

## ФИЗИОЛОГИЧНА РЕАКЦИЯ НА ЕЧЕМИК ПРИ ПОЧВЕНО ЗАСУШАВАНЕ. I. РАСТЕЖ, ЛИСТЕН ГАЗООБМЕН И ВОДООБМЕН

Златко Златев, Мирослава Каймаканова, Александър Матев, Иван Янчев,  
Христофор Кирчев  
Аграрен университет, Пловдив

### Резюме

Засушаването и свързаният с това воден дефицит в растенията са сред най-често срещаните причини за компрометиране на реколтата. В световен мащаб над 50% от загубите на продукция се дължат на тези стресови фактори. Способността да запазят фотосинтетичната си активност при воден дефицит е от огромно значение за толерантността на растенията към този стрес. В съдови вегетационни опити е проучена физиологичната реакция на два сорта ечемик (*Hordeum vulgare* L.) – Обзор и Радул при почвено засушаване. Целта на изследванията е да се определи адаптивността на културата към воден дефицит в почвата по основните физиологични показатели. Относителното водно съдържание (ОВС) и относителната скорост на растежа (RGR) са понижени в по-голяма степен при растенията от сорт Радул – с 32% и с 49%, съответно. Значително понижена е и фотосинтезата – с 82% при сорт Радул и със 76% при сорт Обзор. Въз основа на установените сортови различия в скоростта на растежа, параметрите на листния газообмен и показателите на водообмена и в резултат на проведените анализи сорт Обзор е определен като по-толерантен към засушаване, а сорт Радул – като по-чувствителен.

**Ключови думи:** воден стрес, водообмен, засушаване, растеж, фотосинтеза.

**Key words:** drought, growth, photosynthesis, water relations, water stress.

JEL: Q19.

### Увод

В хода на онтогенетичното си развитие растенията са подложени на неблагоприятното въздействие на факторите на околната среда, сред които засушаването е един от най-често срещаните. Реакцията на растенията към този стресов фактор на организмово ниво комплексна, защото отразява интеграцията на ефектите на стреса и физиологичния отговор на пониските структурно-функционални нива на организация във времето и пространството [7, 25]. Предизвиканият вследствие на засушаването воден дефицит води до значителни промени в основните физиологични и биохимични процеси, в мембранната структура и ултраструктурната организация на клетъчните органели [20, 23]. Независимо от големия брой проучвания върху физиологичната реакция и продуктивността на различни растителни видове към воден стрес, физиолого-биохимичните и молекулните основи на толерантността на растенията към засушаване не са напълно изяснени.

Фотосинтезата и водообмена на растенията са сред първите засегнати от засушаването физиологични процеси [9]. Ефектът върху фотосинтезата може да е пряк, поради намален достъп на CO<sub>2</sub> вследствие затваряне на устицата и нарастване на мезофилното съпротивление [12], а също така и вследствие на промени във фотосинтетичния метаболизъм [15]. Вторичните ефекти на засушаването са свързани с възникването на окислителен стрес в клетките, който в значителна степен потиска фотосинтезата [10]. Продължителността и интензитета на водния

дефицит определят отговора на растенията, както и способността им да преодоляват стресовото въздействие. Аклимацията към засушаване, която индиректно е свързана с фотосинтезата, включва главно забавяне на растежа и намаляване на листната площ, с което се намаляват загубите на вода. Това позволява запазването на относително добър воден статус и стабилна фотосинтеза. Процесите на аклимация към воден стрес включват също така и синтеза на осмотично активни вещества, както и промени в йонния транспорт и баланс. Всички тези промени спомагат за поддържането на хомеостазата в клетките, детоксификацията на вредните вещества и преживяването на растенията в тези условия [9].

Целта на настоящото изследване е да се определи ефекта на засушаването върху растежа, водообмена и фотосинтезата в листата на два сорта ечемик (*Hordeum vulgare* L.).

