

ORIGINAL ARTICLE

DETERMINATION OF SENSITIVE SITES IN PHOTOSYNTHESIS DURING LONGTERM PLANT DEHYDRATION**DETERMINÁCIA CITLIVÝCH MIEST FOTOSYNTÉZY POČAS DLHODOBEJ DEHYDRATÁCIE RASTLÍN**

BRESTIČ, M.

SÚHRN

Cieľom práce bolo počas narastajúceho vodného deficitu rastlín meraniami čistej asimilácie CO₂, uvoľňovania O₂, aktivity Rubisco, obsahu ¹³C, aktuálnej fotochemickej efektívnosti PSII, vodivosti prieduchov, osmotického a vodného potenciálu, relatívneho obsahu vody v listoch. determinovať zraniteľnosť jednotlivých článkov komplexného procesu akou fotosyntéza je. Merania umožnili charakterizovať stomatické a nestomatické efekty dehydratácie, ako aj rezistenciu mechanizmu fotosyntézy na postupne narastajúce sucho. Citlivosť prieduchov, osmoprotekcia a izotopická diskriminácia ¹³C sa zdajú byť najpozoruhodnejšie parametre, ktoré pri aklimatácii na sucho účinkujú dynamicky. Ich využiteľnosť vidíme pri tvorbe genotypov lepšie hospodáriacich s vodou a uhlíkom, ako aj pri kvantifikácii prahu škodlivosti prostredia na fotosyntézu.

KLÚČOVÉ SLOVÁ: fotosyntéza, vodný stres, stomatický a nestomatický efekt**ABSTRACT**

The aim of this work was to measure the net CO₂ assimilation, O₂ evolution, Rubisco activity, ¹³C content, actual photochemical PSII efficiency, stomatal conductance, water and osmotic potentials as well as relative water content during increasing plant dehydration. The measurements allowed to determine vulnerability of individual segments of complex process of photosynthesis and characterise the stomatal and non-stomatal responses to dehydration and resistance of mechanisms of photosynthesis to gradual water stress. The sensitiveness of stomata, osmoprotection and isotopic ¹³C discrimination seem to be the most interesting parameters which act dynamically in plant acclimation to drought. They may be successfully used in screening new genotypes with efficient water and carbon use and in quantification of threshold of deleterious environmental effect to photosynthesis.

KEY WORDS: photosynthesis, water stress, stomatal and non-stomatal effects

SENSITIVE SITES IN PHOTOSYNTHESIS DURING PLANT DEHYDRATION

DETAILED ABSTRACT

In the field are plants often exposed to different environmental stress. Because drought is the most abundant natural limit which evokes endogenous water deficit, it limits the plant productivity and species distribution. The physiological criteria looked longtermly for which would precisely characterise sequencing reactions in plants evoked by drought. The aim of this work was to apply multimethodic approach in quantifying the changes of water status and photosynthetic parameters during gradual dehydration of plants and test their sensitiveness and value in the plant drought tolerance.

The measurements allowed to characterise the stomatal and non-stomatal effects of dehydration and resistance of photosynthetic mechanisms to developing drought. As water deficit increases, plants maintain the leaf water content relatively stable. The phenomenon is regulated by fast stomata closure and osmotic adjustment which tend to maintain the leaf turgor and intact physiological processes. The stomata closure limits the CO₂ supply in the chloroplasts that leads to net CO₂ assimilation and internal CO₂ decreases.

Fast decrease of stomatal conductance was reached at Ψ_w of $-0,5$ to $-0,9$ MPa. This indicate higher importance of chemical signaling the drought in the soil and the role of roots in signal perception than role of a leaf water deficit. In this case, the stomatal effect of dehydration is evident. The measurements of photosynthetic O₂ evolution at saturated CO₂ concentration, actual photochemical PSII efficiency from chlorophyll fluorescence data and Rubisco activity displayed more significant inhibition as plants were adapted to gradual dehydration. Taking our results into consideration of other authors on non-stomatal effect of drought on photosynthesis seems to be controversial.

