Recherche Agronomique (1999), 5, 59-72
INRAA

دراسة مساهمة لعلاقة التعديل الأسموزي بالنمو في نباتي الشعير *Hordeum vulgare* والفول *Vicia faba* تحت ظروف الإجهاد المائي .

محديد م. كاملي ع .

قسم العلوم الطبيعية ، المدرسة العليا للأساتذة . القبة (الجزائر)

الملخص : تمت في هذا البحث دراسة تغيرات و تراكيز المواد العضوية المتراكمة مع الحالة المائية للنبات أثناء الجفاف (التعديل الأسموزي) في نبات الشعير ، ومحاولة ربط علاقة ذلك بمعدلات نموه ، ومن جهة أخرى مقارنة نمو هذا النبات بنبات الفول .

إن تراكم المواد العضوية الذائبة قد يكون على حساب النمو، خاصة عند الإجهاد المائي الشديد . فرغم تباطؤ النمو أثناء فترات الإجهاد المائي فإنه بقي مستمرا بمعدل أقل مما هو عليه في النبات الشاهد للشعير.كما أظهرت النتائج وجود فرق في حساسية النمو للإجهاد المائي بين النوعين النباتيين (الشعير والفول)، و قد يعود ذلك لوجود تعديل أسموزي في نبات الشعير وغيابه في نبات الفول.

بعد إعادة السقي ، لوحظ تدارك في النمو لكن بمعدل أقل من معدل نمو النبات الشاهد خلال الأربعة أيام الأولى. كما أن تراكيز الجلوكوز و الفركتوز لم تنخفض بسرعة كافية وبقيت أعلى من التراكيز في النبات الشاهد خلال نفس الفترة .

الكلمات الدالة : التعديل الأسموزي ، الإجهاد المائي ، النمو ، الشعير ، الفول.

Abstract : *The changes in the concentration of organic solutes in relation to both water status and growth rates in barley were investigated in this study. A comparison was also made between two species with different sensitivity to water stress; barley and broad bean.*

The results showed that growth rate slowed, but continued at slower rates during the water stress period. The accumulation of organic solutes may be at the expense of growth, especially in the later stages of the stress period. The results also showed a difference in the sensitivity of growth to water stress in the two species (barley & broad bean). This could be due to the presence of osmotic adjustment in barley in contrast to broad bean.

Four days after rewatering the stressed plants did not fully recover. The growth rate in the stress treatment was lower than in control plants. Glucose and fructose concentrations did not decrease to the level in control plants during the same period.

Key words : *Osmotic adjustment, Water stress, Growth, Barley, Broad bean.*

المقدمـــة :

تستجيب بعض النباتات لظروف الإجهاد المائي بخفض جهدها الأسموزي (التعديل الأسموزي) (Hanson & Hitz, 82). (Hsiao et al, 76) (Turner &Jones, 80) إن جل الأبحاث التي اهتمت بالتعديل الأسموزي كانت ترمي أساسا للوصول إلى الحفاظ على المستوى العادي للمحصول في ظروف الإجهاد المائي ، أوالتقليل من تأثير نقص الماء على النمو و المحصول النهائي للنبات. ولقد لاحظ (Morgan,84) أن المردود كان عاليا في الأصناف التي يمكنها القيام بعملية التعديل الأسموزي بسبب نقص الماء.

الكثير من التقارير العلمية التي أظهرت زيادة في تركيز الكثير من أنواع المواد الذائبة العضوية في أوراق النباتات تحت ظروف الإجهاد المائي تفتقد إلى ربط هذه التغيرات بالمحافظةعلى نموالنبات ، أو التقليل منه خلال فترة نقص الماء و كذلك معرفة عملية تدارك النقص في النمو بعد عودة إعادة السقي.

إن أدوار التعديل الأسموزي قد تكون متعددة حسب إقتراحات الباحثين ، فقد تظهر من خلال المحافظة على حياة النبات خاصة في ظروف الإجهاد الشديدة أو إستمرار نموه . وعلى الرغم من إشارة بعض الباحثين إلى وجود علاقة بين التعديل الأسموزي والنمو في أصناف القمح المزروعة في المحاليل الغذائية. (Morgan, 92); (Blum et al, 83)، فإن هذه العلاقة تحتاج إلى إثبات أكثر من الناحية التجريبية بإستعمال طرق تجريبية أخرى (Munns,88).