### 1. Материал и методи

#### 1.1. Растителен материал

В проучването са включени два сорта ечемик (*Hordeum vulgare* L.): сорт Обзор и сорт Радул. Растенията са отглеждани като почвени култури, в пластмасови съдове, във фитостатни боксове на катедра Физиология на растенията и биохимия [26]. Условието на отглеждане бяха: ФАР – 350 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, температура – 24±2/16±2 °C ден/нощ, фотопериод – 14 h и относителна влажност на въздуха 65-70%. Съдовете са поливани ежедневно за да се поддържа влажност на почвата от 41% (0,410 g H<sub>2</sub>O g<sup>-1</sup> абсолютно

суха почва), което съответства на воден потенциал ( $\Psi_n$ ) от -20 kPa. Приема се, че влажността на почвата е нормална и няма воден стрес ако  $\Psi_n$  е над -30 kPa [4]. Водният стрес е предизвикан в 14-дневни растения чрез постепенно намаляване и прекратяване на поливането за 10 дни, докато съдържанието на вода в почвата за този период се понижи до 23% ( $0.230 \text{ g H}_2\text{O g}^{-1}$  абсолютно суха почва), което съответства на воден потенциал от -0,9 MPa. Анализите са извършени в края на стресовия период върху втори лист на растенията, който е напълно развит.

### 1.2. Биомаса на растенията

Биомасата на растенията (абсолютно сухата биомаса) е определена след фиксация на пробите при 105 °C за 60 min и изсушаване при 80 °C за 48 h [6].

### 1.3. Листна площ

Листната площ на растенията е определена с електронен цифров площомер NEO-2 [TU, Sofia, Bulgaria] [1].

### 1.4. Анализ на растежа

Анализът на растежа е извършен по [6], като са използвани данните за биомасата и листната площ на растенията.

### 1.5. Относително водно съдържание

Относителното водно съдържание (ОВС) в листата е определено по [17].

### 1.6. Воден потенциал в листата

Водният потенциал в листата ( $\Psi_w$ ) е определен с камера за налягане EL 540-305 [ELE-International Ltd., Hemel Hempstead, England] по [21].

### 1.7. Съдържание на пролин

Съдържанието на пролин в листата е определено спектрофотометрично по [5].

### 1.8. Листен газообмен

Показателите на листния газообмен – скорост на нето фотосинтезата (A), интензивност на транспирацията (E) и устична проводимост (gs) са определени с портативна фотосинтетична система LCA-4 [Analytical Development Company Ltd., Hoddesdon, England].

### 1.9. Статистическа обработка на данните

Всички анализи са извършени в петкратна повтораемост. Експерименталните резултати са обработени статистически чрез еднофакторен дисперсионен анализ, като достоверността на разликите е определена по критерия *t* на Student при следните нива на значимост: \* $P < 0,05$ ; \*\* $P < 0,01$ ; \*\*\* $P < 0,001$

## 2. Резултати и обсъждане

Резултатите от табл. 1 показват, че приложението постепенно засушаване предизвиква значително понижение в основните параметри на растежа. Относителната скорост на растежа (RGR) е понижена с 26% за сорт Обзор и с 49% за сорт Радул. Подобни са и промените в относителната скорост на растежа на листата ( $RGR_l$ ) и на корените ( $RGR_r$ ) за сорт Обзор. При сорт Радул относителната скорост на растежа корените ( $RGR_r$ ) е понижена драстично – със 77%. Скоростта на нето асимилацията (NAR), която е т.нар. „физиологичен компонент“ на RGR, е понижена по-слабо – с 18% при сорт Обзор и близо два пъти при сорт Радул. Обратно, „морфологичния компонент“ – относителната листна площ (LAR) е понижена незначително при растенията от сорт Радул и с 19% при сорт Обзор. Една от причините за тези промени е, че при сорт Обзор асимилираната биомаса се насочва към корените, което променя по-слабо техния растеж. По-голямата коренова система осигурява възможност за повече усвоена вода в условия на засушаване. Това разбира се има своята цена и е свързано с по-големите загуби в резултат на интензивното кореново дишане [14]. Забавеният растеж и формиране на листна площ в условия на воден дефицит, както и по-ниския относителен дял на листната маса намаляват загубите на вода [24].