We assume that gradual dehydration does not modify a real capacity for electron transport during net the CO₂ assimilation decrease. The osmotic adjustment maintaining the leaf turgor is associated with carbon metabolism changes. During dehydration, the leaf sucrose increases while starch concentration decrease. We suppose that starch degradation leads to sucrose increase. However, even during photosynthesis at CO₂ compensation point both sugars are synthesised. To make complex view on differences between hydrated and dehydrated plants, we present the results about $\delta^{13}C$ curve in soluble sugars and starch related to dehydration. $\delta^{13}C$ in dehydrated plants is non-linear and increases during whole dehydration period. Previous results highlight the role of stomata effect of drought limiting the CO₂ concentration and its distribution in the intercellular space which is available for carbon assimilation and glycolide metabolism. It means that stomata sensitiveness, osmoprotection and isotopic discrimination are the most considerable factors acting dynamically in the plant acclimation to drought. To develop successful genotype screening, the different protective mechanisms realising in fluctuating environment are studied and dynamic criteria are intensively looked for. They might be useful in selection of new genotypes using water and carbon more efficiently and in determination of threshold of harmful effect of environment on photosynthesis.

ÚVOD

V poľných podmienkach sú rastliny často exponované rôznym environmentálnym stresom. Pri ich pôsobení je popri regulácii výživného stavu a radiačného režimu pre zabezpečovanie rastovo – produkčných funkcií esenciálna predovšetkým úroveň hospodárenia s vodou. Sucho je najčastejším prirodzeným environmentálnym limitom, vyvolávajúc vnútorný vodný deficit, resp. vodný stres. Je faktorom kontrolujúcim produktivitu rastlín a determinuje distribúciu druhov. Napriek publikovaniu množstva komplexných prác [2, 3, 30, 32] o realizácii stratégií rastlín počas sucha, mechanizmov úniku, vyhnutia a tolerancie, ovplyvňuje jednotlivé procesy nerovnakou mierou. Preto sa dlhodobo hľadajú fyziologické kritériá, ktoré by dostatočne presne charakterizovali postupnosť spúšťania jednotlivých reakcií vyvolávaných suchom.

Úroveň poklesu úrod závisí od intenzity, dĺžky pôsobenia sucha a špecifity druhu, resp. kultivaru. Aj keď sa výskum suchovzdornosti zameriava na štrukturálne a funkčné parametre všetkých orgánov rastlín, v centre pozornosti zostávajú fotosyntetizujúce orgány. Bolo urobených veľa pokusov pre korelovanie stupňa vodného deficitu s diferencovanými parametrami, ako napr. výmeny plynov prác [8, 27], fluorescencie chlorofylu prác [14, 15, 17, 22, 28], diskriminácie izotopov prác [1, 7], metabolizmu uhlíka prác [4, 26, 25, 31], parametrov hospodárskej úrody [1, 5, 23, 24] a hľadanie kritérií pre skríning genotypov [12, 21]. Umožňujú detekovať mechanizmy, ako aj otvorené otázky účinkov vodného stresu na rastliny, pretože budúcnosť poľnohospodárstva bude pravdepodobne spojená s nárastom aridizácie a pravdepodobnosti fluktuácie zrážok počas hlavného vegetačného obdobia poľnohospodárskych rastlín. Cieľom práce bolo počas postupnej dehydratácie rastlín využiť multimetodický prístup pre kvantifikovanie zmien vodných pomerov a fotosyntetických parametrov, a tým aj ich rôznu citlivosť a význam v tolerancii na sucho.

MATERIÁL A METÓDY

Experimenty boli uskutočnené s rastlinami fazule obyčajnej (*Phaseolus vulgaris* L.). Rastliny boli kultivované v regulovateľných podmienkach

environmentálnych faktorov pri striedaní dennej a nočnej teploty 20/18°C, fotoperióde 12/12 hodín, fotosynteticky aktívnom žiarení 250 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. V rastovom štádiu, kedy prvé listy dosiahli 50% svojej veľkosti bolo prerušené pravidelné zalievanie a rastliny boli vystavené postupnej dehydratácii. Počas dehydratácie boli merané nasledovné parametre:

- relatívny obsah vody %RWC = $100 - (\text{SW} - \text{FW}) / (\text{SW} - \text{DW})$, kalkulovaný z hodnôt kde SW je hmotnosť vzorky po nasýtení, FW hmotnosť čerstvej vzorky, DW hmotnosť sušiny
- vodný (Ψ_w) a osmotický (Ψ_s) potenciál (Wescor, USA)
- vodivosť prieduchov (G_c) (LiCor, Nebraska USA)
- čistá asimilácia CO_2 (ACO_2) (LiCor, Nebraska USA)
- fotosyntetická produkcia O_2 (EO_2) (O_2 elektróda Clark, Hansatech, Veľká Británia)
- aktuálna fotochemická efektívnosť PSII (fluorometer PAM 101, 102, 103, Walz Nemecko), kalkulovaná podľa [16] ako $\Delta F/F'_m = F'_m - F_s/F'_m$, kde F'_m je maximálna fluorescencia pri aktinickom svetle a F_s je ustálená fluorescencia pri aktinickom svetle
- aktivita ribulózo - 1,5 - bisfosfát karboxylázy /oxygenázy (Rubisco) podľa [18]
- $\delta^{13}\text{C}$ (hmotovou spektroskopiou) [7] rozpustných sacharidov a škrobu [31] v listoch

