

SŁAWOMIR MICHAŁEK**EDWARD BOROWSKI**

Katedra Fizjologii Roślin

Akademia Rolnicza w Lublinie

Kielkowanie nasion i wzrost siewek krajowych odmian soi (*Glycine max* (L.) Merr.) w warunkach suszy

Seed germination and seedling growth of the Polish soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) cultivars in drought conditions

W warunkach laboratoryjnych badano kielkowanie nasion 7 krajowych odmian soi (Aldana, Jutro, Polan, Progres, Mazowia, Gaj, Nawiko) przy potencjale wody 0,0; -0,20; -0,40; -0,65 i -0,90 MPa wywołanym polietylenoglikolem (PEG-8000), a także wzrost siewek wymienionych odmian soi w pożywce Hoaglanda o potencjale wody -0,5 MPa uzyskanym przy pomocy PEG. Otrzymane wyniki wykazały, że spadek potencjału wody w roztworze w istotny sposób obniżał ilość skielkowanych nasion, szybkość ich kielkowania, a także przyrost masy kielków. Właściwe kielkowanie nasion soi możliwe jest przy potencjale wody od 0,0 do -0,4 MPa. Również niski potencjał wody w pożywce hamował wzrost łodyg soi, a także przyrost świeżej i suchej masy pędów i korzeni roślin. Warunki jednakże symulowanej suszy wpływały w większym stopniu na kielkowanie nasion niż wzrost roślin. Wyniki kielkowania nasion i wzrostu młodych roślin w warunkach suszy wykazały, że do bardziej odpornych na suszę krajowych odmian soi należy Nawiko, Mazowia i Progres, najmniej odporna okazała się odmiana Gaj.

Słowa kluczowe: kielkowanie, odmiany, soja, symulowana susza, wzrost

Germination of seven Polish soybean cultivars was analysed in laboratory conditions. The varieties (Aldana, Jutro, Polan, Progres, Mazowia, Gaj, Nawiko) were tested at the water potentials 0,0; -0,20; -0,40; -0,65 and -0,90 MPa, developed by polyethylene glycol (PEG-8000). Besides, growth of the soybean cultivars was examined in the Hoagland's solution at the water potential -0,5 Mpa, obtained by addition of PEG. The received results showed, that decline of water potential in a solution significantly reduced the number of germinated seeds, the speed of their germination as well as mass increment of shoot. Proper germination of soybean seeds was possible at water potential from 0,0 to -0,4 MPa. Low water potential in the nutrient medium slowed down also the growth of soybean stem, as well as increment of fresh and dry mass in shoots and roots of plants. However, conditions of simulated drought influenced to a greater extent the germination of seeds than the growth of plants. According to the results on germination and seedling growth Nawiko, Mazowia and Progres showed high level of drought resistance. The Gaj cultivar was out to be the least resistant.

Key words: cultivars, germination, growth, soybean, simulated drought

WSTĘP

Soja jest jedną z najcenniejszych roślin uprawnych jadalnych i pastewnych na świecie. Jako roślina strączkowa wykazuje stosunkowo duże zapotrzebowanie na wodę i jest wrażliwa na okresy suszy. Niedobór wody w glebie wywołany brakiem opadów lub wysoką temperaturą obniża w okresie kiełkowania nasion tempo wschodów i obsadę roślin, w późniejszym okresie wzrost i plonowanie roślin (Bouslama i Schapaugh, 1984; Brown i in., 1985; Kpoghomou i in., 1990; Grzesiak i in., 1996; Grzesiak i in., 1996; Helms i in., 1996). Badania przeprowadzone za granicą (Bouslama i Schapaugh, 1984; Brown i in., 1985; Kpoghomou i in., 1990), a także w kraju (Grzesiak i in., 1996; Michałek i in., 2001) wskazują, że odmiany soi różnią się wrażliwością na suszę. Celowa zatem wydaje się analiza pod tym kątem krajowych odmian soi, by móc na tej podstawie wskazać odmiany bardziej odporne, które będzie można wykorzystać do dalszych prac hodowlanych i do uprawy w rejonach o nierównomiernym rozkładzie opadów.