Табл. 1. Анализ на растежа на два сорта ечемик – сорт Обзор и сорт Радул след 10-дневен период на засушаване

Показатели	Обзор	Радул
<b>Контрола</b>		
RGR	92,9±3,9	84,6±3,7
RGR <sub>r</sub>	76,9±3,4	82,8±3,5
RGR <sub>l</sub>	111,2±4,7	97,4±4,2
NAR	0,285±0,011	0,241±0,009
LAR	292,8±11,6	336,8±12,6
SLA	544,1±22,3	651,6±26,4
<b>Засушени</b>		
RGR	68,8±2,5** (74)	43,1±2,1*** (51)
RGR <sub>r</sub>	60,6±2,1** (79)	19,0±0,8*** (23)
RGR <sub>l</sub>	77,8±2,9*** (70)	56,7±2,1*** (58)
NAR	0,234±0,009* (82)	0,129±0,005*** (54)
LAR	237,8±10,4* (81)	311,9±14,2 (93)
SLA	481,7±20,5 (89)	605,9±22,7 (93)

\*  $P < 0,05$ ; \*\*  $P < 0,01$ ; \*\*\*  $P < 0,001$

Забележка: В скобите – процент от контролите. RGR – относителна скорост на растежа на растенията ( $\text{mg g}^{-1} \text{ ден}^{-1}$ ); RGR<sub>r</sub> – относителна скорост на растежа на корените ( $\text{mg g}^{-1} \text{ ден}^{-1}$ ); RGR<sub>l</sub> – относителна скорост на растежа на листата ( $\text{mg g}^{-1} \text{ ден}^{-1}$ ); NAR – скорост на нето асимилацията ( $\text{mg cm}^{-2} \text{ ден}^{-1}$ ); LAR – относителна листна площ ( $\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$ ); SLA – специфична листна площ ( $\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$ ).

В табл. 2 са представени резултатите за промените в параметрите на водообмена на подложените на засушаване растения. При растенията от сорт Радул понижението на ОВС е с 32%, а при сорт Обзор понижението е незначително – с 9%. Това, заедно със значителното понижението на водния потенциал ( $\Psi_w$ ) е израз на

по-висока толерантност към воден стрес. Водният потенциал, който е основна термодинамична величина на водообмена, е понижен в най-голяма степен – повече от четири пъти, като промените в абсолютните му стойности са в границите на 1,6 МРа за сорт Обзор и 1,4 МРа за сорт Радул.

Табл. 2. Параметри на водообмена при два сорта ечемик – сорт Обзор и сорт Радул след 10-дневен период на засушаване

Сорт	Вариант	ОВС	$\Psi_w$	P
Обзор	Контрола	93,2±2,8	-0,5±0,02	18,3±0,9
	Засушени	75,6±2,5 (81)	-2,1±0,09*** (24)	50,1±1,6*** (274)
Радул	Контрола	91,7±2,7	-0,4±0,02	17,7±0,9
	Засушени	62,4±2,1*** (68)	-1,8±0,08*** (22)	35,9±1,4*** (203)

\*  $P < 0,05$ ; \*\*  $P < 0,01$ ; \*\*\*  $P < 0,001$

Забележка: В скобите – процент от контролите. ОВС – относително водно съдържание в листата (%);  $\Psi_w$  – воден потенциал в листата (МРа); P – съдържание на пролин в листата ( $mg\ g^{-1}DM$ ).

Според [3] при такава промяна на  $\Psi_w$  растенията се намират в състояние на умерен до силен воден стрес. Установяват се значителни различия между сортовете в съдържанието на пролин. В листата на сорт Обзор съдържанието на аминокиселината е най-високо, като повишението спрямо контролите е 274%. При сорт Радул повишението е 203%. Получените от нас резултати кореспондират с данните на [8] за млади растения от три генотипа вигна. Проучванията върху сухоустойчивостта на растенията показват, че приспособяването към условията на засушаване включва както елементи за поддържане на относително високо водно съдържание в тъканите, така и елементи обуславящи толерантност към ниско съдържание на вода.

