

MAŁGORZATA GRUDKOWSKA¹**BARBARA ZAGDAŃSKA**^{1,2}**ZBIGNIEW RYBKA**¹¹ Zakład Biochemii i Fizjologii Roślin IHAR w Radzikowie² Katedra Biochemii SGGW

Odporność pszenicy jarej na suszę glebową w fazie kłoszenia

Tolerance of spring wheat to soil drought at a heading phase

Rośliny dziesięciu odmian pszenicy jarej poddano działaniu suszy glebowej w fazie kłoszenia aż do osiągnięcia około 50% deficytu wodnego w liściu flagowym. Wykazano, że badane odmiany różniły się zdolnością zarówno do unikania, jak i tolerowania odwodnienia. Najwyższą zdolnością do unikania odwodnienia charakteryzowała się odmiana Torka, zaś najmniejszą odmiana Broma. Susza przyspieszyła kwitnienie większości odmian. Obniżenie masy ziaren (o 34%) oraz liczby ziaren z kłosa (o 44%) przyczyniło się do redukcji plonu (o 71%). Największa redukcja dotyczyła ziaren czwartorzędowych (90%), natomiast najmniejsza — pierwszo- i drugorzędowych (33%). Przeprowadzone doświadczenia pozwoliły na wyodrębnienie odmian odpornych, średnio wrażliwych i wrażliwych na suszę glebową w fazie kłoszenia.

Słowa kluczowe: deficyt wodny, plon, pszenica jara (*Triticum aestivum* L.), susza glebowa

Plants of ten cultivars of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) were subjected to soil drought at the heading phase until 50% of water deficit in flag leaves was attained. It has been shown that investigated cultivars differ in their ability to escape dehydration as well as to tolerate dehydration. The highest ability to escape dehydration was developed by cv. Torka, whereas the lowest one was found in cv. Broma. Soil drought enhanced flowering phase in most of the cultivars. The decreased grain weight (by about 34%) and number of grains per spike (by about 44%) resulted in reduction of grain yield (by about 71%). The strongest reduction of grain number has been observed in the florets of 4th order, whereas the lowest one was found in the flowers of the first and second orders. The experiments allowed dividing investigated cultivars into groups of resistant, medium resistant and cultivars susceptible to drought.

Key words: water deficit, grain yield, water stress, spring wheat (*Triticum aestivum* L.), soil drought

WSTĘP

Postęp w hodowli zbóż, szczególnie w latach siedemdziesiątych, został osiągnięty dzięki wprowadzeniu genów karłowatości do nowo tworzonych odmian. Przyczyniło się to do zwiększenia współczynnika plonowania rolniczego, ale jedynie optymalne warunki

uprawy zapewniały najwyższy plon (Richards, 2000). Niestety, wraz z uzyskaną zdolnością do zwiększenia plonu rolniczego zmniejszyła się odporność na niekorzystne warunki środowiska (Araus i in., 2002).

O przeżyciu roślin w warunkach suszy decydują dwa typy odporności: zdolność do unikania odwodnienia i zdolność do tolerowania suszy lub jej skutków (Levitt, 1980; Kacperska, 1991). Unikanie odwodnienia przez rośliny polega na utrzymywaniu wysokiego potencjału wodnego w tkankach mimo niskiego potencjału wodnego otoczenia poprzez ograniczanie strat wody (zamknięcie aparatów szparkowych) lub szybkie pobieranie wody i przewodzenie jej do pędu. Plon roślin nie ulega obniżeniu, jeśli roślina potrafi zabezpieczyć się przed utratą wody przez wykształcenie większej masy korzeni, dłuższych korzeni lub zwiększenie przepuszczalności korzeni dla wody (Blum, 1988). Tolerowanie odwodnienia polega na zdolności rośliny do znoszenia skutków niedoboru wody albo na zdolności do naprawy uszkodzeń powstałych wskutek odwodnienia. W poszczególnych gatunkach występuje zazwyczaj jeden typ odporności, drugi zaś działa uzupełniająco. Wśród odmian pszenicy stwierdzono przewagę odporności polegającej na unikaniu odwodnienia (Levitt, 1980). Wiadomo również, że wrażliwość na suszę może zmieniać się wraz ze wzrostem i stadium rozwojowym (Wardlaw, 1971; Sullivan, 1972; Levitt, 1980; Blum, 1988). Nasze wcześniejsze badania (Zagdańska i Pacanowska 1979 a) wykazały, że odmiany odporne na suszę w czasie strzelania w źdźbło nie wykazywały wysokiej odporności podczas kłoszenia. Stwierdzono także, że na poziom odporności może wpływać także rejon uprawy i warunki pogodowe w sezonie wegetacyjnym — nie zawsze wytworzenie ziarna w warunkach deficytu wody zwiększa odporność pszenicy jarej w okresie wschodów (Zagdańska i Pacanowska, 1979 b). Badania Wiśniewskiego i Zagdańskiej (2001) wykazały także, że zdolność pszenicy jarej do zwiększenia odporności (aklimatyzacja) pod wpływem wcześniej występującej suszy jest cechą odmianową. Wszystko to powoduje, że problemy hodowli zbóż ukierunkowanej na uzyskanie form odpornych na suszę są złożone.