نظرا للأهمية التي تعزى للمواد العضوية الذائبة في عملية التعديل الأسموزي و في النمو و لملاءمتها لميتابوليزم الخلية و بناءا على ما توضح سابقا فيما يتعلق بمساهمة المواد العضوية في عملية التعديل الأسموزي في الشعير (محديد و كاملي، 98) فإن الدراسة تابعت تغيرات السكريات والأحماض الأمينية خلال مراحل الإجهاد المائي وبعد السقي في نبات الشعير (الذي يمتاز بظاهرة التعديل الأسموزي) مع مقارنة نمو هذا النبات مع نبات الفول الحساس للجفاف والذي لا يبدي أي انخفاض في جهده الأسموزي أثناء الجفاف، أي محاولة إيجاد العلاقة بين التعديل الأسموزي و النمو .

المواد و الطرق :

أجريت التجارب في هذا البحث على نبات الشعير (*Hordeum vulgare*) صنف سعيدة ، ونبات الفول (*Vicia faba*) صنف سيفيليا .

وتمت زراعة النباتات في أصص متوسطة الحجم (15 × 16) سم في تربة متكونة من خليط من التربة الحقلية و الرمل والتورب بنسب متساوية .

وضعت الأصص في بيت بلاستيكي تحت الضوء الطبيعي حيث تراوحت الفترة الضوئية من 11 ساعة إلى 14 ساعة ، ودرجة حرارة بين 18 و 27 درجة نهارا وبين 10 و 18 درجة ليلا . وتم تطبيق الإجهاد بإيقاف السقي بعد 17 يوم من الإنبات ، ونوع الأوراق المحصودة هي آخر ورقة تامة النمو (الورقة الرابعة بالنسبة للشعير و الخامسة في الفول).

وأجريت عملية إستخلاص العصارة النباتية بعد غمر القطع الورقية في الآزوت السائل، وقيس الجهد الأسموزي بجهاز الأزمومتر الذي يعتمد على التجمدية.

أستخلصت السكريات الذائبة بالإيثانول الحار 80% . قدرت السكريات الكلية لونيا بطريقة (Dubois et al ,56) وقدرت السكريات البسيطة منهابواسطة الكروماتوغرافيا الغازية (Holligan & Drew,71).

تم تقدير الجلوكوز لونيا بطريقة جلوكوز أكسيداز (Trinder,69). وقدر النشا بعد تحليله إلى جلوكوز بواسطة إنزيم أميلوغلوكوسيداز (Holligan et al, 74). قدر البرولين لونيا بطريقة:(Bates, 73) و الأحماض الأمينيةالكلية لونيا بطريقة (Rosen, 57).

تم قياس أطوال ومساحة الأوراق خلال فترات الإجهاد المائي المتدرج وكذلك بعد إعادة السقي. إذ تم إيقاف السقي في اليوم 17 من الإنبات (أي في بداية خروج الورقة الرابعة).

لغرض معرفة تغيرات بعض المواد العضوية الأساسية خلال مراحل مختلفة من الإجهاد المائي و بعد عودة السقي تم تعريض النباتات للإجهاد المائي المتدرج من اليوم 14 من إيقاف السقي حتى اليوم 18 حيث أعيد سقي النباتات و أخذت العينات خلال الأيام 20 و 22 لدراستها . وبالموازاة مع ذلك تم حساب المحتوى النسبي للماء.

و أخذت العينات في كل يومين إبتداء من اليوم 14 من إيقاف السقي حتى اليوم 18 أين انخفض محتوى الماء في نبات الشعير إلى 73,5% مع ظهور علامات الذبول واصفرار الأوراق الأولى (المسنة). وبعد هذه المرحلة (اليوم18) تم إعادة سقي النباتات المعاملة وتم أخذ العينات خلال الأيام 20 و 22 وذلك لمعرفة تغيرات المواد العضوية الذائبة خلال فترة إعادة السقي .

وبالموازاة مع تقدير تركيز المواد العضوية الذائبة تم تحديد الحالة المائية للنباتات من خلال قياس المحتوى النسبي للماء (RWC) لديها .