Ponieważ dotychczasowe badania prowadzone w laboratorium (Grzesiak i in., 1996) i w polu (Grzesiak i in., 1996) uwzględniały tylko 4 odmiany soi, podjęto badania, których celem była analiza kiełkowania nasion i wzrostu siewek 7 krajowych odmian soi (ujętych w rejestrze COBORU) w warunkach symulowanej suszy.

MATERIAŁ I METODY

Przeprowadzone badania obejmowały dwa oddzielne doświadczenia przeprowadzone w warunkach laboratoryjnych wiosną w roku 1999 i 2000.

Doświadczenia dotyczące kiełkowania

Nasiona siedmiu krajowych odmian soi (tab. 1) kiełkowały w roztworach polietylenoglicolu 8000 (PEG), w których potencjał wody wynosił -0,20, -0,40, -0,65 i -0,90 MPa wobec wody dejonizowanej jako kontroli (Michel, 1983). Zbliżonej wielkości nasiona badanych odmian soi zostały przed kiełkowaniem odkażone w 50% etanolu, a następnie umieszczone na 2 warstwach bibuły Whatman No 1 w wyprażonych płytkach Petriego o średnicy 9 cm i wysokości 1,2 cm, zawierających po 20 cm³ odpowiednich roztworów PEG. Płytki umieszczono w termostacie w temp. 25° C. Po 2, 4, 6 i 8 dniach liczono ilość skielkowanych nasion, a uzyskane wyniki posłużyły do określenia procentu kiełkowania nasion po 2 i 6 dniach oraz wskaźnika szybkości kiełkowania nasion. Wskaźnik (promptness indeks — PI) będący średnią z obu przeprowadzonych doświadczeń wyliczono wg wzoru podanego w pracy Bouslama i Schapaugh (1984),

$$PI = nd_2 (1,00) + nd_4 (0,75) + nd_6 (0,50) + nd_8 (0,25),$$

gdzie: $nd_{2, 4, 6, 8}$ = liczba skielkowanych nasion po 2, 4, 6 i 8 dniach.

Doświadczenia likwidowano po 8 dniach, określając średnią świeżą masę kiełków. Wyniki zamieszczone w tabeli 4 obejmują tylko dane dla roztworów -0,20, -0,40 i -0,65 MPa, ponieważ kiełki na płytkach kontrolnych (0,0 MPa) zostały częściowo porażone przez grzyby, a przy stężeniu -0,90 MPa miały długość zaledwie 5–6 mm. Każda odmiana

soi kiełkowała na 6 płytkach, które traktowano jako powtórzenia, na 1 płytce umieszczano 20 nasion. Uzyskane wyniki zostały poddane weryfikacji statystycznej, przy pomocy podwójnej klasyfikacji krzyżowej, w przypadku stwierdzenia istotnych różnic określono wartość pól przedziałów ufności Tukeya oznaczonych w pracy jako NIR.

Tabela 1

Wpływ potencjału wody w roztworze na procent skielkowanych nasion krajowych odmian soi po 2 dniach
The effect of water potential in solution on the percent of germinated seeds of Polish cultivars of soybean after 2 days

B Odmiana Cultivar	1999						2000					
	A Potencjał wody w MPa Water potential in MPa					$\bar{x}$ dla — for B	A Potencjał wody w MPa Water potential in MPa					$\bar{x}$ dla — for B
	0,0	-0,20	-0,40	-0,65	-0,90		0,0	-0,20	-0,40	-0,65	-0,90	
Aldana	76,2	68,7	35,0	7,5	0,0	37,5	88,1	73,1	30,3	18,2	0,0	41,9
Gaj	60,2	58,0	25,2	1,2	0,0	28,9	41,8	37,9	27,0	13,8	0,0	24,1
Jutro	55,0	41,2	28,7	1,2	0,0	25,2	75,0	53,7	22,1	14,7	1,0	33,3
Mazowia	90,0	66,2	35,0	12,5	0,0	40,7	90,3	74,2	47,5	19,2	0,0	46,2
Nawiko	82,0	80,5	45,0	13,7	2,0	44,6	69,4	64,3	55,2	35,3	5,0	45,8
Polan	72,5	67,5	37,5	1,2	0,0	37,9	58,7	42,8	19,5	4,0	0,0	25,0
Progres	85,0	83,7	47,5	15,0	0,0	46,2	74,2	45,1	43,2	34,8	0,0	39,5
$\bar{x}$ dla — for A	74,4	66,5	36,3	7,5	0,3	37,0	71,1	55,9	35,0	20,0	0,9	36,6
NIR _(0,05) dla A; LSD _(0,05) for A	7,0						6,7					
NIR _(0,05) dla B; LSD _(0,05) for B						8,9						8,5
NIR _(0,05) dla A × B; LSD _(0,05) for A × B	23,8						22,9					

