



ANNALI

DELLA FACOLTA' DI AGRARIA DELL' UNIVERSITA'
SASSARI

studi sassaresi

Sezione III

1982 Volume XXIX

ANNALI

DELLA FACOLTA' DI AGRARIA DELL' UNIVERSITA'

SASSARI

DIRETTORE: G. RIVOIRA

*COMITATO DI REDAZIONE: M. DATILO - S. DE MONTIS - F. FATICHENTI
C. GESSA - L. IDDA - F. MARRAS - A. MILELLA - P. PICCAROLO - A. PIETRACAPRINA
R. PROTA - G. TORRE - A. VODRET*

studi sassaresi

ORGANO UFFICIALE
DELLA SOCIETÀ SASSARESE DI SCIENZE MEDICHE E NATURALI



Istituto di Agronomia generale e Coltivazioni erbacee
dell'Università di Sassari

(Direttore: Prof. G. Rivoira)

A. MURTAS - M. DEIDDA - M. MILIA *

VARIAZIONI STAGIONALI DEL POTENZIALE IDRICO FOGLIARE,
OSMOTICO E DI PRESSIONE NEL GRANO DURO

RIASSUNTO

Nel 1982, mediante l'impiego di una apparecchiatura psicrometrica, sono state seguite le variazioni del potenziale fogliare, osmotico e di pressione durante le fasi di sviluppo di 5 varietà di grano duro allevate in coltura ordinaria.

L'accrescimento della pianta durante il periodo differenziazione fiorale-spigatura, è stato sostenuto da un generale aumento della componente di pressione. Non sono state osservate notevoli differenze tra le varietà a taglia bassa ed alta nonché tra quelle glaucescenti e non.

La relazione tra i valori del Ψ_p e del Ψ fogliare, rilevati nel periodo spigatura-inizio ingiallimento delle foglie, non segue in tutte le varietà un andamento lineare.

Le varietà «Tibula» e «Creso» sembrerebbero, ad un'analisi dei rapporti tra Ψ_p e Ψ , più resistenti all'aridità rispetto alle altre. Questi risultati, però, necessitano di ulteriori verifiche.

SUMMARY

Seasonal changes in water, osmotic and turgor leaf potentials in durum wheat.

In 1982 the seasonal changes of leaf Ψ , Ψ_p and Ψ_r of five durum wheat cultivars grown under field conditions was monitored using a psychrometric apparatus.

There was found to be a general increase in pressure during the floreal differentiation-earring period. No particular differences were observed either between the tall and dwarf varieties or between those with bloom or not.

The relation between the values of Ψ_p and leaf Ψ , taken from the earing period to the initial stage of leaf senescence does not follow a linear regression in all the varieties.

According to an analysis of the differing values of Ψ_p and Ψ , it seems that the varieties «Tibula» and «Creso» are more resistant to water stress than the other varieties, although these findings require further convalidation.

* Rispettivamente Professore associato di tecnica agronomica dell'irrigazione, Professore straordinario di Agronomia generale e Coltivazioni erbacee e Professore stabilizzato in «Fertilità e nutrizione delle piante».

Negli ultimi anni sono state avanzate ipotesi alternative ai criteri di selezione del grano sino ad oggi adottati (Blum et al., 1981 e 1982). Il concetto base di questo indirizzo è quello di ottenere genotipi che presentino un lungo periodo di granigione a cui, almeno teoricamente ed in condizioni ottimali, dovrebbe corrispondere una maggiore capacità produttiva e che siano, nel contempo, resistenti all'aridità. Gli schemi di selezione dovrebbero pertanto prendere in considerazione le componenti fisiologiche della resistenza agli stress idrici che, a seconda dei meccanismi o sistemi di regolazione metabolici implicati, può essere ascritta a tre gruppi principali: «Drought avoidance», che si manifesta con la minore riduzione dell'idratazione dei tessuti vegetali in condizioni di deficit idrico dell'ambiente e «Drought tolerance» che esprime la minore riduzione dei processi vitali delle piante in condizioni di disidratazione dei tessuti. L'attuale criterio di selezione, porta alla costituzione di cultivar più precoci e quindi adatte a sfuggire a condizioni di aridità ma, in molti casi, a scapito della durata della fase di accumulo della cariosside («Drought escape») (Levitt, 1972).

I parametri fisiologici più comunemente utilizzati per valutare la resistenza all'aridità delle specie coltivate, sono il potenziale fogliare (Douglas et al., 1977) e la resistenza stomatica alla diffusione del vapore (Fischer et al., 1977; Adjei et al., 1980). Le relazioni tra questi indici e la produttività in condizioni di stress idrico non sono state ancora completamente chiarite (Blum et al., 1982).

Su queste basi, allo stato attuale, la selezione, come mezzo per migliorare i livelli produttivi delle colture, può essere condotta solo con l'ipotesi che l'introduzione di tali caratteri in genotipi ad alta potenzialità produttiva possa attenuare gli effetti negativi delle annate siccitose e consentire quindi una maggiore stabilità di produzione.