Промените в ОВС и  $\Psi_w$  вероятно се дължат на структурно-функционални промени, осигуряващи адаптацията на растенията към приложеното засушаване. Известно е, че при воден стрес в растителните клетки протича процес на осмотична саморегулация, насочен към съхраняване на водния баланс [22]. В тези условия се акумулират свободни аминокиселини, най-вече пролин, и други осмотично активни вещества [18]. Установеното от нас повишено съдържание на пролин в листата на засушените растения от

проучваните сортове ечемик (табл. 2) се съгласува с резултатите за промените във  $\Psi_w$ , както и с данните на редица автори за значително натрупване на пролин при фасул и други растителни видове [19]. Биологичният смисъл на такова значително повишено съдържание на аминокиселината в обезводнените листа може да се търси в няколко насоки. Първо, участие на пролина в процеса на клетъчното осмотично приспособяване [16]. Второ, значение на пролиновия биосинтез за регулиране на рН на цитозола [2].

Резултатите, посочени в табл. 3 показват, че приложеното почвено засушаване води до съществени промени в листния газообмен. Десет дни след началото на стресовото въздействие скоростта на нето фотосинтезата (A) в листата на растенията от сорт Обзор намалява драстично със 76%. Тези промени са съпоставими с промените в интензивността на транспирацията (E) и устичната проводимост (gs), за които намалението е 79% и 80% съответно. Ефективността на използване на водата във фотосинтезата, изразена чрез отношението A/E, съществено нараства с 22%, като причина за това е по-значителната инхибиция на транспирацията в сравнение с фотосинтезата.

Табл. 3. Параметри на листния газообмен на два сорта ечемик – сорт Обзор и сорт Радул след 10-дневен период на засушаване

Параметри	Обзор		Радул	
	Контрола	Засушени	Контрола	Засушени
A	15,08±0,69	3,57±0,17*** (24)	13,87±0,62	2,47±0,12*** (18)
E	4,12±0,20	0,85±0,04*** (21)	3,49±0,16	1,08±0,52*** (31)
gs	360±16	72±3*** (20)	351±16	102±4*** (29)
A/E	3,66±0,15	4,2±0,16* (122)	3,97±0,18	2,29±0,10*** (58)

\*  $P < 0,05$ ; \*\*\*  $P < 0,001$

Забележка: В скобите - процент от контролата. A – скорост на нето фотосинтезата ( $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ ); E – интензивност на транспирацията ( $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$ ); gs – устична проводимост  $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$ ; A/E – ефективност на използване на водата във фотосинтезата ( $\mu mol\ mmol^{-1}$ ).

При засушените растения сорт Радул промените са още по драстични. Фотосинтезата (A) е намалена с 82%, а E и gs в по-малка степен – с 69% и 71%, съответно. Характерът на промените в параметрите на листния газообмен при засушените растения от сорт Радул определя и значителното намаление в съотношението A/E, което е понижено с 42%.

Приложеното 10-дневно засушаване инхибира драстично листния газообмен в растенията от проучваните сортове ечемик (табл. 3). Подобни данни за ефекта на водния дефицит върху листния газообмен се представят още от [13, 15, 25, 26]. По-високата инхибиция на скоростта на нето фотосинтезата (A) при засушените растения от сорт Радул кореспондира с по-високата инхибиция на RGR. Резултатите показват още, че степента на *in vivo* инхибирането на A е по-голяма от тази, установена за растежа, факт, който кореспондира със становището на [11, 14] за различна чувствителност на растежа и фотосинтезата към засушаване в началните етапи от развитието на растенията. Според нас това е свързано от една страна с по-високата степен на интеграция и регулация на растежа, а от друга страна с намалената атрагираща сила на органите за фотоасимилати вследствие на инхибирането на растежа и ускореното стареене на клетките.