VÝSLEDKY A DISKUSIA

Hlavnou motiváciou tejto práce je prispieť k integrovaniu pohľadov na účinkov vodného deficitu na aktivitu fotosyntetického aparátu. Fotosyntéza je komplexným procesom zahŕňajúcich difúzne, biofyzikálne a biochemické procesy, detekovateľné na úrovni proteínov, makromolekulárnych komplexov, chloroplastov, protoplastov, listov až porastu. Integrovanie pohľadov umožňuje lepšie pochopiť limity prostredia ovplyvňujúce reguláciu tohto procesu. Z doterajších prác bola vzhľadom na význam množstva CO_2 využiteľného v metabolizme

pozornosť najčastejšie sústredená na meranie čistej fotosyntézy. Jej korektné meranie musí zahŕňať atribúty kontroly externej koncentrácie CO₂, teploty listu, relatívnej vlhkosti hraničnej vrstvy vzduchu a žiarenia.

Predpokladá sa, že počas sucha sa stupeň dehydratácie stáva jediným limitujúcim faktorom a difúzia CO₂ do listu je daná otvorenosťou prieduchov. Obsah vody v listoch hydratovaných rastlín kolíše okolo 90% RWC. Ak prebieha dehydratácia rastlín v konštantných podmienkach žiarenia a teploty, obsah vody v mezofyle sa príliš nemení a znižuje sa v priemere o 5 - 7%. Predpokladáme, že tento stav, korešpondujúci s vodným potenciálom $\Psi_w = -0,5$ až $-0,9$ MPa, je regulovaný rýchlym zatvorením prieduchov a osmotickou úpravou, ktorá má tendenciu udržať turgor a intaktnosť fyziologických procesov v listoch (obr. 1). Napriek tomu, že listy obsahujú dostatok vody, zatváranie prieduchov limituje prísun CO₂ do chloroplastov. Zníženie vodivosti prieduchov má za následok pokles čistej asimilácie CO₂ a zníženie interného tlaku CO₂ [4, 5, 11, 13]. Touto reakciou sa veľmi rýchlo dosahuje kompenzačný bod fotosyntézy. Od tohto obdobia prakticky neprebíha výmena plynov medzi atmosférou a listom, avšak konverzia žiarivej energie ako aj tvorba produktov fosforylácií (ATP, NADPH) pokračuje.

Z uvedeného vyplýva väčší potenciálny význam rýchlej chemickej signalizácie o suchu v substráte než je význam samotného vodného deficitu listov. Podľa viacerých autorov prác [25, 29, 32] korene zohrávajú esenciálnu úlohu v percepcii sucha, kde kyselina abscisová (ABA) je pravdepodobne rozhodujúca. Znížený vodný potenciál listov sa zdá byť skôr dôsledkom ako príčinou stomatickej kontroly fotosyntézy. Dôležitým mechanizmom pre riadenie vodného režimu v poľných podmienkach sa zdá byť nerovnomerné rozloženie koreňovej sústavy v rôznych vrstvách pôdy s nerovnakým vodným potenciálom. Pre signalizovanie vodného deficitu pôdy je dostatočné, aby sa iba malé množstvo koreňov nachádzalo v podmienkach sucha, ktoré vytvorí dostatočné množstvo ABA. [9, 10, 11] predpokladajú, že u väčšiny, ak nie u všetkých druhov vyšších rastlín, je zatváranie prieduchov počas miernej dehydratácie, keď vodný deficit listov nie je vyšší ako 30%, zodpovedné za zníženie fotosyntézy listov vystavených. Evidentný je teda stomatický efekt dehydratácie [4, 12, 15].