Allo scopo di portare un contributo di conoscenze sull'argomento è stato predisposto un programma di ricerca che, iniziando dallo studio delle variazioni stagionali del potenziale idrico delle piante, di cui per quanto concerne il grano duro si riferisce in questo lavoro, verrà sviluppato con prove in ambiente controllato ed in campo al fine di indagare sulle possibilità di discriminazione di genotipi resistenti all'aridità.

MATERIALI E METODI

La ricerca è stata condotta nel 1982 presso l'Azienda sperimentale di Ottava (Sassari) su un terreno originato da calcare miocenico, a tessitura sabbio-limo-argillosa, mediamente profondo, con capacità di ritenzione idrica pari al 23%, e discretamente dotato di elementi nutritivi.

Le varietà di grano duro prese in esame sono state le seguenti:

- «Karel» precoce, glaucescente e a taglia bassa;
- «Tibula» precoce, non glaucescente e a taglia bassa;
- «Trinakria» precoce, non glaucescente e a taglia medio-alta;
- «Maristella» precoce, glaucescente e a taglia medio-alta;
- «Creso» tardiva, glaucescente e a taglia bassa.

La semina è stata effettuata il 26.11.1982, con investimento pari a 350 semi germinabili per m², a file distanti 17 cm. La concimazione è stata attuata con somministrazione di 80 kg/ha di anidride fosforica all'atto della preparazione del terreno e di 100 kg/ha di azoto alla semina.

Descrizione dell'apparecchiatura psicrometrica utilizzata per la misura del potenziale idrico fogliare, osmotico e di turgore.

L'apparecchiatura è costituita essenzialmente da 30 psicrometri cromel-costantana, un bagno termostatico, 3 unità di selezione e 1 unità di lettura (fig. 1). Nella figura 2a vengono riportati i particolari costruttivi degli psicrometri. Sono costituiti da 2 supporti in ottone (5) e rame (6) svolgenti anche le funzioni di masse termiche, 2 conduttori isolati di rame con sezione di 0,95 mm (4) alla cui estremità, da un lato, sono stati saldati i fili di cromel (9) e costantana (11) di \varnothing 0,127 mm e dall'altro un cavo microfonico schermato bipolare con impedenza di 52 Ω (1) colle-