Występowanie suszy glebowej jest jednym z najtrudniej przewidywalnych czynników środowiska. Niedobór wody może pojawić się w różnym okresie wegetacji roślin, a jego natężenie i czas trwania jest trudny do przewidzenia. W ciągu ostatnich lat w Polsce najostrzejsza susza glebowa wystąpiła w roku 1988 i 1992, a plony pszenicy jarej obniżyły się średnio o 17 do 30%. Przyczyną tak poważnego obniżenia plonowania w roku 1988 była susza w okresie wschodów trwająca do strzelania w źdźbło, podczas gdy w 1992 r. susza w okresie krzewienia i strzelania w źdźbło, a także niedobór opadów w późniejszym okresie spowodował skrócenie okresu dojrzewania ziarna (Behnke i in., 1988, 1992).

Kryteria i metody stosowane w ocenie odporności na suszę zostały szeroko omówione zarówno w monografiach (Levitt, 1980; Blum, 1988) jak i pracach przeglądowych (Kacperska, 1991; Zagdańska, 1992). Nadal jednak brak jest powszechnie akceptowanej metody oceny odporności w aspekcie produktywności roślin. Jeżeli jedynym kryterium odporności na suszę jest wysokość plonu ziarna to należy pamiętać, że wysokość tego plonu jest wynikiem interakcji genotypu z różnymi czynnikami środowiska występującymi w trakcie całego okresu wegetacyjnego. Jedynie prowadzenie badań w warunkach kontrolowanych umożliwia wyeliminowanie wpływu innych czynników środowiska

i ograniczenie trwania suszy glebowej do ściśle określonej fazy rozwoju. Dlatego przyjęcie wielkości spadku plonu rolniczego wytworzonego w warunkach polowych jako jedynego kryterium odporności na suszę może prowadzić do błędnych wniosków (Blum, 1988; Kacperska, 1991).

Celem obecnych badań było porównanie odporności dziesięciu odmian pszenicy jarej (wskazanych przez hodowców) na suszę glebową zastosowaną w fazie kłoszenia, tj. fazie, w której często w warunkach Polski pojawiają się niedobory wody w glebie. Przebadano wpływ suszy glebowej na komponenty plonu, tj. liczbę kłosków, w tym liczbę kłosków płodnych, liczbę kwiatów w kłosach i liczbę zawiązywanych ziarniaków oraz masę pojedynczego ziarniaka. Doświadczenie przeprowadzone zostało w kamerach klimatyzowanych, aby czynniki środowiska mogły być kontrolowane.

MATERIAŁ I METODY

Materiał roślinny

Doświadczenia przeprowadzono na dziesięciu odmianach pszenicy jarej (*Triticum aestivum* L.): Zebra, Vinjett (Hodowla Roślin Danko), Żura, Jasna, Opatka i Hena (Hodowla Roślin Rolniczych „Nasiona Kobierzyc”), Nawra i Torka (Hodowla Roślin Strzelce, oddział Kończewice), Griwa (Poznańska Hodowla Roślin, SHR Nagradowice) i Broma (Kujawska Hodowla Roślin).