### Заклучение

Установено е, че растенията от сорт Обзор имат по-високо ОВС и това е съпроводено със значително понижение на  $\Psi_w$ . Съдържанието на свободен пролин нараства повече от два пъти. Тези промени са резултат от по-високата толерантност към засушаване.

Приложеният воден дефицит значително потиска растежа на ечемика. Понижението в основния показател на растежа RGR в растенията от сорт Обзор са породени от промени във физиологичния компонент - скоростта на нето асимилацията (NAR) и морфологичния компонент (LAR). При сорт Радул основно инхибицията на NAR е определяща за понижението на RGR.

Фотосинтетичният апарат в растенията от сорт Обзор е по-ефективно защитен в сравнение със сорт Радул. Това се потвърждава от по-слабото понижение на A, по-високата инхибиция на E и повишената ефективност на използване на водата (A/E). В заключение можем да посочим, че растенията от сорт Обзор имат по-висока толерантност към засушаване. Растенията от сорт Радул са по-чувствителни към приложените стрес.

### Литература

1. Керин, В., Цонев, Ц., Борова, М., Василев, А., Златев, З. *Съвременни методи за анализ в растителната физиология*. Академично издателство на ВСИ-Пловдив. Пловдив. 1997.
2. Кичева, М. *Функционална активност на фотосинтетичния апарат на пшенични растения в условия на ПЕГ-индуциран воден дефицит*. Дисертация за получаване на научна степен „Кандидат на биологичните науки”. БАН. София. 1995.
3. Пыльщикова, Н. *Водообмен сельскохозяйственных растений*. Издательство ТСХА. Москва. 1990.
4. Ali, M., Jensen, C., Mogensen, V., Bahrin, A. *Drought adaptation of field grown wheat in relation to soil physical conditions*. Plant Soil. 1999. 208. pp. 149-159.
5. Bates, L., Waldren, R., Teare, J. *Rapid determination of proline for water stress studies*. Plant Soil. 1973. 39. pp. 205-207.
6. Beadle, C. *Growth analysis*. In: *Photosynthesis and production in a changing environment: A field and laboratory manual*. Hall, D., Scurlock, J., Bolhar-Nordenkamp, H., Leegood, R., Long, S. (eds.). Chapman and Hall, London. 1993. pp. 36-46.
7. Blum, A. *Breeding methods for drought resistance*. In: *Plants under stress*. Jones, H., Flowers, T., Jones, M. (eds.). Cambridge University Press. Cambridge. 1992. pp. 197-215.
8. Campos, P., Ramalho, J., Silva, M., Lauriano, J., Matos, M. *Effects of drought on photosynthetic performance and water relations of four Vigna genotypes*. Photosynthetica. 1999. 36. pp. 79-87.
9. Chaves, M., Flexas, J., Pinheiro, C. *Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell*. Ann. Bot. 2009. 103. pp. 551-560.
10. Chaves, M., Maroco, J., Pereira, J. *Understanding plant responses to drought—from genes to the whole plant*. Funct. Plant Biol. 2003. 30. pp. 239-264.
11. Chiariello, N., Mooney, H., Williams, K. *Growth, carbon allocation and cost of plant tissues*. In: *Plant Physiological Ecology. Field methods and instrumentation*. Pearcy, R., Ehleringer, J., Mooney, H., Rundel, P. (eds.). Chapman and Hall. London. 1989. pp. 327-356.
12. Flexas, J., Medrano, H. *Energy dissipation in C3 plants under drought*. Funct. Plant Biol. 2002. 29. pp. 1209-1215.
13. Franca, M., Thi, A., Pimentel, C., Rossiello, R., Zuily-Fodil, Y., Laffray, D. *Differences in growth and water relations among Phaseolus vulgaris cultivars in response to induced drought stress*. Environ. Exp. Bot. 2000. 43. pp. 227-237.
14. Lambers, H., Van der Verf, A., Konings, H. *Respiration patterns in roots in relation to their functioning*. In: *Plant roots. The hidden half*. Waiseo, Y., Eshel, P. (eds.). Marsel Dekker Inc. New York. 1991. pp. 132-141.
15. Lawlor, D., Cornic, G. *Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants*. Plant Cell Environ. 2002. 25. pp. 275-294.