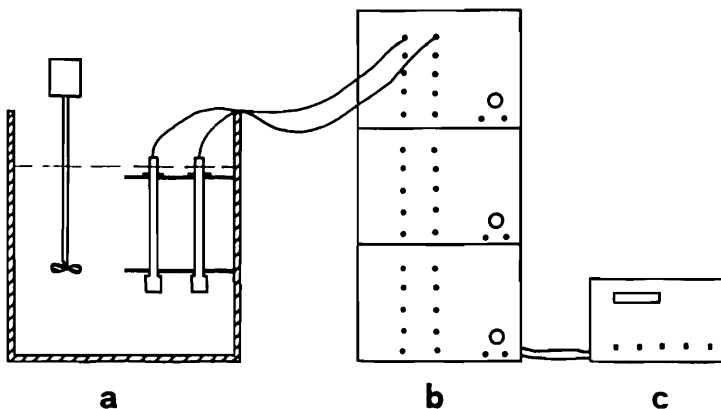


Fig. 1 - Schema dell'apparecchiatura psicrometrica
Psychrometer apparatus

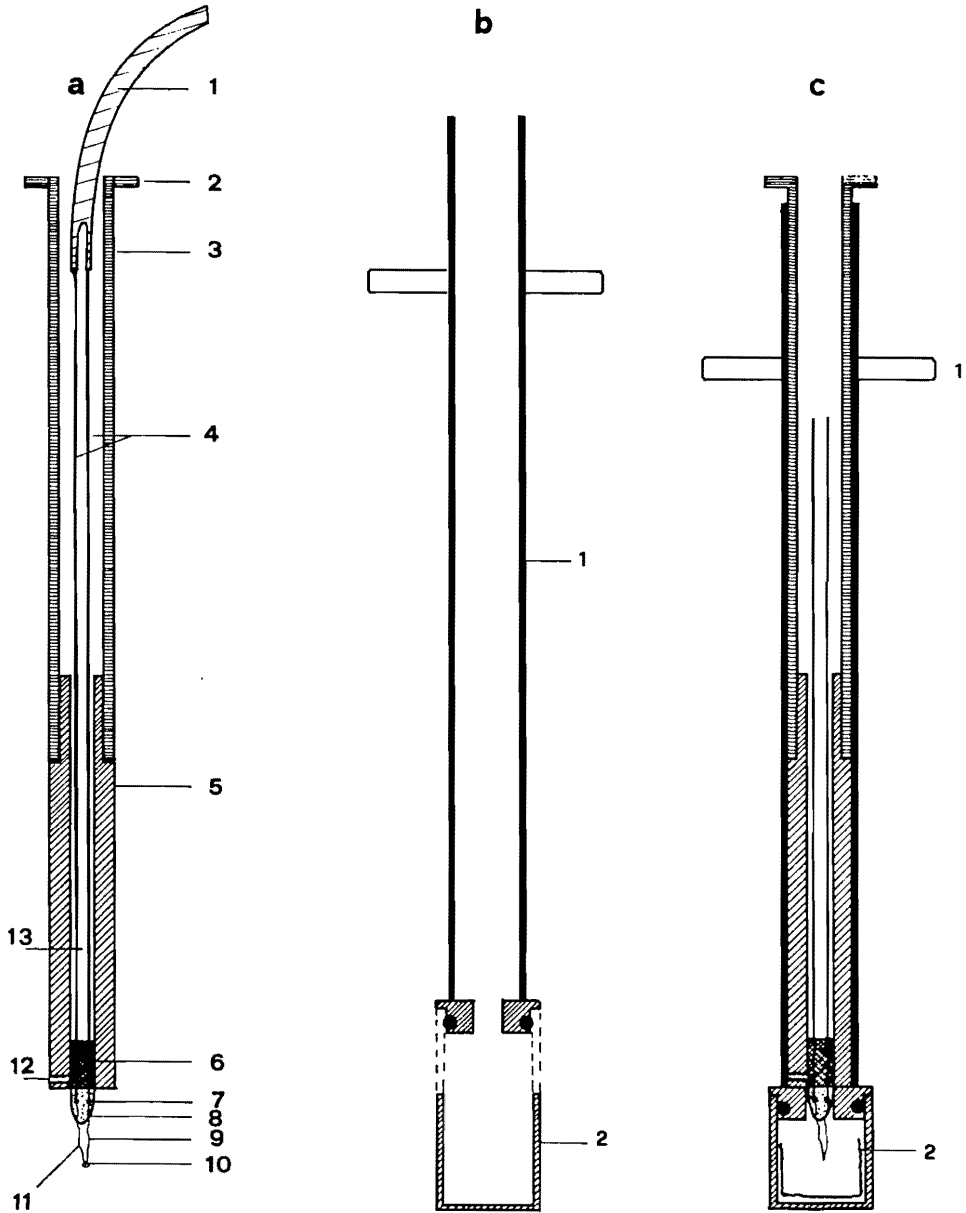


Fig. 2 - Psicometro tipo Richards-Ogata
Richards-Ogata psychrometer assembly

gato all'unità di selezione. I capi liberi di cromel e costantana sono stati uniti tra loro ad anello attorcigliandoli strettamente (10).

L'anello di cromel-costantana (10) su cui viene deposta manualmente la goccia di acqua o di soluzione a potenziale noto costituisce il «bulbo umido» dello psicrometro mentre le saldature rame-costantana e rame cromel (7), protette da uno strato isolante di cera solidificata (8), rappresentano il «bulbo asciutto». Il valore della f.e.m., generata per effetto Seebeck dall'evaporazione o dalla condensazione dell'acqua, viene misurato da un nanovolmetro ed è funzione del potenziale idrico del campione.

Nella fig. 2b è rappresentato lo schema del tubo di sostegno (1) dello psicrometro realizzato in rame e della camera portacampione (2) in ottone, materiale che, secondo Boyer (1972b), meno degli altri favorisce la condensazione del vapore sulle pareti, soprattutto se queste vengono ricoperte da un sottile strato di vaselina fusa e poi lasciata risolidificare.

La fig. 2c mostra, nel suo insieme, l'unità fondamentale dell'apparecchiatura che, durante le determinazioni del potenziale, viene immersa in un bagno a temperatura costante sino all'altezza dei punti di sostegno (1).

Il bagno termostatico (fig. 1a), costituito da una vasca di cristallo con pareti isolate mediante polistirolo espanso, è stato dimensionato (cm 60 x 32 x 35) per poter contenere contemporaneamente 30 psicrometri sostenuti da setti di plexiglas forati.

La scansione dei 30 psicrometri avviene tramite 3 unità di selezione (fig. 1b) Leeds & Northrup mod. 790 A progettate per il collegamento successivo di più elementi primari (termo-coppie) ad un unico strumento di misura.

Come strumento di misura è stato impiegato un nanovolmetro digitale Keithley mod. 181 (fig. 1c) con risoluzione di 10 nV. Lo strumento è fornito di azzeramento automatico ed indicazione di polarità.

Le misure dei valori del potenziale idrico (Ψ), osmotico e matriciale ($\Psi_s + \Psi_m$) e di pressione (Ψ_p) delle foglie delle varietà prese in esame sono iniziate il 4 febbraio (fase di differenziazione della spiga) e sono proseguite sino al 25 maggio ad intervalli irregolari. Infatti, per poter effettuare le misure, durante le ore di massima intensità di radiazione solare (tra le ore 12 e le 13), su piante in condizioni di flusso idrico stazionario («steady-state»), i rilievi sono stati eseguiti in giornate serene sino dalle prime ore del mattino.

Le misure dei potenziali sono state effettuate, per tutte le varietà, su campioni di tessuto vegetale prelevati dall'ultima foglia a lamina completamente espansa ed uniformemente esposta ai raggi solari. Questa procedura è stata seguita sino alla data di spigatura; in seguito i prelievi sono stati effettuati sulle foglie bandiera.

Il tessuto vegetale, subito dopo il prelievo, è stato sistemato all'interno della camera psicrometrica (fig. 2c, 2) in modo da ricoprirne completamente il fondo con un disco di tessuto di cm 1,8 di \varnothing e le pareti laterali con strisce di ~ 6 cm di lunghezza e ~ 2 cm di altezza. Secondo Douglas et al. (1977), tale procedura, riducendo le superfici di taglio in rapporto a quella totale, minimizzerebbe le variazioni metaboliche e dello stato idrico del tessuto che si verificherebbero subito dopo la recisione (Macnicol, 1976).