Warunki wzrostu i rozwoju

Doświadczenie prowadzono w wazonach Wagnera napełnionych glebą (warstwa orna) i piaskiem w stosunku wagowym 7:2. Do wazonów wysadzono po piętnaście roślin w sześciu powtórzeniach każdej z badanych odmian. W ciągu czterdziestu dwóch dni wzrostu w kamerze KTLK 20000 (prod. niemieckiej) utrzymywano temperaturę 18°C w dzień i 14°C w nocy, przy 16-godzinnym fotoperiodzie, natężeniu światła ok. 115 $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ wilgotności względnej powietrza 70–80%. Następne dziesięć dni wzrostu przebiegało w temperaturze 20°C w dzień i 16°C w nocy. Po tym okresie podwyższono temperaturę do 22°C i utrzymywano przez sześćdziesiąt dni, aż do momentu zbioru. W okresie wegetacji roślin zastosowano nawożenie (w przeliczeniu na wazon): azotanem amonu (206 g), fosforanem potasu (86 g), siarczanem magnezu (51 g), siarczanem potasu (129 g) oraz mikroelementami (wg Hoaglanda). Wilgotność gleby utrzymywano na poziomie 60% KPW aż do dojrzałości mleczej (seria kontrolna).

Rośliny dziesięciu odmian pszenicy poddano działaniu suszy glebowej w fazie kłoszenia (KD 53), tj. kiedy kłos był widoczny w jednej czwartej (Kozodój, 1994). Suszę wywoływano poprzez zaprzestanie podlewania aż do osiągnięcia ok. 50% deficytu wodnego w liściu flagowym. Fazy wzrostu określano według skali Zadoksa (Kozodój, 1994). Do analiz rozwojowych pobierano po dziesięć roślin każdej z odmian, do analizy plonu — 50 roślin każdej z odmian; wyniki podano jako średnią z wyliczeniem odchylenia standardowego.

Oznaczenie deficytu wody

Deficyt wodny tkanki oznaczono metodą Stockera (1929) na odciętym od rośliny liściu flagowym. Uwadnianie odciętego liścia do pełnego turgoru prowadzono w ciemności przez

24 godz. w kamerze wysyczonej parą wodną w temperaturze 20–22°C. Do pomiarów pobierano każdorazowo po dwa liście w sześciu powtórzeniach. Wielkość deficytu wodnego wyliczono ze wzoru:

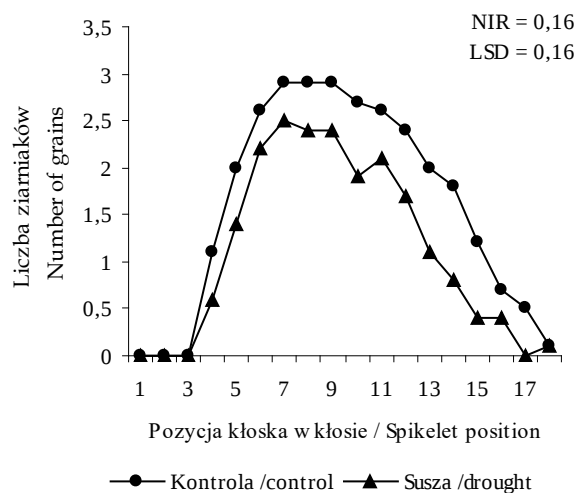
$$WSD = \frac{(\text{zawartość wody przy pełnym turgorze} - \text{aktualna zawartość wody w tkance})}{(\text{zawartość wody przy pełnym turgorze} - \text{sucha masa tkanki})} \times 100\%$$

WYNIKI

Po zaprzestaniu podlewania wazonów porównywalny deficyt wodny w liściu flagowym (50% WSD) najszybciej osiągnęła odmiana Broma (6 dni), a najwolniej Torka (11 dni). Dla pozostałych odmian susza glebowa trwała od 7 dni (Jasna, Nawra, Vinjett, Zebra), 8 dni (Hena, Opatka, Żura) do 9 dni (Griwa). Wyniki te wskazują, że mechanizm obronny, jakim jest unikanie odwodnienia, działał najskuteczniej w liściu flagowym odmiany Torka, natomiast zdolność do unikania odwodnienia najsłabiej była rozwinięta u odmiany Broma.