النتائج و المناقشة :

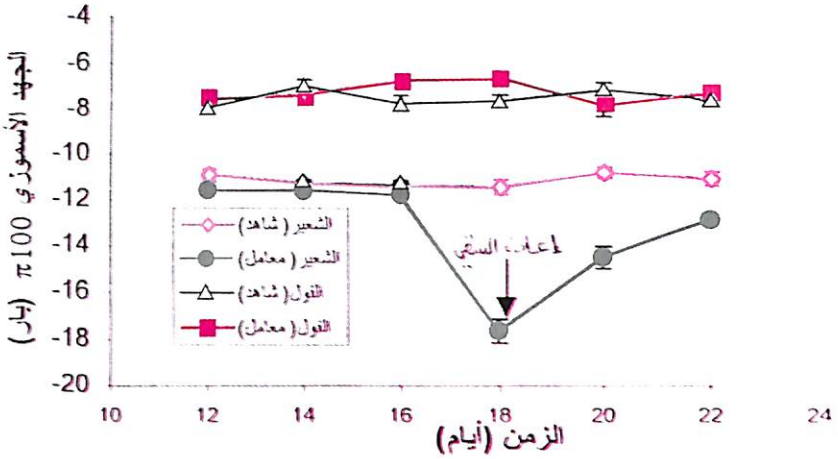
تغيرات المواد العضوية المساهمة في التعديل الأسموزي في الشعير :

لتشخيص المواد العضوية المتراكمة ، و المساهمة في إنخفاض الجهد الأسموزي أثناء الجفاف في الشعير (شكل1) والمتسببة في إحتفاظ الماء من طرف النبات (شكل2) و بناء على ما توضح سابقا عن نسب مساهمة المواد العضوية في التعديل الأسموزي في الشعير (محديد و كاملي، 98) تم في هذا البحث التركيز على دراسة تغيرات المواد العضوية أثناء مراحل الإجهاد المائي في نبات الشعير .

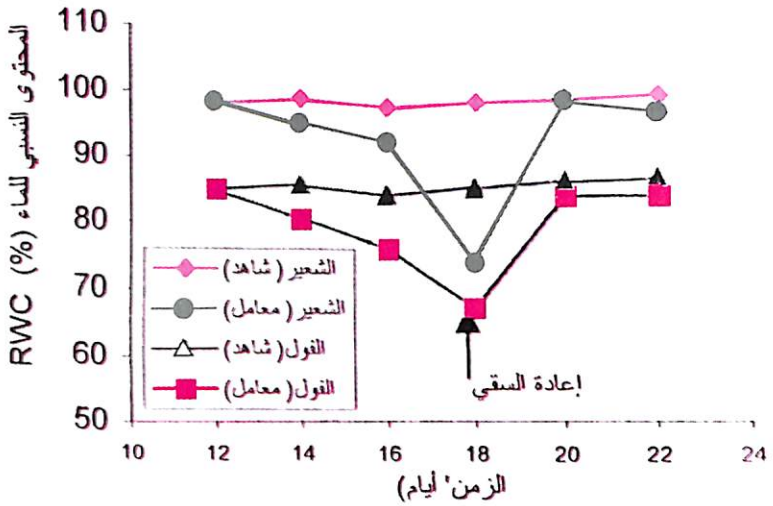
فلقد لوحظ تراكم للسكريات الكلية خلال اليومين الأخيرين من الإجهاد المائي (اليوم 16 و 18) ، حيث بلغ 3 أضعاف تركيزها في النباتات الشاهدة وانخفض التركيز بعد إعادة السقي (شكل 3) .

ويلاحظ كذلك أن الجلوكوز و الفركتوز يعتبران أهم السكريات المتراكمة ،حيث تضاعف تركيز الجلوكوز بحوالي 7 مرات (شكل 4) وبعد إعادة السقي عاد تركيزه إلى نفس تركيزالنبات الشاهد، وازداد تركيز الفركتوز بحوالي 4 مرات (شكل 5)، إبتداء من اليوم 16 واستمرت إلى اليوم 18 بينما بقي تركيز الفركتوز في النباتات المعاملة أعلى من الشاهدة في اليوم 22 أي 4 أيام من عودة السقي .