Le camere psicrometriche sigillate sono state, quindi, inserite nel bagno termostatico a 29°C (fig. 1a) e, raggiunto l'equilibrio di temperatura e di pressione di vapore all'interno della camera (3-4 ore), è stato determinato il potenziale idrico, secondo la tecnica isopiastica proposta da Boyer (1972a).

Immediatamente dopo la misura del Ψ , la camera psicrometrica con relativo supporto è stata posta in freezer a temperatura di circa -20°C per la durata di una notte. La mattina successiva, l'insieme è stato scongelato lentamente a temperatura ambiente al fine di ottenere la completa rottura delle pareti cellulari (Sakai et al. 1977), e quindi è stato nuovamente determinato il potenziale idrico.

Questo valore di potenziale idrico ottenuto dopo il congelamento e successivo scongelamento del tessuto vegetale è una stima dei valori combinati delle componenti osmotiche e matriciali.

La componente di turgore, indicata come Ψ_p , è stata quindi calcolata dalla seguente relazione:

$$\Psi_p = \Psi - (\Psi_s + \Psi_m)$$

Nella presente trattazione, in effetti, si farà riferimento alla sola componente osmotica tralasciando la matriciale. Infatti, il valore di quest'ultima è ritenuto insignificante fino a che non si raggiungano spinti livelli di disidratazione dei tessuti (Weibe, 1966; Boyer, 1967).

RISULTATI E DISCUSSIONE

Normalmente la descrizione dello stato idrico delle piante viene fatta mediante il rilievo del potenziale idrico delle foglie, che può essere determinato impiegando diverse tecniche (psicrometri, camere a pressione).

Per Hsiao et al. (1976) il Ψ , benchè importante nei processi che implicano il movimento dell'acqua, non è necessariamente un buon indicatore di stress idrico dal punto di vista dello status della pianta. Sempre secondo il sopraccitato Autore, il Ψ_p potrebbe costituire il più importante parametro specialmente quando si voglia-

no studiare processi dipendenti direttamente dal turgore cellulare quali, per es. l'accrescimento.

Secondo Turner (1981), il motivo per cui il potenziale fogliare, nonostante non vi siano prove che esso influenzi direttamente i processi fisiologici, viene più frequentemente utilizzato come indicatore dello stato idrico della pianta al posto del potenziale osmotico e di quello di pressione, è da ricercare nella facilità della sua determinazione e nell'importanza che esso assume nel movimento dell'acqua nella pianta quale «driving-force».

Si deve, inoltre, sottolineare che utilizzando come indicatore di carenza idrica solo la riduzione del Ψ fogliare si presume ogni virtuale assenza di aggiustamenti osmotici in risposta allo stress (Hsiao et al., 1976). Il valore di turgore potrebbe essere considerato, in ultima analisi, un parametro che integra gli effetti della disidratazione cellulare e quelli dell'assorbimento idrico.

Nelle fig. 3 e 4 sono riportate, oltre alle variazioni del Ψ fogliare, le componenti di pressione ed osmotiche.

Il Ψ_p si è mantenuto, nel periodo fino all'inizio della spigatura, intorno a valori di +6,5 e +9 bar nelle varietà «Karel» e «Tibula»; tra +5 e +11 bar nella cv. «Maristella», mentre nella cv. «Creso» i valori hanno oscillato tra +6,5 e +13 bar. Non sono state riscontrate sostanziali differenze tra le varietà basse ed alte e tra quelle glaucescenti e non. In generale la componente di pressione tende, nel periodo considerato, ad aumentare o, come nel caso del «Tibula» e «Karel», a mantenersi stabile.

Il Ψ_s è variato tra valori di -13 e -25 bar nel periodo fino all'inizio della spigatura e tra -20 e -32 bar nel successivo periodo spigatura-inizio ingiallimento delle foglie, confermando, relativamente all'ultima fase, i risultati ottenuti da altri Autori (Millar ed al., 1976). La diminuzione del potenziale di soluzione fino alla spigatura, considerando che il potenziale di pressione, sempre in tale periodo, tende all'aumento o alla stabilità del suo valore in tutte le varietà, farebbe ritenere che tale diminuzione sia da attribuire ad una maggior produzione di sostanze osmoticamente attive da parte della pianta (Hsiao, 1976). Nel periodo spigatura-inizio ingiallimento delle foglie, l'andamento del Ψ_s risulta irregolare in tutte le varietà tranne che nel «Creso» e «Maristella» dove la diminuzione della componente osmotica appare più uniforme. L'aumento dei valori del Ψ_s è ascrivibile alle trasformazioni delle sostanze osmotiche, presenti nelle cellule dei tessuti fogliari, in complessi osmoticamente meno attivi e alla loro successiva traslocazione nelle cariossidi che, in questo periodo, sono in via di formazione.