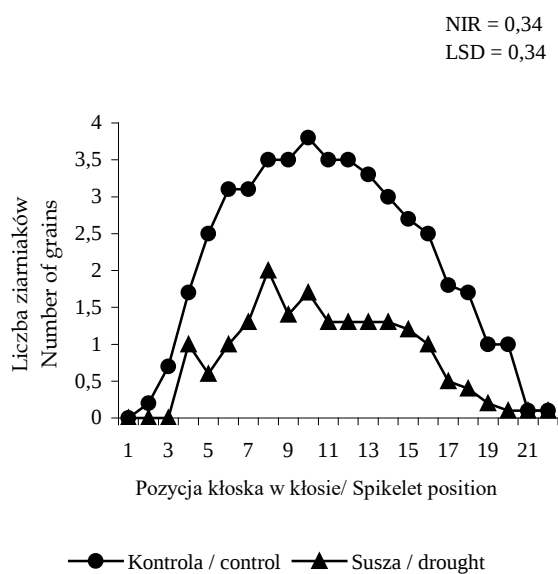
Jednym z zaobserwowanych skutków suszy glebowej było przyspieszenie kwitnienia o jeden (odm. Vinjett) do pięciu dni (odm. Żura), z wyjątkiem odmiany Torka, która opóźniła kwitnienie o 5 dni. Odmiany Jasna i Opatka weszły w fazę kwitnienia w tym samym czasie co rośliny kontrolne (nawadniane do optymalnego poziomu wilgotności gleby przez cały okres wegetacji).

Susza w fazie kłoszenia nie wpłynęła na ograniczenie liczby kłosek w kłosie (średnia dla dziesięciu odmian wyniosła $18,6 \pm 0,33$), natomiast zmniejszeniu uległa liczba kłosek płodnych (średnia dla kontroli $14,9 \pm 0,48$, średnia dla suszy $10,5 \pm 0,54$). Największą redukcją kłosek płodnych, a co za tym idzie liczby ziarniaków, odznaczała się odmiana Broma (redukcja o 11 ziarniaków), Opatka (o 10), Torka (o 9), zaś najmniejszą Nawra (o 6) oraz Vinjett (o 6). Przeprowadzona analiza rozmieszczenia ziaren w zależności od ich pozycji w kłosie w roślinach kontrolnych jak i poddanych suszy glebowej wykazała, że u odmian odpornych (na przykładzie odmiany Jasna) odnotowano tylko nieznaczny spadek liczby ziaren w obrębie kłosa (rys. 1 a), a w kłosach roślin wrażliwych (na przykładzie odmiany Opatka) obniżenie liczby ziaren niezależnie od pozycji kłosa było bardziej widoczne (rys. 1 b). Największa redukcja objęła kwiaty lub ziarniaki czwartorzędowe, natomiast mniejsza ziarniaki drugo- i pierwszorzędowe (rys. 2). Zaobserwowano, że liczba ziarniaków w kłosach odmian Griwa, Torka i Hena obniżyła się na skutek redukcji liczby ziarniaków trzecio- i czwartorzędowych, a nawet drugorzędowych. W kłosach pozostałych odmian redukcja ziarniaków poszczególnych rzędów była dość równomierna (rys. 2). W warunkach kontrolnych badane odmiany plonowały na poziomie 1,73 g ziarna z rośliny (Vinjett) do 2,96 g (Opatka). Susza w fazie kłoszenia (DC 53) wpłynęła na zmniejszenie plonu ziarna z 2,2 g do 0,63 g na roślinę, czyli o ok. 71% (średnia z 10 odmian, tab. 1). Najwyższy plon wydała odmiana Jasna (1,16 g ziarna z rośliny), a najniższy (0,12 g ziarna z rośliny) odmiana Torka (tab. 1).



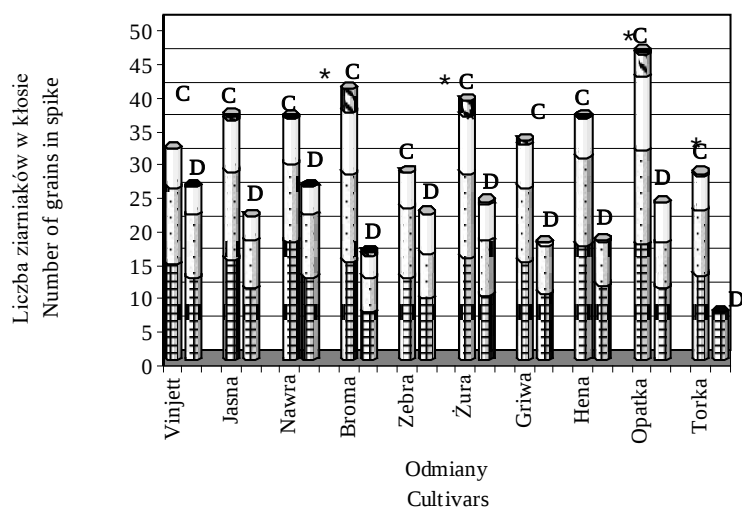
Rys. 1 a. Wpływ suszy na rozmieszczenie ziarniaków w poszczególnych kłoskach kłosa odmiany Jasna (kłoski liczone od dołu kłosa)