Dôkaz nestomatického pôsobenia sucha na fotosyntézu [3, 9, 18, 19] zostáva stále kontroverzný. Použitie kyslíkovej elektródy umožňuje merať fotosyntetickú produkciu O₂ pri saturačných koncentráciách CO₂, keď prieduchy sú zatvorené. Z meraní fluorescence chlorofylu intaktných listov je možné kalkulovať celkovú rýchlosť elektrónového transportu a reguláciu využitia žiarenia rastlinami. Aplikácia vysokých koncentrácií CO₂ eliminuje zníženie kvantového výťažku pre čistú asimiláciu CO₂ alebo fotosyntetickú produkciu O₂. Pri nesaturačných koncentráciách CO₂ listov dehydratovaných rastlín časť elektrónov donoruje fotorespiráciu, a preto je logické, že aktuálna fotochemická efektívnosť PSII, vyjadrená ako $\Delta F/F'm$ (obr. 2) je počas dehydratácie značne stabilná. Kľúčový enzým, účinkujúci pri zabudovaní CO₂ v stróme chloroplastu, ribulózo-1,5-bisfosfát karboxyláza/oxygenáza (Rubisco), nie je inhibovaný. Avšak merania so saturačnými koncentraciami CO₂ ukazujú, že všetky elektróny sú pri predpokladanom potlačení fotorespirácie a oxidatívnej funkcie Rubisco spotrebované na zabezpečenie jej karboxylačnej funkcie. Rýchlosť elektrónového transportu je zhodná s jeho rýchlosťou pri kontrolných rastlinách. Predpokladá sa, že postupná dehydratácia rastlín nemodifikuje skutočnú schopnosť pre elektrónový transport pri poklese čistej asimilácie CO₂, pretože sink produktov elektrónového transportu je intaktný. Porovnanie medzi meraniami uskutočnenými pri vysokých a normálnych koncentráciách CO₂ (0,0035%) sú silným argumentom zdôvodňujúcim, že je to hlavne stomatická kontrola, ktorá je zodpovedná za inhibíciu fotosyntézy rastlín vystavených suchu.

V tejto ochrane fotosyntetického aparátu zohrávajú tiež dôležitú úlohu rozpustné, osmoticky aktívne produkty metabolizmu a kapacita pre osmotickú úpravu genotypov. S osmotickým prispôbením [20] sú spájané modifikácie metabolizmu uhlíka. Dôsledkom asimilácie CO₂ je syntéza sacharidov, ktorá využíva metabolickú cestu Calvinovho cyklu [31]. Vo významnej koncentrácii sú v bunkách prítomné dva sacharidy, škrob ako zásobná látka lokalizovaná v chloroplastoch, a sacharóza syntetizovaná v cytoplazme. Sacharóza je hlavnou zložkou rozpustných cukrov. U dehydratovaných listov je jej koncentrácia vyššia ako u hydratovaných. Keďže počas sucha sa koncentrácia škrobu v listoch znižuje, predpokladá sa, že jeho degradácia prispieva k zvýšeniu obsahu sacharózy.

Avšak aj v stave kompenzačného bodu fotosyntézy sú syntetizované rozpustné sacharidy, ako aj škrob. Preto aj kapacita pre syntézu, nielen jej rýchlosť bude znakom citlivosti fotosyntetického aparátu na dehydratáciu.

Ak teda fotosyntetická asimilácia CO_2 počas vodného deficitu sa znižuje paralelne s vodivosťou prieduchov až do nulovej výmeny plynov, je významné analyzovať asimiláciu uhlíka a vedieť v akých proporciách je CO_2 , uvoľnený počas respirácie, reasimilovaný rastlinou. V tomto smere je efektívnym metodologickým prostriedkom štúdium izotopického zloženia rastlín [1, 7].

Enzým Rubisco, zodpovedný za fixáciu CO_2 počas fotosyntézy, uskutočňuje diskrimináciu medzi najviac rozšírenými stabilnými izotopmi uhlíka ^{12}C a ^{13}C . V tomto smere možno konštatovať niektoré všeobecne známe fakty. Atmosferický CO_2 obsahuje okolo 98,9% ^{12}C a 1,1% ^{13}C . Distribúcia izotopov na miestach rôznych komponentov nie je rovnaká. Pomer $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ je v rastlinných pletivách menší než v atmosferickom CO_2 , čo poukazuje na tzv. diskrimináciu, t.j. frakcionáciu jednotlivých izotopov počas fotosyntézy. Z praktických dôvodov sa v geochemii a fyziológii rastlín obsah izotopov $\delta^{13}\text{C}$ vzťahuje k izotopovému štandardu belemnitu z Pee Dee (PDB) v USA v jednotkách promile (‰). Organická hmota je ochudobnená o ^{13}C v porovnaní so štandardom PDB a preto sú hodnoty negatívne. Z komplexnosti pohľadov selektujeme výsledky o obsahu $\delta^{13}\text{C}$ rozpustných cukrov a škrobu

ako funkciu dehydratácie, z ktorých vyplývajú odlišnosti medzi rastlinami hydratovanými a dehydratovanými. $\delta^{13}\text{C}$ dehydratovaných rastlín má nelineárny charakter a narastá počas celej dehydratácie.