In prossimità del periodo finale delle osservazioni, alle diminuzioni della componente osmotica causata da una progressiva disidratazione delle cellule, corrisponde una maggiore riduzione del Ψ indotta dall'aumento delle condizioni di aridità

dell'ambiente. Questo fatto è accompagnato da una diminuzione del potenziale di pressione cellulare, che raggiunge i livelli più bassi in «Maristella», «Karel», «Tibula» e «Creso»; la varietà «Trinakria» mostra, invece, una maggiore capacità di mantenere il turgore.

Il valore del Ψ fogliare, risultando dalla complessa interazione delle condizioni atmosferiche, dell'umidità del terreno e dell'architettura generale della pianta, segue, solo per grandi linee, l'andamento del deficit di saturazione dell'atmosfera e del regime pluviometrico (fig. 3 e 4).

Nella fig. 5 sono riportate le variazioni del Ψ_p , in funzione di quello fogliare, rilevate in ciascuna varietà nel periodo spigatura-inizio ingiallimento delle foglie.

Douglas et al. (1977) ipotizzano, basandosi su osservazioni di Noy-Meir et al. (1969) e di Johnson et al. (1976), l'impiego dell'analisi della pressione di turgore in rapporto al potenziale fogliare come possibile metodo per la valutazione della resistenza delle piante agli stress idrici e, quindi, come strumento di discriminazione per la selezione di specie o varietà aridoresistenti.

Dall'analisi dei dati si osserva che la relazione tra il Ψ_p e il Ψ non segue un andamento esprimibile con una funzione lineare in tutte le varietà, in apparente contrasto con i risultati di Douglas et al. (1977) che hanno sempre rilevato una relazione lineare tra questi parametri in altre graminacee. Questa differenza potrebbe essere imputabile al fatto che i sopraccitati Autori hanno utilizzato piante allevate in contenitori di plastica posti in camera di crescita e, quindi, hanno potuto, graduando l'intensità degli stress idrici, valutarne gli effetti entro un breve arco di tempo. In questa esperienza, invece, si fa riferimento a valori osservati nel periodo spigatura-inizio ingiallimento delle foglie, per cui negli andamenti rilevati è compresa l'influenza del progressivo invecchiamento della pianta e delle variate richieste evapotraspirative dell'atmosfera. Operando però in questo modo è stato possibile seguire, in alcune varietà («Creso» e «Maristella») le progressive variazioni del processo di aggiustamento osmotico, che può essere considerato in atto quando, ad una riduzione unitaria del Ψ inizia a corrispondere una minore riduzione del Ψ_p . Questo processo di adattamento a condizioni di stress si avvia, nelle suddette varietà, a valori di Ψ differenti e risulta in atto già dalla spigatura nelle varietà «Trinakria», «Karel» e «Tibula» senza il verificarsi di ulteriori modificazioni. Nella stessa figura viene riportato il valore del Ψ fogliare a cui corrisponde il valore zero della componente di pressione, ritenuto da alcuni Autori, (Ackerson et al., 1980), un indice di resistenza all'aridità, nel senso che la specie o la varietà che perde il turgore ($\Psi_p = 0$) in corrispondenza di valori inferiori di Ψ mostra, in paragone ad altre specie o varietà, una maggiore adattabilità a condizioni di stress idrici. Pertanto, le varietà più resistenti, dovrebbero essere «Tibula» e «Creso».

Sulla base di queste osservazioni appare opportuno considerare, ai fini della valu-