Doświadczenia dotyczące wzrostu siewek

Siewki badanych odmian soi wykiełkowane w piasku zwilżanym wodą destylowaną, zostały w fazie liścieni przełożone po 1 sztuce do kolb Erlenmajera, osłoniętych folią aluminiową i napełnionych pożywką Hoaglanda o pojedynczej koncentracji. Dalszy wzrost roślin przebiegał w pomieszczeniu wegetacyjnym w warunkach oświetlenia o intensywności około 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, przy 16-godzinnym fotoperiodzie i temperaturze 25° C/20° C (dzień/noc). Pożywkę 2–3 razy dziennie napowietrzano, a co 4–5 dni wymieniano na świeżą, utrzymując jej pH na poziomie 6,5. Każda odmiana soi rosła w 10 kolbach. Po 14 dniach wzrostu połowa losowo wybranych roślin każdej odmiany, rosła w dalszym ciągu w pożywce Hoaglanda, zaś druga połowa w pożywce Hoaglanda z dodatkiem PEG. Potencjał wody w roztworze, zawierającym 140 g PEG w 1 dm³ pożywki, wynosił -0,5 MPa (Kpoghomou i in., 1990). Po dalszych 21 dniach wzrostu roślin w stresie suszy doświadczenie zlikwidowano określając wysokość pędów ich świeżą masę, a także świeżą i suchą masę korzeni. Dla wymienionych parametrów obliczono wartość indeksu stresu (SI) wg wzoru:

$$\text{SI} = [(\text{wartość w stresie}) \times (\text{wartość w kontroli})^{-1}] \times 100.$$

WYNIKI I DYSKUSJA

Wyniki zawarte w tabeli 1 wskazują, że potencjał wody w trakcie kiełkowania nasion soi miał istotny wpływ na udział procentowy skielkowanych nasion soi, zwłaszcza po 2 dniach trwania procesu. Średni bowiem procent skielkowanych nasion w wodzie dejonizowanej wynosił ok. 72,7%, natomiast przy potencjale wody -0,20, -0,40, -0,65 i -0,90 MPa odpowiednio 61,2; 35,6; 13,7 i 0,6%. Dane te wskazują, że wilgotność odgrywa ogromną rolę w procesie kiełkowania. Łatwy dostęp wody poza temperaturą jest podstawowym czynnikiem niezbędnym do uaktywnienia szeregu różnych enzymów zapoczątkowujących wzrost i rozwój zarodka (Kpoghomou i in., 1990; Helms i in., 1996). W obrębie poszczególnych stężeń PEG wystąpiły także wyraźne różnice pomiędzy badanymi odmianami soi. W obu latach prowadzonych badań niezależnie od potencjału wody w roztworze wysoki procent skielkowanych nasion wykazywała odmiana Nawiko (średnio 45,2), Mazowia (43,4), Progres (42,8) i Aldana (39,7). Średni procent nasion skielkowanych po 2 dniach u pozostałych badanych odmian, tj. Polan, Jutro i Gaj był istotnie niższy i wynosił odpowiednio 31,4; 29,2; 26,5.

Udział procentowy nasion zdolnych do wykiełkowania w warunkach zastosowanych poziomów suszy po 6 dniach obrazuje tabela 2.

Tabela 2

Wpływ potencjału wody w roztworze na procent skielkowanych nasion krajowych odmian soi po 6 dniach

The effect of water potential in solution on the percent of germinated seeds of Polish cultivars of soybean after 6 days