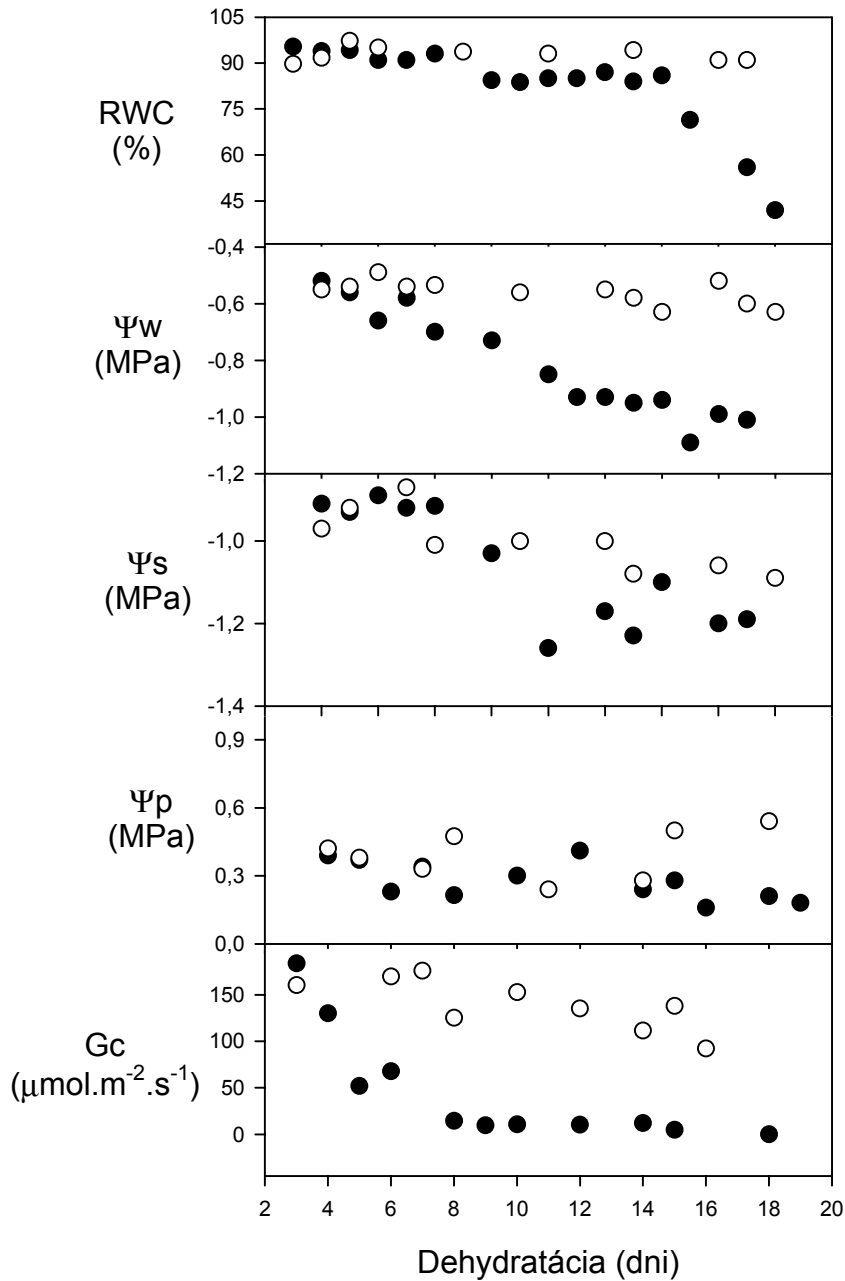
Z predchádzajúcich výsledkov vyplýva význam stomatického efektu, limitujúceho množstvo CO_2 a jeho zloženie v intercelulárnych priestoroch, ktorý je disponibilný pre asimiláciu uhlíka a glycidový metabolizmus. Z toho vyplýva, že citlivosť prieduchov, osmoprotekcia a izotopická diskriminácia sú najpozoruhodnejšie faktory, ktoré pri aklimatácii na sucho účinkujú dynamicky.