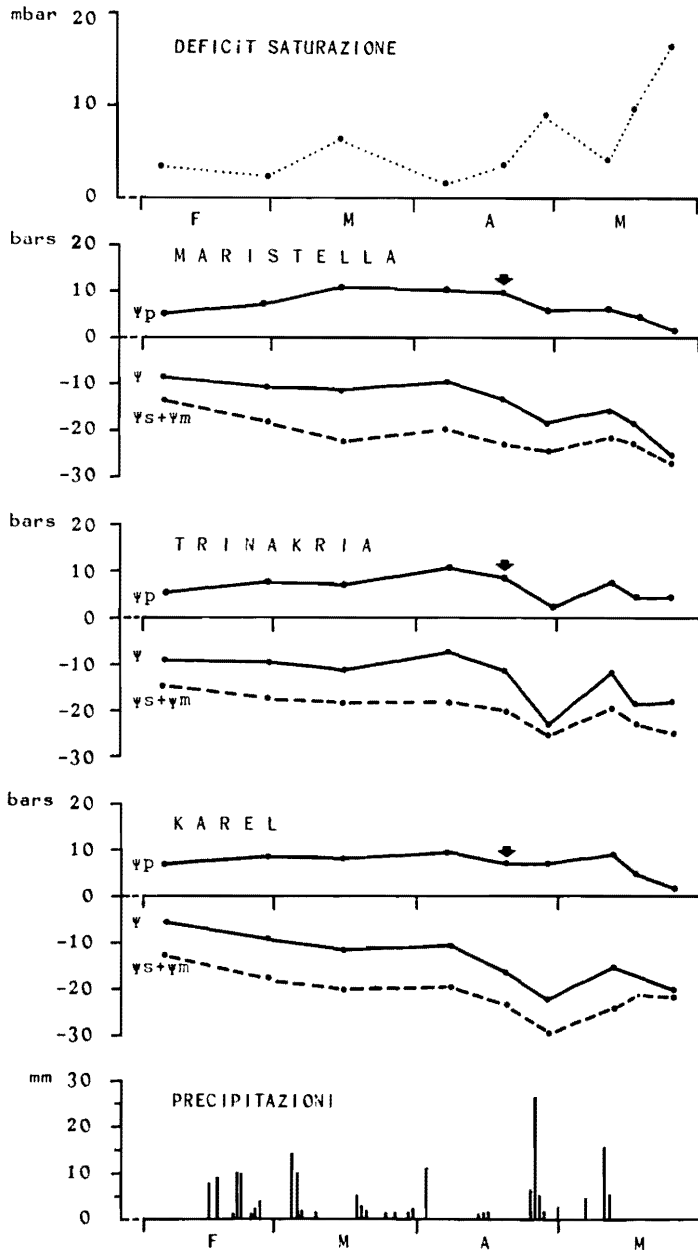


Fig. 3 - Variazioni del potenziale idrico, di pressione ed osmotico delle foglie. Ogni punto rappresenta la media di 3-4 determinazioni. Le frecce indicano i valori del Ψ_p all'inizio della spigatura
 Variations of pressure, osmotic and leaf water potentials. Data points are the mean of 3-4 samples. The arrows indicates the values of Ψ_p the beginning of earing

tazione della resistenza agli stress idrici, oltre al valore del potenziale fogliare a cui corrisponde un potenziale di pressione uguale zero, anche il momento in cui inizia l'adattamento.

Non vi è dubbio che quanto detto debba trovare però conferma in ulteriori prove attualmente in corso.

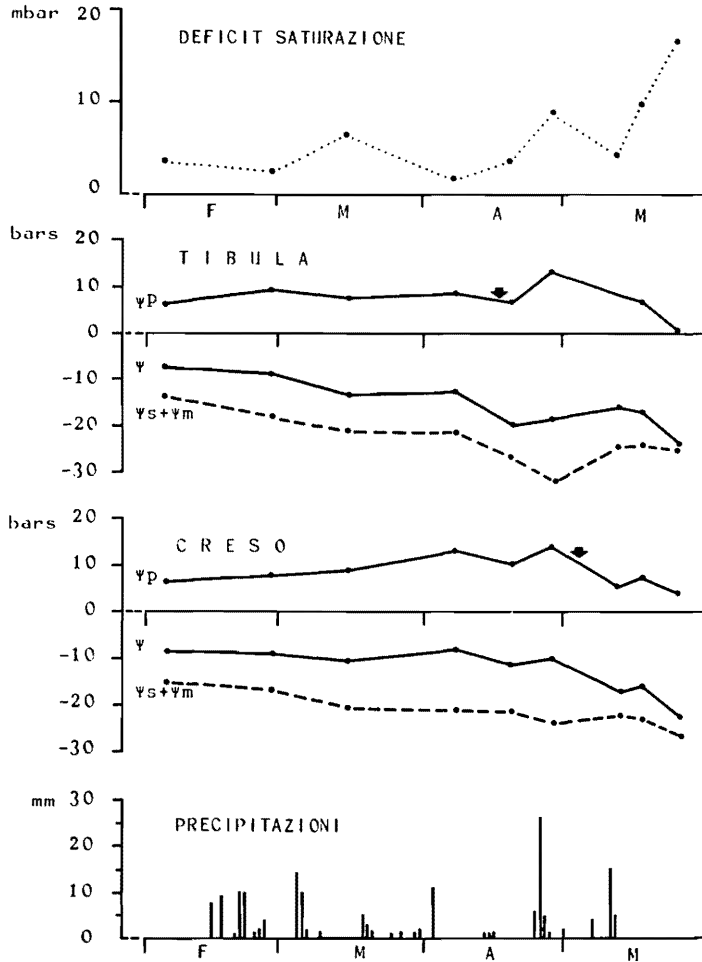


Fig. 4 - Variazioni del potenziale idrico, di pressione ed osmotico delle foglie. Ogni punto rappresenta la media di 3-4 determinazioni. Le frecce indicano i valori del ψ , all'inizio della spigatura
 Variations of pressure, osmotic and leaf water potentials. Data points are the mean of 3-4 samples. The arrows indicates the values of ψ , the beginning of earing