Fig. 1 a. Effect of drought on distribution of grains in a spike of cv. Jasna (spikes numbered from the base to the top of spike)



Rys. 1 b. Wpływ suszy na rozmieszczenie ziarniaków w poszczególnych kłoskach kłosa odmiany Opatka (kłoski liczone od dołu kłosa)

Fig. 1 b. Effect of drought on distribution of grains in a spike of cv. Opatka (spikes numbered from the base to the top of spike)



C- Kontrola (control) D- Susza (drought)

■ 1 rzędowych / 1° order ▨ 2 rzędowych / 2° order ▩ 3 rzędowych / 3° order
 ▤ 4 rzędowych / 4° order ▥ 5 rzędowych / 5° order

* Różnice istotne przy $p = 0,05$ / * Significant at $p = 0.05$

Rys. 2. Wpływ suszy na liczbę ziarniaków z kłosa pędu głównego

Fig. 2. Effect of drought on a number of grains in the main stem spike

Tabela 1

Wpływ suszy na plon ziarna z kłosa pędu głównego oraz z pojedynczej rośliny
Effect of soil drought on grain yield from the main stem spike and from spikes of a single plant

Odmiana Cultivar	Plon z kłosa pędu głównego (g) Yield from main stem spike			Plon z rośliny (g) Yield from single plant		
	kontrola control	susza drought	%	kontrola control	susza drought	%
Vinjett	1,26± 0,092	0,65± 0,108	48	1,73± 0,099	0,95± 0,109	45
Jasna	1,48± 0,014	0,69± 0,024	53	2,50± 0,107	1,16± 0,070	53
Nawra	1,58± 0,187	0,90± 0,098	43	2,19± 0,103	0,94± 0,098	57
Broma	1,30± 0,041	0,56± 0,072	57	2,28± 0,058	0,84± 0,074	63
Zebra	1,61± 0,013	0,71± 0,034	56	2,06± 0,018	0,71± 0,034	65
Żura	1,62± 0,015	0,72± 0,047	55	2,27± 0,039	0,76± 0,047	67
Griwa	1,39± 0,040	0,34± 0,019	75	1,95± 0,187	0,34± 0,019	83
Hena	1,66± 0,032	0,22± 0,065	86	2,41± 0,121	0,22± 0,065	90
Opatka	1,88± 0,048	0,28± 0,023	85	2,96± 0,058	0,28± 0,023	90
Torka	1,25± 0,033	0,12± 0,018	91	1,83± 0,033	0,12± 0,018	93

Wyniki są średnimi z 50 pomiarów ± SD

The results are means from 50 measurements ± SD

Jeśli za podstawę odporności na suszę przyjąć wielkość obniżenia plonu ziarna w stosunku do plonu roślin kontrolnych, to badane odmiany pszenicy można podzielić na trzy grupy. Do grupy odpornych na suszę zaliczyć można odmiany Jasna, Nawra i Vinjett (dwukrotny spadek plonu), odmiany średnio wrażliwe to Broma, Zebra, Żura i Griwa (obniżenie plonu wahało się w przedziale 3–5 razy), natomiast odmiany nieodporne na suszę, dla których zanotowano ponad 10-krotny spadek plonu, to Opatka, Hena i Torka (tab. 1).