B Odmiana Cultivar	1999						2000					
	A Potencjał wody w MPa Water potential in MPa					$\bar{x}$ dla — for B	A Potencjał wody w MPa Water potential in MPa					$\bar{x}$ dla — for B
	0,0	-0,20	-0,40	-0,65	-0,90		0,0	-0,20	-0,40	-0,65	-0,90	
Aldana	96,2	96,2	90,0	45,0	3,7	66,2	91,8	91,8	88,5	51,8	8,8	66,5
Gaj	98,7	98,7	87,5	27,5	8,7	64,2	87,7	87,7	82,2	51,8	8,9	63,7
Jutro	92,5	92,5	83,7	36,2	8,7	62,7	91,8	91,8	76,0	49,8	14,9	64,9
Mazowia	100,0	98,7	90,0	35,0	15,0	67,7	100,0	100,0	99,0	55,2	12,1	73,3
Nawiko	100,0	98,7	97,5	63,7	13,7	74,7	97,4	97,4	91,8	80,3	16,1	76,6
Polan	93,7	93,7	87,5	42,5	1,2	63,7	94,0	94,2	86,2	40,8	6,0	64,2
Progres	100,0	95,0	95,0	46,2	12,5	69,7	94,3	94,3	90,8	72,2	30,2	76,4
$\bar{x}$ dla — for A	97,3	96,2	90,2	42,3	9,1	67,0	93,8	93,9	87,8	57,4	13,8	69,3
NIR _(0,05) dla A; LSD _(0,05) for A				6,7					5,2			
NIR _(0,05) dla B; LSD _(0,05) for B						8,6						7,9
NIR _(0,05) dla A × B; LSD _(0,05) for A × B					21,4						19,1	

Zamieszczone dane wskazują, że w obu latach prowadzonych badań procent nasion wykiełkowanych w kontroli (0,0 MPa) i przy potencjale wody -0,20 MPa był jednakowy. Ponieważ potencjał wody w glebach przy ich średnim uwodnieniu kształtuje się na poziomie -0,1/-0,2 MPa (Larcher, 1995), można więc sądzić, że nie ma to ujemnego wpływu na wschody roślin. Dalsze jednak zmniejszenie potencjału wody do -0,40 MPa wywołało średnio 6% spadek liczby skielkowanych nasion, zaś do -0,65 MPa, aż ponad

45%. W warunkach bardzo niskiego potencjału wody w roztworze wynoszącym -0,9 MPa kiełkowały tylko pojedyncze nasiona, a ich udział całkowity wynosił około 10%. W podobnych badaniach prowadzonych na ziarniakach pszenżyta Gawrońska i Grzelak (1991) stwierdziły przy potencjale wody 8 barów (-0,8 MPa) kiełkowanie w granicach 7%. Uzyskany w omawianych badaniach średni procent nasion krajowych odmian soi zdolnych do wykiełkowania przy potencjale wody -0,2 MPa był bardzo podobny jak przy -0,3 MPa w badaniach Grzesiaka i wsp. (1996), natomiast znacznie wyższy jak w przypadku amerykańskich odmian soi (Kpoghomou i in., 1990). Reakcja odmian na stres osmotyczny po 6 dniach kiełkowania była podobna jak w terminie wcześniejszym, chociaż różnice pomiędzy odmianami były wyraźnie mniejsze. W najwyższym procencie skiełkowała odmiana Nawiko (średnio 75,6), Progres (73,0) i Mazowia (70,5), w nieco mniejszym Aldona (66,3) w najmniejszym Jutro, Polan i Gaj (63,9%) (tab. 2).

Wartość wskaźnika szybkości kiełkowania nasion (tab. 3) wynikała bezpośrednio z liczby skiełkowanych nasion w analizowanych terminach. Dlatego też najwyższą wartością omawianego wskaźnika charakteryzowały się nasiona w warunkach kontrolnych. Spadek potencjału wody w roztworze powodował bardziej wyraźne zmniejszenie wartości wskaźnika szybkości kiełkowania nasion niż procentu nasion wykiełkowanych po 6 dniach. Wskaźnik ten może być wykorzystany nie tylko do oceny wpływu suszy na kiełkowanie nasion, ale także i innych czynników stresowych, co również podkreśla Bouslama i Shapaugh (1984) i Kpoghomou i wsp. (1990).