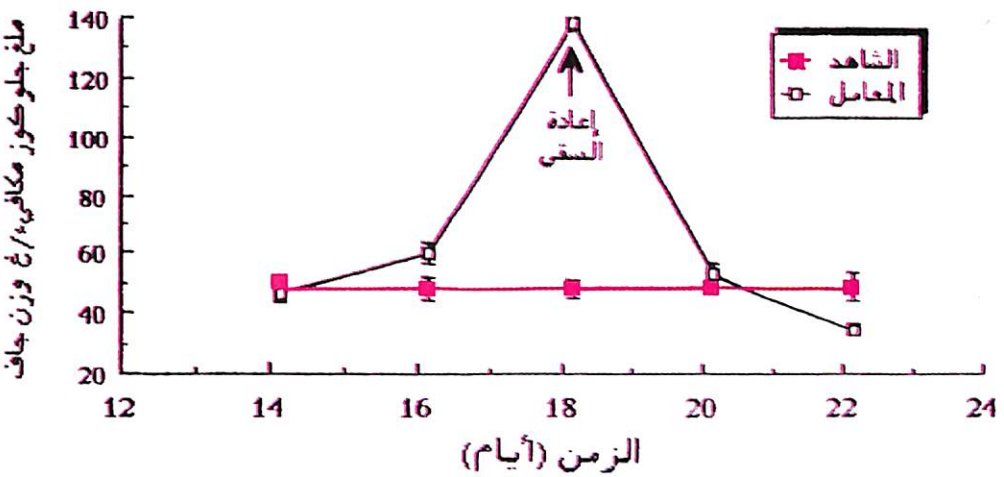
وبينت تغيرات السكروز زيادة في تركيزه بمقدار 3 أضعاف ، حيث بلغ مستواه في اليوم 18 بنحو 84,42 ميكرومول/غ وزن جاف (الشكل 6). ومن هنا يتبين أفضلية تراكم الجلوكوز والفركتوز مقارنة بالسكروز مع تغيرالحالة المائية للنبات . أي أن هناك تناسب أكثر بين درجة تراكم الجلوكوز و الفركتوز و حدة الإجهاد المائي مقارنة بالسكروز . كما أن حساسية الجلوكوز و الفركتوز في الإستجابة للإجهاد المائي كانت أكثر من السكروز.



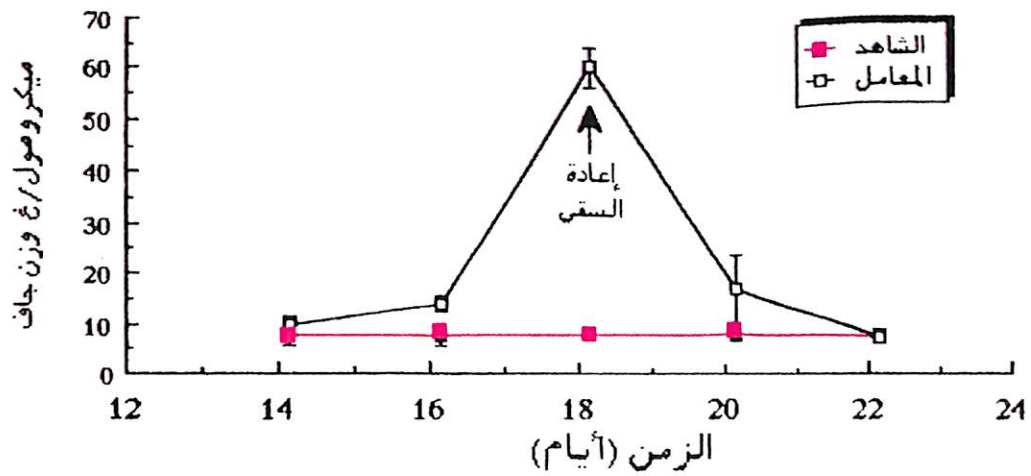
شكل 1 : الجهد الأسموزي لكل من الشعير و الفول



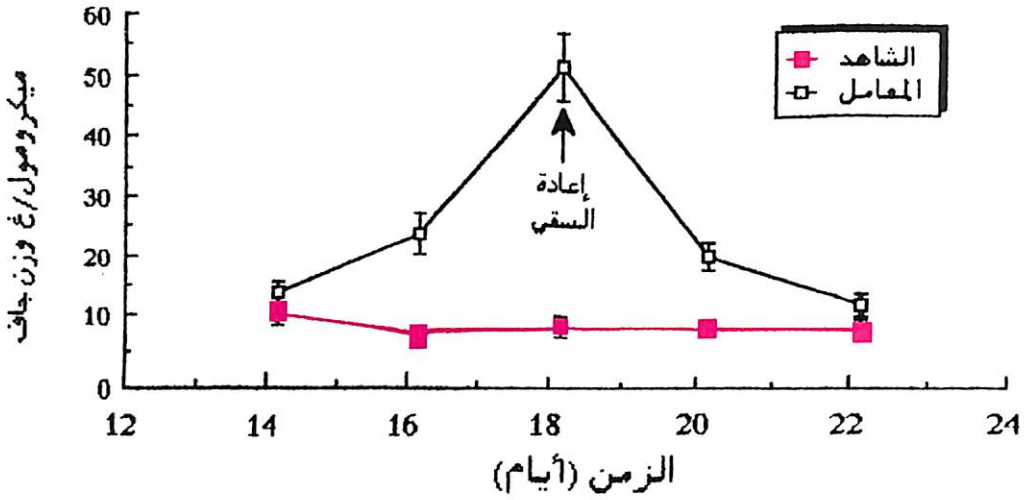
شكل 2: المحتوى النسبي للماء في أوراق الشعير والفول