DYSKUSJA

Z analizy przebiegu odwadniania roślin pszenicy poprzez zaprzestanie podlewania wynika, że doprowadzenie liścia flagowego różnych odmian pszenicy jarej do jednakowego deficytu wody (około 50% WSD) może, w zależności od odmiany, trwać nawet dwukrotnie dłużej (6 dni dla odmiany Broma i 11 dni dla odmiany Torka). Taki wynik wskazuje na wysokie zdolności odmiany Torka do unikania odwodnienia. Jednocześnie odmiana Torka jako jedyna spośród badanych odmian znacznie opóźniła kwitnienie. Zgodnie z badaniami Ekanayake i wsp. (1989) taki wynik świadczy o słabych zdolnościach aklimatyzacyjnych odmiany, czego odzwierciedleniem jest obniżenie plonu o ponad 90%. Rośliny odmiany Broma, która najslabiej unikała odwodnienia, przyspieszyły kwitnienie o 2 dni, a obniżka plonu wyniosła tylko 60%. Takie wyniki sugerują, że uruchomienie mechanizmu obronnego w postaci unikania odwodnienia wydaje się nie mieć znacznego wpływu na wysokość plonu wytworzonego w warunkach suszy.

Rośliny zbożowe są szczególnie wrażliwe na niedobór wody w fazie pojawiania się kłosa (Oosterhuis i Cartwright, 1983). Obserwowane skutki działania suszy glebowej w tej fazie rozwoju są często nieodwracalne i nie mogą być kompensowane przez optymalne zaopatrzenie w wodę w późniejszych fazach wzrostu (Oosterhuis i Cartwright, 1983). Znaczne obniżenie liczby kłosków płodnych w kłosie i obumieranie kwiatów w terminalnej i bazalnej części kłosów pod wpływem suszy w fazie kłoszenia można tłumaczyć indukowaną przez deficyt wody męską sterility (Morgan, 1980; Saini i Aspinall, 1981).

Obniżenie suchej masy ziarniaków spowodowane było najprawdopodobniej obniżoną intensywnością fotosyntezy i przyspieszonym starzeniem liścia flagowego w okresie nalewania ziarniaków (Hsiao i in., 1976). Bieżąca asymilacja CO₂ jest bowiem odpowiedzialna za wytworzenie około 60–80% suchej masy ziarniaków (Gharti-Chhetri i Lales, 1990), a pozostałe 20–40% pochodzi z wycofywania rezerw z obumierających części roślin.

W przypadku odmian najlepiej plonujących w warunkach suszy (Vinjett, Jasna i Nawra) redukcja liczby ziarniaków była znacznie silniejsza (o 34–46%) niż obniżenie masy pojedynczego ziarniaka (o 10–22%). Wyniki te wskazują, że zahamowanie fotosyntezy było przejściowe i po podlaniu roślin zaopatrzenie w asymilaty było niewiele gorsze, niż w roślinach rosnących w optymalnych warunkach wilgotności gleby. W przypadku roślin wrażliwych na suszę zarówno redukcja liczby ziarniaków (o 58–78%) jak i obniżenie suchej masy pojedynczego ziarniaka (o 56–66%) były znacznie większe.

Rośliny tych odmian prawdopodobnie nie potrafiły zregenerować aktywności aparatu fotosyntetycznego, a także przynajmniej częściowo, zrekompensować redukcji plonu z pędu głównego plonem z pędów bocznych (dane niepublikowane).

Przedstawione wyniki wskazują, że jeżeli za kryterium odporności przyjąć wielkość obniżenia plonu w stosunku do plonu roślin kontrolnych, albo wyłącznie wysokość plonu wytworzonego w warunkach suszy, to uszeregowanie odmian pod względem odporności na suszę pozostaje praktycznie takie samo. Można zatem wnioskować, że o wielkości plonu rolniczego współcześnie uprawianych odmian pszenicy decyduje zdolność roślin do tolerowania odwodnienia, zaś zdolność do unikania odwodnienia nie ma praktycznego znaczenia. Zdolność roślin do unikania odwodnienia nabiera znaczenia w warunkach niewielkich lub krótkotrwałych niedoborów wody w glebie i może być wystarczającym mechanizmem dla utrzymania stosunkowo wysokiego plonu rolniczego (Blum, 1996; Araus i in., 2002).