Tabela 3

Wpływ potencjału wody w roztworze na wartość wskaźnika szybkości kiełkowania nasion krajowych odmian soi
The effect of water potential in solution on the value of germination promptness index of Polish soybean cultivars

Odmiana Cultivar	Potencjał wody w MPa Water potential in MPa				
	0,00	-0,20	-0,40	-0,65	-0,90
Aldana	91,3	87,9	74,0	36,3	4,3
Gaj	81,6	80,0	67,7	31,2	6,0
Jutro	84,9	79,8	69,7	32,5	8,0
Mazowia	97,2	91,0	77,2	32,6	8,7
Nawiko	91,7	90,4	79,1	56,9	11,2
Polan	85,4	81,1	65,1	29,6	1,9
Progres	91,6	89,6	80,4	48,5	14,3
$\bar{x}$	89,1	85,7	73,3	38,2	7,8

Zastosowane warunki symulowanej suszy wyraźnie determinowały także wzrost i masę kiełków wytworzoną po 8 dniach kiełkowania (tab. 4). Średnia masa powstałych kiełków przy potencjale wody -0,20 MPa była około 3-krotnie wyższa niż przy potencjale wody -0,40 MPa i 16-krotnie wyższa niż przy potencjale wody -0,65 MPa. To może wskazywać, że procesy wzrostu korzonka zarodkowego wymagają więcej wody niż procesy związane z zapoczątkowaniem kiełkowania. Wyraźnie wyższa masa kiełków odmiany Nawiko, Progres, Mazowia i Aldana niż pozostałych odmian, wynikała z szybszego kiełkowania, pozostawiającego więcej czasu na procesy wzrostu.

Tabela 4

Wpływ potencjału wody w roztworze na świeżą masę kielków krajowych odmian soi po 8 dniach kielkowania (g)

The effect of water potential in solution on the mass of shoot of Polish soybean cultivars after 8 days of germination (g)

Odmiana (B) Cultivar	1999			$\bar{X}$ dla — for B	2000			$\bar{X}$ dla — for B
	Potencjał wody w MPa (A) Water potential in MPa				Potencjał wody w MPa (A) Water potential in MPa			
	-0,20	-0,40	-0,65		-0,20	-0,40	-0,65	
Aldana	4,01	1,24	0,21	1,82	3,53	0,95	0,35	1,61
Gaj	3,99	1,05	0,09	1,71	2,11	0,78	0,17	1,02
Jutro	3,72	1,16	0,13	1,67	1,20	0,84	0,27	0,77
Mazowia	4,15	1,39	0,12	1,89	5,10	1,66	0,38	2,38
Nawiko	4,70	1,51	0,31	2,17	3,01	1,13	0,57	1,57
Polan	3,93	1,22	0,16	1,77	2,76	0,91	0,46	1,38
Progres	5,47	1,20	0,18	2,28	2,88	1,11	0,46	1,48
$\bar{X}$ dla — for A	4,31	1,25	0,17	1,90	2,94	1,05	0,38	1,46
NIR _(0,05) dla A-LSD _(0,05) for A	0,36				0,28			
NIR _(0,05) dla B-LSD _(0,05) for B				0,55				0,55
NIR _(0,05) dla A × B-LSD _(0,05) for A × B	1,20				1,16			

Tabela 5

Wpływ potencjału wody w pożywce na wartość indeksu stresu określonego na podstawie wysokości pędów, świeżej i suchej masy pędów oraz świeżej i suchej masy korzeni 5-tygodniowych roślin soi
The effect of water potential in nutrient medium on the value of stress index based on shoot height, fresh and dry mass of shoot as well as fresh and dry mass of roots of 5-weeks old soybean plants

Odmiana Cultivar	Indeks stresu Stress index				
	Pęd Shoot			Korzeń Root	
	Wysokość Height	Świeża masa Fresh mass	Sucha masa Dry mass	Świeża masa Fresh mass	Sucha masa Dry mass
Aldana	83,1	42,9	91,2	47,8	72,5
Gaj	75,4	39,7	72,8	41,6	66,7
Jutro	70,6	45,5	88,7	47,0	72,9
Mazowia	86,1	45,6	88,5	63,8	89,7
Nawiko	89,6	43,0	82,2	47,7	76,5
Polan	95,5	40,7	60,1	37,8	65,1
Progres	79,4	46,8	90,8	48,6	76,5