16. Lazcano-Ferrat, I., Lovatt, C. *Relationship between relative water content, nitrogen pools, and growth of Phaseolus vulgaris L. and P. acutifolius Gray during water deficit.* Crop Sci. 1999. 39. pp. 467-475.
17. Morgan, J. *The effects on N nutrition on the water relations and gas exchange characteristics of wheat (Triticum aestivum L.).* Plant Physiol. 1986. 80. pp. 52-58.
18. Nilsen, E., Sharifi, M. *Carbon isotope composition of legumes with photosynthetic stems from Mediterranean and desert habitat.* Bull. Ecol. Soc. Amer. 1996. 77. pp. 326-332.
19. Premachandra, G., Saneoka, H., Fujita, K., Ogata, S. *Osmotic adjustment and stomatal response to water deficits in maize.* J. Exp. Bot. 1992. 43. pp. 1451-1456.
20. Sarafis, V. *Chloroplasts: a structural approach.* J. Plant Physiol. 1998. 152. pp. 248-264.
21. Scholander, P., Hammel, H., Bradstreet, E., Hemmingsen, E. *Sap pressure in vascular plants.* Science. 1965. 148. pp. 339-346.
22. Teulat B, Rekika D, Nachit M, Monneveux P. 1997. *Comparative osmotic adjustment in barley and tetraploid wheat.* Plant Breed., 116, 519-523.
23. Tuba, Z., Lichtenthaler, H., Csintalan, Z., Nagy, Z., Szente, K. *Loss of chlorophylls, cessation of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation and respiration in the poikilochlorophyllous plant Xerophyta scabrada during desiccation.* Physiol. Plant. 1996. 96. pp. 383-388.
24. Van den Boogaard, R., Kostadinova, S., Veneklaas, E., Lambers, H. *Association of water use efficiency and nitrogen use efficiency with photosynthetic characteristics of two wheat cultivars.* J. Exp. Bot. 1995. 46. pp. 1429-1438.
25. Yordanov, I., Velikova, V., Tsonev, T. *Plant responses to drought and stress tolerance.* Bulg. J. Plant Physiol. 2003. Special issue. pp. 187-206.
26. Zlatev, Z., Yordanov, I. *Effects of soil drought on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in common bean plants.* Bulg. J. Plant Physiol. 2004. 30 (3-4). pp. 3-18.

## PHYSIOLOGICAL RESPONSES OF BARLEY TO DROUGHT STRESS. I. GROWTH, LEAF GAS EXCHANGE AND WATER RELATIONS

**Zlatko Zlatev, Miroslava Kaymkanova, Aleksandyr Matev, Ivan Yanchev, Hristofor Kirchev**  
**Agricultural University, Plovdiv, Bulgaria**

### Abstract

Drought stress and water deficit are the major causes of crop loss worldwide, reducing average yields for most major crop plants by more than 50%. Under drought stress usually a water deficit in plant tissue develops, thus leading to a significant inhibition of photosynthesis. The ability to maintain the functionality of the photosynthetic machinery under water stress, therefore, is of major importance in drought tolerance. The effects of soil drought on growth, water relations and photosynthesis in the leaves of two barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars were studied. Water stress led to a noticeable decrease in both RGR and RWC in plants of cv. Radul. The most marked reduction in leaf gas exchange was observed in cv. Radul. Exposure of barley plants to soil drought and provoked leaf water deficit resulted in a dramatic reduction (with a 82%) of A. The lowest reduction in leaf gas exchange parameters were observed in cv. Obzor. On the basis of the data obtained we could arrange cv. Obzor as drought tolerant and cv. Radul as drought sensitive.