Wydaje się, że wielkość plonu rolniczego odmian pszenicy jarej, uzyskanego przy porównywalnym deficycie wody, jest znacznie lepszym kryterium odporności na suszę niż wielkość określona na podstawie doświadczeń polegających na poddaniu roślin suszy glebowej o jednakowym czasie trwania (w ten sposób bada się głównie zdolność do unikania suszy). Proponowana przez nas metoda, aczkolwiek bardziej pracochłonna i kosztowna, wydaje się być jedyną przydatną w praktyce hodowlanej, skoro żadna z proponowanych do tej pory metod opartych na porównywaniu cech fizjologicznych, biochemicznych czy molekularnych na różnym poziomie organizacji rośliny nie wykazała znaczącej zależności i powtarzalności z wysokością plonu rolniczego wytworzonego w warunkach polowych (Richards, 1996 a; Araus i in., 2002).

LITERATURA

- Araus J. L., Slafer G. A., Reynolds M. P., Royo C. 2002. Plant breeding and drought in C₃ cereals: what should we breed for? *Ann. Bot.* 89: 925 — 940.
- Behnke M., Kaczyński L., Lewandowska B., Zych J. 1988. Syntezy wyników doświadczeń odmianowych. Zboża jare. COBORU, Słupia Wielka.
- Behnke M., Kaczyński L., Lewandowska B., Zych J. 1992. Syntezy wyników doświadczeń odmianowych. Zboża jare. COBORU, Słupia Wielka.
- Blum A. 1988. *Plant Breeding for Stress Environments*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Ekanayake I. J., de Datta S. K., Steponkus P. L. 1989. Spikelet sterility and flowering response of rice to water stress at anthesis. *Ann. Bot.* 63: 257 — 264.
- Gharti-Chhetri G. B., Lales J. S. 1990. Effect of drought on yield and yield components of nine spring wheat (*Triticum aestivum*) cultivars at reproductive stage under tropical environmental conditions. *Belg. J. Bot.* 123: 19 — 26.
- Hsiao T. C., Fereres E., Acevedo E., Henderson D. W. 1976. Water stress and dynamics of growth and yield of crop plants. W: *Water and Plant Life: Problems and Modern Approaches*, Lange i in. (eds). Springer Verlag, Berlin
- Kacperska A. 1991. Odporność roślin na stresowe abiotyczne czynniki środowiska i metody jej oceny. *Post. Nauk Roln.* 1/2, 21 — 32.
- Kozdój J. 1994. Wzrost i rozwój rośliny zbożowej – badania botaniczne a praktyka rolnicza. *Biul. IHAR* 192: 3 — 21.
- Levitt J. 1980. *Plant Responses to Environmental Stresses*. Academic Press, New York.

- Morgan J. M. 1980. Possible role of abscisic acid in reducing seed set in water stressed wheat plants. *Nature* 285: 655 — 657.
- Oosterhuis D. M., Cartwright P. M. 1983. Spike differentiation and floret survival in semidwarf spring wheat as affected by water stress and photoperiod. *Crop Sci* 23: 711 — 717.
- Richards R. A. 2000. Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crops. *J. Exp. Bot.* 51: 447 — 458.
- Saini H. S., Aspinall D. 1981. Effect of water deficit on sporogenesis in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Ann. Bot.* 43: 623 — 633.
- Stocker O. 1929. Das Wasserdefizit von Gefässpflanzen in verschiedenen Klimazonen. *Planta* 7: 382 — 387.
- Sullivan C. Y. 1972. Technique for measuring plant drought stress. W: *Drought Injury and Resistance in Crop*. K. L., Larson, Eastin J. D. (eds). 1–19. Madison, Wisconsin, American Society of Plant Physiologists.
- Wardlaw J. F. 1971. The early stages of grain development in wheat response to water stress in a single variety. *Aust. J. Biol. Sci* 24: 1047 — 1055.
- Wiśniewski K., Zagdańska B. 2001. Genotype-dependent proteolytic response of spring wheat to water deficiency. *J. Exp. Bot.* 1455 — 1463.
- Zagdańska B. 1992. Fizjologiczne kryteria odporności roślin na suszę. *Biul. IHAR* 183: 11 — 19.
- Zagdańska B., Pacanowska A. 1979 a. Dehydration tolerance of spring wheat and its relation to plant growth and productivity under soil drought conditions. *Biol. Plant.* 21: 452 — 461.
- Zagdańska B., Pacanowska A. 1979b. Dehydration tolerance in spring wheat seeds. *Biol. Plant.* 21: 462 — 467.

PODZIĘKOWANIE

Autorzy składają serdeczne podziękowania dr. Januszowi Kozdójowi za cenną pomoc przy preparatyce kłosów i opracowaniu wyników.