polskiej*. III, 33—44.
68. Strebeyko P. i Domańska H., 1953. Badania siły ssącej kielkujących nasion pszenicy i jęczmienia. *Roczn. N. Roln.* 67-A-4, 109—124.
69. — — 1954. Próby oznaczania odporności pszenic na suszę w okresie kielkowania i wschodów. *Roczn. N. Roln.* 68-A-3, 517—538.
70. — — 1955. Dalsze badania odporności pszenic na suszę w okresie kielkowania i wschodów. *Roczn. N. Roln.* 71-A-1, 43—53.
71. — — 1957. Wpływ wahań bilansu wodnego liści na wzrost owsa i rzepaku. *Roczn. N. Roln.* 75-A-3, 339—365.
72. Tumanow I. J., 1926. Niedostatecznoje wodosnabżenje i zawjadanje rastenja, kak sredstva powyszenia jego zasuchoustojczivosti. *Tr. po prikl. bot. i sel.* 16, 293—399.
73. Wasiljew I. M., 1929. Issledowanje nad zasuchoustojczivosti u pszenic. *Tr. po prikl. bot., gen. i sel.* 22, 147—218.
74. — 1931. Wlijanije zasuchi na prewraszczenje uglewodów w pszenicach. *Tr. po prikl. bot., gen. i sel.* 27, 47—69.
75. Wasiljewa N. G., 1955. O sootnoszenii swobodnoj i swiazanoj wody w listjach rastenij w swiazi s ich zasuchoustojczivosti. *Fizjoł. Rast.* 2, 209—214.
76. Williams W. T. i Amer F. A., 1957. Transpiration from wilting leaves. *J. Exptl Bot.* 8, 1—19.
77. Wood J. G. i Petrie A. H. K., 1938. Studies on the nitrogen metabolism of plants. II. Interrelations among soluble nitrogen compounds, water and respiration rate. *Ann. of Bot. N.S.* 2, 729—750.
78. Woodhams D. H. i Kozlowski T. T., 1954. Effects of soil moisture stress on carbohydrate development and growth in plants. *Amer. J. Bot.* 41, 316—320.
79. Zemlanuchin A. A., 1957. Wlijanje oroszenja na obmien wieszczestw w rastenjach. *Biol. osnovy orosz. zemlad.* 552—564. Moskwa, AN SSSR.
80. Zubienko W. Ch., 1959. Wlijanje predposiewnogo zakaliwanja semjan k zasuchie na urożaj kukuryzy późniwnych posewow. *Fizjoł. Rast.* 6, 333—335.
81. Żołkiewicz W. N., Wlijanje oroszenja na obmien wieszczestw u jarowej pszenicy w swiazi s jeje produktiwnostju. *Fizjoł. Rast.* 2, 123—131.
82. Żołkiewicz W. N., Prusakowa L. D. i Lizandr A. A., 1958. Peredwizenje assimilatow i dychanije prowadzjaszczich putiej w zawisimosti ot włażnosti poczwj. *Fizjoł. Rast.* 5, 337—344.