Podobnie jak w przypadku kielkowania nasion, również obniżony do -0,5 MPa potencjał wody w pożywce Hoaglanda wyraźnie hamował wzrost roślin jak i przyrost świeżej i suchej masy pędów i korzeni (tab. 5). Wpływ jednakże suszy w okresie wzrostu siewek badanych odmian soi był mniejszy niż w czasie kielkowania nasion, co także potwierdził w podobnych badaniach Kpoghomou i wsp. (1990). Stąd też trudno niekiedy jednoznacznie wskazać w oparciu o określoną wartość indeksu stresu dla badanych cech, które odmiany okazały się bardziej, a które mniej odporne na suszę. Biorąc jednak pod uwagę wyniki dotyczące kielkowania i wzrostu siewek można stwierdzić, że do bardziej odpornych na suszę należy odmiana Nawiko, Progres i Mazowia, najmniej odporną okazała się odmiana Gaj. Również we wcześniejszych wstępnych badaniach opartych na pomiarach aktywności

fotosyntetycznej roślin i zawartości proliny autorzy stwierdzili, że odmiany Nawiko i Mazowia są odporne na suszę, ale także, że odporna jest odmiana Gaj, co nie potwierdziło się w niniejszych badaniach (Michałek i in., 2001). Także Grzesiak i wsp. (1996) na podstawie badań opartych na kiełkowaniu nasion i wzroście siewek zalicza odmianę Progres do odpornych na suszę.

WNIOSKI

1. Spadek potencjału wody w roztworze wpływał w istotny sposób na obniżenie zdolności i szybkości kiełkowania nasion, a także przyrostu masy kiełków. Właściwy przebieg kiełkowania nasion soi zachodzi przy potencjale wody od 0,0 do -0,4 MPa.
2. Obniżony potencjał wody w większym stopniu ograniczał przyrost masy kiełków niż procent skiełkowanych nasion.
3. Warunki symulowanej suszy wywołanej dodatkiem PEG wpływały w większym stopniu na kiełkowanie nasion niż wzrost młodych roślin soi.
4. Niski potencjał wody w pożywce Hoaglanda (-0,5 MPa) hamował wzrost pędów soi, a także przyrost świeżej i suchej masy pędów i korzeni roślin.
5. Odmiany soi Nawiko, Mazowia i Progres należą do bardziej odpornych na suszę niż odmiana Gaj. Wskazują na to wyniki dotyczące kiełkowania nasion i wzrostu młodych roślin soi w warunkach suszy.

LITERATURA

- Bouslama M., Schapaugh W. T. 1984. Stress tolerance in soybean. I. Evaluation of three screening techniques for heat and drought tolerance. *Crop Sci.* 24: 933 — 937.
- Brown E. A., Caviness C. E., Brown D. A. 1985. Response of selected soybean cultivars to soil moisture deficit. *Agron. J.* 77: 274 — 278.
- Grzesiak S., Filek W., Pienkowski S., Nizioł B. 1996. Screening for drought resistance: Evaluation of drought susceptibility index of legume plants under natural growth conditions. *J. Agronomy Crop Sci.* 177: 237 — 244.
- Grzesiak S., Filek W., Skrudlik G., Nizioł B. 1996. Screening for drought tolerance: Evaluation of seed germination and seedling growth for drought resistance in legume plants. *J. Agron. Crop Sci.* 177: 245 — 252.
- Gawrońska H., Grzelak K. 1991. Wpływ stresu suszy symulowanej glikolem polietylenowym (PEG) na kiełkowanie ziarniaków i wzrost siewek pszenżyta jarego (*Triticosecale* X Wittmack). *Biul. IHAR* 180: 53 — 64.
- Helms T. C., Deckard E., Goos R. J., Enz J. W. 1996. Soybean seedling emergence influenced by days of soil water stress and soil temperature. *Agron. J.* 88: 657 — 661.
- Kpoghomou B. K., Sapra V. T., Beyl C. A. 1990. Screening for drought tolerance: Soybean germination and its relationship to seedling responses. *J. Agronomy Crop Sci* 164: 153 — 159.
- Larcher W. 1995. *Physiological Plant Ecology*, 3rd ed., Springer Verlag, New York, 215 — 264.
- Michałek S., Borowski E., Michałek W. 2001. Reakcja krajowych odmian soi na stres wodny. *Folia Hort.* 13/1 A: 657 — 662.
- Michel B. E. 1983. Evaluation of water potential of solutions of polyethylene glycol 8000 both in the absence and presence of other solutes. *Plant Physiol.* 72:66 — 70.