ZÁVER

Pre skrining genotypov sa hľadajú dynamické kritériá a skúma sa diverzita obranných mechanizmov, realizujúcich sa v premenlivých podmienkach prostredia. V tomto smere vidíme ich využiteľnosť pri tvorbe genotypov lepšie hospodáriacich s vodou a uhlíkom, ale aj pri kvantifikácii prahu škodlivosti prostredia na fotosyntézu. Keďže suché periódy sú v prirodzených podmienkach pestovania často spojené so silným žiarením a vysokými teplotami, čo môže spôsobiť dodatočný tlak na fotosyntetický aparát, vidíme význam týchto fyziologických kritérií aj z hľadiska integrity reakcií rastlín na environmentálny stres.

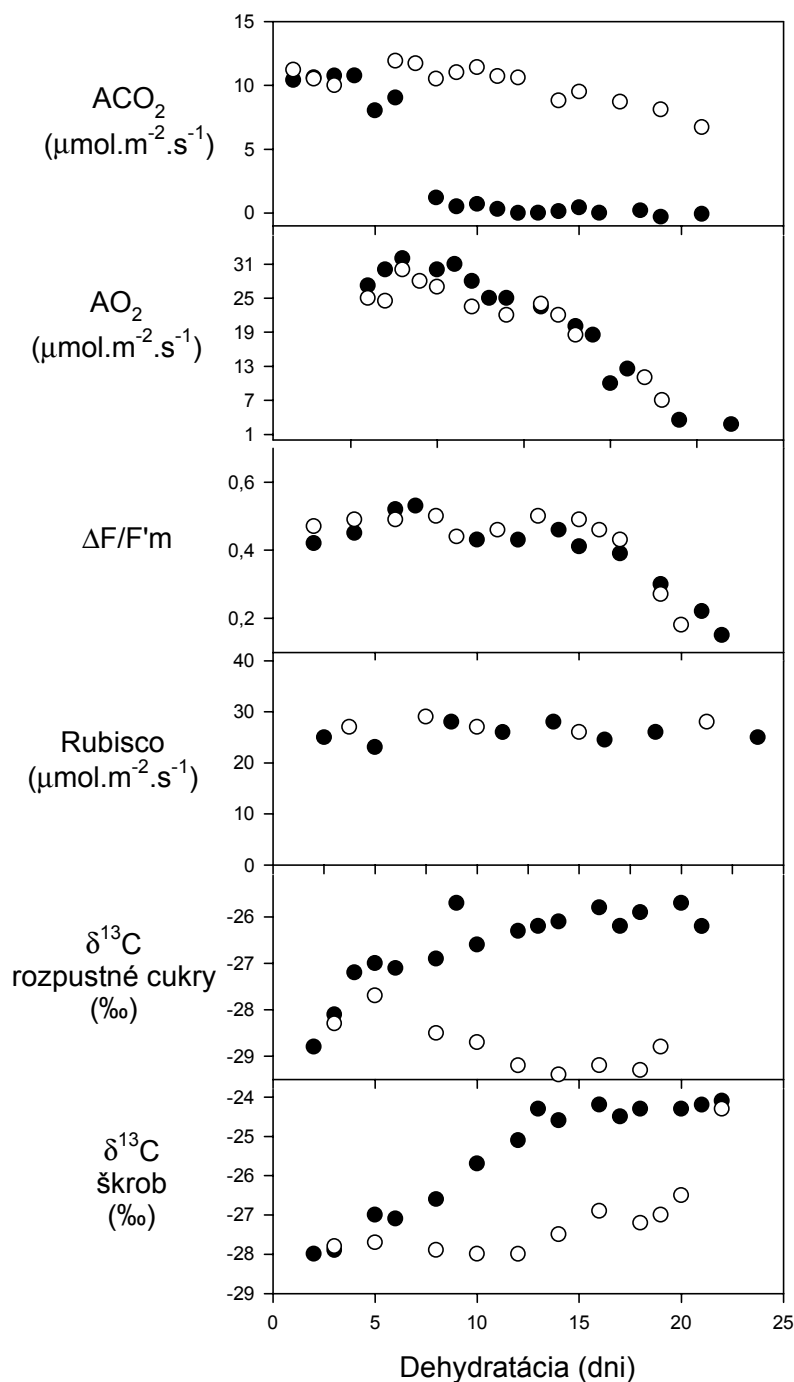
Obr. 1. Zmeny parametrov vodného režimu (relatívneho obsahu vody – RWC, vodného potenciálu – Ψ_w , osmotického potenciálu Ψ_s , turgoru - Ψ_p , difúznej vodivosti – Gc) listov počas dlhodobej dehydratácie rastlín (plné symboly – dehydratované rastliny; prázdne symboly – hydratované rastliny).