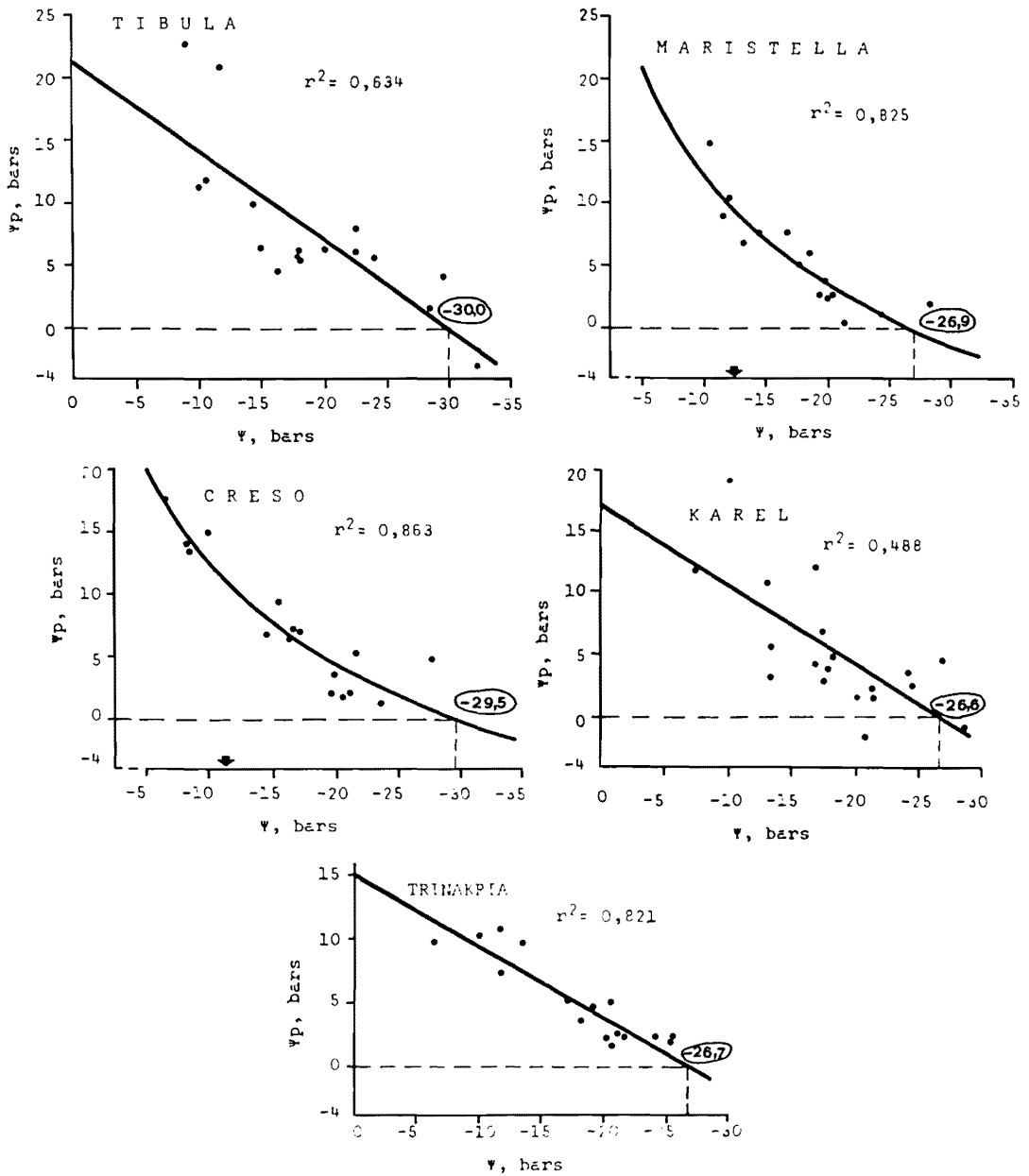


Fig. 5 - Relazioni tra il Ψ_s ed il Ψ fogliare. Le frecce indicano i valori di Ψ a cui corrisponde l'inizio dell'aggiustamento osmotico
 Relations between Ψ_s and leaf Ψ . The arrows indicate the values of Ψ to which the beginning of the osmotic adjustment corresponds

Nelle varietà «Tibula» e «Karel» sono stati rilevati valori negativi del potenziale di pressione (-0,8; -2,8 bar). Tale apparente anomalia, riscontrata anche da altri Autori (Ehlig, 1962; Gavande et al., 1967; Boyer, 1967) è da imputare, secondo Slatyer (1976) alle forze matriciali; per Tyree (1976) potrebbe derivare dalla diluizione dei succhi cellulari che avverrebbe durante il processo di scongelamento delle cellule previsto nell'impiego della tecnica psicrometrica. Comunque, osservazioni di questo fenomeno non sono ristrette solo all'uso di questa tecnica. Slatyer (1957) osservò Ψ_p negativi usando la tecnica dello scambio di vapore e Kreeb (1960) e Kreeb et al. (1961) impiegando altre tecniche. Brown (1972) ammette che possano effettivamente, all'interno delle cellule fortemente disidratate, instaurarsi delle tensioni (Ψ_p negativi) e sulla base dei risultati di Noy-Meir et al. (1969) postula l'ipotesi che il vero momento della morte della cellula possa essere individuato quando la componente di pressione, raggiunto un valore limite negativo, risale allo zero (pressione atmosferica).

In conclusione, le osservazioni effettuate hanno permesso di seguire l'andamento del Ψ fogliare, delle sue componenti e di valutare l'entità degli aggiustamenti osmotici in alcune varietà di grano duro allevate in coltura ordinaria.

In base ai valori rilevati sembrerebbe che la metodologia sia idonea per poter discriminare la diversa resistenza delle varietà di grano duro a condizioni di aridità. Appaiono, peraltro, necessarie ulteriori indagini, più facilmente attuabili in ambiente controllato, per meglio studiare gli effetti dello stress sulle relazioni tra le diverse componenti del potenziale idrico fogliare nelle diverse fasi fenologiche, al fine di poter effettuare i confronti fra i genotipi ad uguale stadio di sviluppo.

Considerata, inoltre, la laboriosità della tecnica, risulta opportuno individuare altri indici di facile e rapida determinazione che siano strettamente correlati con i parametri fisiologici indicati.

BIBLIOGRAFIA

- 1) ACKERSON R. C., KRIEG D. R., SUNG F. J. M., 1980 - Leaf conductance and osmoregulation of field-grown Sorghum genotypes. *Crop Science*, 20. January-February, 10-14.
- 2) ADJEI G. B. KIAKHAM M. B., 1980 - Evaluation of winter wheat cultivars for drought resistance. *Euphytica*, 29, 155-160.
- 3) BLUM A., GOZLAN G., MAYER J., 1981 - The manifestation of dehydration avoidance in wheat breeding germplasm. *Crop Sci.*, 21, 495-499.
- 4) BLUM A., MAYER J., GOZLAN G., 1982 - Infrared thermal sensing of plant canopies as a screening technique for dehydration avoidance in wheat. *Field Crops Research*, 5, 2, 137-146.
- 5) BOYER J. S., 1967 - Matric potentials of leaves. *Plant Physiol*, 42, 213-217.
- 6) BOYER J. S., 1972a - Use of isopiestic technique in thermocouple psychrometry. I. Psychrometry in water relations research, 51-55. Proceedings of the symposium on thermocouple psychrometers. Utah agricultural experiment station, Utah State University, 1972.

- 7) BOYER J. S., 1972b - Use of isopiestic technique in thermocouple psychrometry. II. Construction. *Psychrometry in water relations research*, 98-102. Proceedings of the symposium on thermocouple psychrometers. Utah agricultural experiment station, Utah State University, 1972.
- 8) BROWN R. W., 1972 - Determination of leaf osmotic potential using thermocouple psychrometers. *Psychrometry in water relations research*, 198-209. Proceedings of the symposium on thermocouple psychrometers. Utah agricultural experiment station, Utah State University, 1972.
- 9) DOUGLAS A. JOHNSON, BROWN RAY W., 1977 - Psychrometric analysis of turgor pressure response: a possible technique for evaluating plant water stress resistance. *Crop Science*, 17, July-August, 507-510.
- 10) EHLIG C. F., 1962 - Measurement of energy status of water in plants with a thermocouple psychrometer. *Plant Physiol*, 37, 288-290.
- 11) FISCHER R. A., SANCHEZ M., SYNE J. R., 1977 - Pressure chamber and air flow porometer for rapid field indication of water status and stomatal condition in wheat. *Exp. Agric.*, 13, 341-351.
- 12) GAVANDE S. A., TAYLOR S. A., 1967 - The influence of soil water potential and atmospheric evaporative demand on transpiration and the energy status of water in plants. *Agron. J.*, 59, 4-7.
- 13) HSIAO T. C., ACEVEDO E., FERERES E., HENDERSON D. W., 1976 - Water stress, growth, and osmotic adjustment. *Phil Trans. R. Soc. Lond. B.*, 273, 479-500.
- 14) JOHNSON D. A., CALDWELL M. M., 1976 - Water potential components, stomatal function, and liquid phase water transport resistances of four arctic and alpine species in relation to moisture stress. *Physiol Plant*, 36, 271-278.
- 15) KREB K., 1960 - Über die gravimetrische methode zur bestimmung der laugspannung und das problem des negativen turgors. I. Mitteilung. *Planta*, 55, 274.
- 16) KREB K., ONAL M., 1961 - Über die gravimetrische methode zur bestimmung der saugspannung und das problem des negativen turgors. II. Mitteilung: die beruchschtigung von atmungsverlusten wärend der messungen. *Planta* 56, 409.
- 17) LEVITT J., 1972 - Responses of plants to environmental stress. 353-424, *Academic Press*, New York.
- 18) MACNICOL P. K., 1976 - Rapid metabolic changes in the wounding response of leaf discs following excision. *Plant Physiol*, 57, 80-84.
- 19) MILLAR B. D., DENMEAD O. T., 1976 - Water relation of wheat leaves in the field., *Agron. J.*, 68, 303-307.
- 20) NOY-MEIR I., GINZBURG B. Z., 1969 - An analysis of the water potential isotherm in plant tissue. II. Comparative studies on leaves of different types. *Austr. J. Biol. Sci.*, 22, 35-52.
- 21) SAKAI A., YOSHIDA S., 1967 - Survival of plant tissue at superlow temperature. VI. Effect of cooling and rewarming rates on survival. *Plant Physiol.*, 42, 1695-1701.
- 22) SLATYER R. O., 1957 - The influence of progressive increases in total soil moisture stress on transpiration, growth, and internal water relationships of plants. *Aust. J. Biol. Sci.*, 10, 320-336.
- 23) SLATYER R. O., 1967 - Plant-water relationships. *Academic Press*, London, pp. 366.
- 24) TURNER N. C., 1981 - Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant and Soil*, 58, 339-366.
- 25) TYREE M. T., 1976 - Negative turgor pressure in plant cells: Fact or fallacy? *Can. J. Bot.*, 54, 2738-46.
- 26) WEIBE H. H., 1966 - Matric potentials of several plant tissues and biocolloids. *Plant Physiol.*, 41, 1439-1442.