Fig 1. Changes of leaf water regime parameters (relative water content - RWC, water potential - Ψ_w , osmotic potential - Ψ_s , turgor pressure - Ψ_p , diffusion conductance - Gc) during long-term plant dehydration (full symbols – dehydrated plants; empty symbols – hydrated plants).



Obr.2 Zmeny parametrov fotosyntézy (asimilácia CO_2 - ACO_2 , uvoľnenia O_2 - AO_2 , aktuálnej efektívnosti PS II - $\Delta\text{F}/\text{F}'\text{m}$, iniciálnej aktivity Rubisco, obsahu izotopu ^{13}C v rozpustnej frakcii a škrobe v listoch) počas dlhodobej dehydratácie (plné symboly - dehydratované rastliny; prázdne symboly - hydratované rastliny).

Fig. 2 Changes of photosynthetic parameters (CO_2 assimilation - ACO_2 , O_2 evolution - AO_2 , actual photochemical PSII efficiency - $\Delta\text{F}/\text{F}'\text{m}$, initial Rubisco activity, ^{13}C content - $\delta^{13}\text{C}$ in leaf soluble fraction and starch, during long-term dehydration (full symbols - dehydrated plants; empty symbols - hydrated plants).



REFERENCIE

- [1] Araus J.L., Febrero A., Bort J., Santiveri P., Romagosa I. (1993): Carbon isotope discrimination, water use efficiency and yield in cereals: some cases study. In: Tolérance a la sécheresse des céréales en zone méditerranéenne. Diversité génétique et amélioration variétale. (P. Monneveux & M. Ben Salem eds), INRA, Paris: 47-60
- [2] Boyer J. S. (1996): Advances in drought tolerance in plants. *Advances in Agronomy*, Vol. 56. Academic Press: 187–218
- [3] Boyer J.S. (1976): Water deficits and photosynthesis. In: Water deficits and plant growth (T.T.Kozlowski ed.) Academic Press., New York: 153-190
- [4] Brestič M., Cornic G., Freyer M.J., Baker N.R. (1995): Does photorespiration protect the photosynthetic apparatus in French bean leaves from photoinhibition during drought stress ? In: *Planta*, 196: 450-457
- [5] Brestic M., Olšovská K., Mika J., Kostrej A. (1998): Adaptive responses of leaves to drought production processes: which of them are advantageous for maintaining photosynthesis and productivity? In: *Photosynthesis and Effects* (Garab G. ed.). Vol IV, Kluwer Acad. Publ., Dordrecht - Boston – London: 4016-4019
- [6] Brestič M., Olšovská K. (2001): Vodný stres rastlín: príčiny, dôsledky, perspektivy. VES SPU v Nitre, ISBN 80-7137-902-6: 149 s.
- [7] Brugnoli E., Hubick K.T., Von Caemmerer S., Whong S.C., Farquhar G.D. (1988): Correlation between the carbon isotope discrimination in leaf starch and sugar of C₃ plants and the ratio of intercellular and atmospheric partial pressures of carbon dioxide. In: *Plant Physiol.* 88: 1418-1424
- [8] Chaves M. M. (1991): Effects of water deficits on carbon assimilation. In: *Journal Exp. Botany* 42: 1 – 16
- [9] Cornic G., Ghasghaie J., Genty B., Briantais J.M. (1993): Leaf photosynthesis is resistant to a mild drought stress. In: *Photosynthetica* 27: 295-309
- [10] Cornic G., Papagiorgiou I., Louason G. (1987): Effect of rapid and slow drought cycle followed by rehydration on stomatal and non-stomatal components of leaf photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* L. In: *J. Plant Physiol.* 126: 309-318
- [11] Cornic G., Massacci A. (1996): Leaf photosynthesis under drought stress. In: *Photosynthesis and the Environment* (Baker N. R. ed.), Kluwer Acad. Publ., Dordrecht – Boston – London: 347–366
- [12] Di Marco, Massacci G., Gabrielli R. (1988): Drought effects on photosynthesis and fluorescence in hard wheat cultivars grown in the field. In: *Physiologia Plantarum* 74: 385–390
- [13] Farquhar G.D., Hubick K.T., Terashima I., Cordon A.G., Richard R.A. (1987): Genetic variation in the relationship between photosynthetic CO₂ assimilation rate and stomatal conductance to water loss. In: *Progress in Photosynthetic Research* (J. Briggs ed.), Vol IV, Martinus Nijhoff, Dordrecht: 209 – 212
- [14] Flagella Z., Pastore D., Campanile R. G., Di Fonzo N. (1995): The quantum yield of photosynthetic electron transport evaluated by chlorophyll fluorescence as an indicator of drought tolerance in durum wheat. In: *Journal of Agricultural Science* 125: 325–329
- [15] Genty B., Briantais J.M., Vieira da Silva J.B. (1987): Effects of drought on primary photosynthetic processes of cotton leaves. In: *Plant Physiol.* 83: 360-364
- [16] Genty B., Briantais J.M., Baker N.R. (1989): The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. In: *Biochim. Biophys. Acta* 990: 87 – 92
- [17] Holaday A. S., Ritchie S. W., Nguyen H. T. (1992): Effects of water deficit on gas exchange parameters and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activation in wheat. In: *Environm. Exp. Botany* 32, 4: 403-410
- [18] Meyer S. (1993): Effet de la sécheresse sur la bioenergetique des thylakoides en relation avec les parametres biochimiques et structuraux des membranes. These de doctorat de l'Université de Paris 6: 175 s.

- [19] Morgan J. M. (1984): Osmoregulation and water stress in higher plants. In: Annual Rev. Plant Physiol. 35: 399–419
- [20] Nogués S., Alegre L., Araus J.L., Perez-Aranda L., Lannoye R. (1999): Modulated chlorophyll fluorescence and photosynthetic gas exchange as rapid screening methods for drought tolerance in barley genotypes. In: Photosynthetica 30, 3: 465-474
- [21] Ogren E. (1990): Evaluation of chlorophyll fluorescence as a probe for drought stress in willow leaves. In: Plant Physiology 93: 1280–1285
- [22] Olšovská K. (1997): Vplyv vodného stresu na vodný režim a produktivitu jarného jačmeňa. In: Proceedings on the international Conference on Barley: production and realisation, Nitra: 126-128
- [23] Olšovská K. (1997): Hodnotenie efektívnosti využitia vody vo vzťahu k produktivite jarného jačmeňa v podmienkach vodného stresu. In: Proceedings from Intern. Scient. Conference "Agroregion: Problems of today's agriculture and case studies", České Budějovice: 73-76
- [24] Pankovic D., Sakac Z., Kevresan S., Plesnicar M. (1999): Acclimation to long-term water deficit in the leaves of two sunflower hybrids: photosynthesis, electron transport and carbon metabolism. In: Journal Exp. Botany 50: 127–138
- [25] Quick P., Siegl G., Neuhaus E., Feil R., Stitt M. (1989): Short-term water stress leads to a stimulation of sucrose synthesis by activating sucrose-phosphate synthetase. In: Planta 177: 535-546
- [26] Saccardy K., Cornic G., Brulfert J., Reyss A. (1996): Effect of drought stress on net CO₂ uptake by Zea leaves. In: Planta (1996) 199: 589-595
- [27] Sarrafi A., Mantewab A., Monneveux P. (1993): Variabilité génétique de la fluorescence chlorophyllienne chez des haploïdes doubles d'orge et son utilisation dans la sélection pour la résistance au stress hydrique. In: Tolérance a la sécheresse des céréales en zone méditerranéenne. Diversité génétique et amélioration. (P. Monneveux et M. Ben Salem eds.), INRA, Paris: 397-404
- [28] Tardieu F. (1996): Drought perception by plants. Do cells of droughted plants experience water stress? In: Plant Growth Regul. 20: 93–104
- [29] Turner N.C. (1986): Crop water deficits: a decade of progress. In: Advances in Agronomy 39, Academic press: 19-39
- [30] Vasey T.L., Sharkey T.D. (1989) Mild water stress of Phaseolus vulgaris plants leads to reduced starch synthesis and extractable sucrose phosphate synthase activity. In: Plant Physiol. 89: 1066-1070
- [31] Yordanov I., Velikova V., Tsonev T. (2000): Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance. In: Photosynthetica 38 (1): 171–186.

Marijan Brestič, marian.brestic@uniag.sk,
Department of Plant Physiology, Faculty of Agronomy, The Slovak Agricultural University in Nitra,
A. Hlinku 2, 949 76 Nitra, Slovak Republic,
tel.: + 421 37 65 08 448, fax: + 421 37 74 11 451