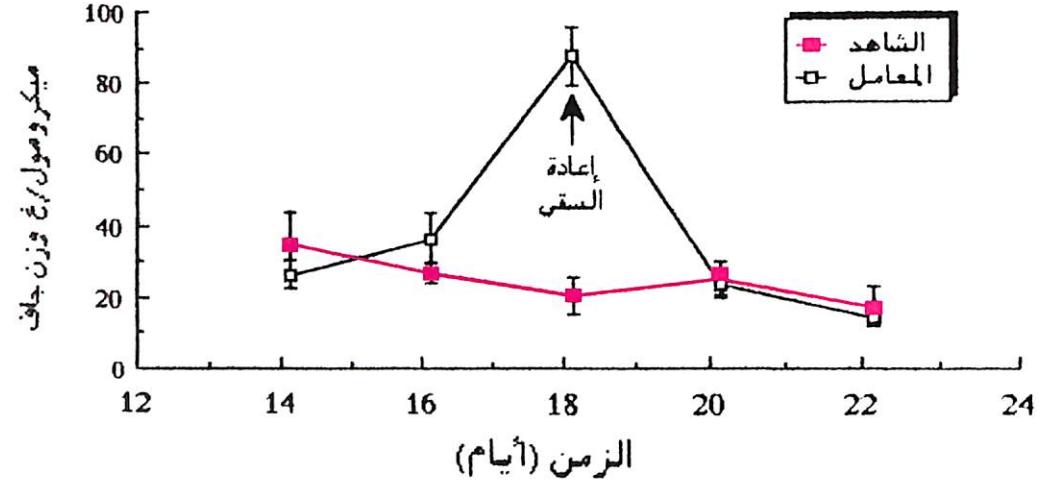
شكل3 : تغير تركيز السكريات الذائبة الكلية في أوراق نباتات الشعير الشاهدة والمعاملة بالإجهاد المائي (كل نقطة تمثل معدل 4 مكررات ± الخطأ القياسي)



شكل 4 : تغير تركيز الجلوكوز في أوراق نباتات الشعير الشاهدة والمعاملة بالإجهاد المائي (كل نقطة تمثل معدل 4 مكررات ± الخطأ القياسي)



شكل 5 : تغير تركيز الفركتوز في أوراق نباتات الشعير الشاهدة والمعاملة بالإجهاد المائي (كل نقطة تمثل معدل 4 مكررات ± الخطأ القياسي)



شكل 6 : تغير تركيز السكروز في أوراق نباتات الشعير الشاهدة والمعاملة بالإجهاد المائي (كل نقطة تمثل معدل 4 مكررات ± الخطأ القياسي)

التقارير المنشورة سابقا حول درجة ونوع السكريات المتراكمة أثناء الإجهاد المائي أشارت إلى وجود علاقة بين تراكم الجلوكوز ودرجة الإجهاد المائي، حيث لوحظت في نبات القطن (Ackerson,81) وفي القمح صنف محمد بن بشير (Kameli & Losel, 93) .وقد يعود تراكم هذه السكريات إلى إستمرار عملية التركيب الضوئي التي أبقت التموين بهذه السكريات من جهة، مثلما لاحظ ذلك (Acevido et al, 79) في نبات الذرة البيضاء و أشار (Epharth & Hesketh, 91) أن معدل التركيب الضوئي لم ينخفض بنفس معدل إنخفاض النمو في الذرة . ومن جهة أخرى نقص النمو وتأثره في الأيام الأخيرة من الإجهاد المائي .

وبعد إعادة السقي فإن تراكيز السكريات (خصوصا الجلوكوز و الفركتوز) لم تماثل نظيراتها في النباتات الشاهدة إلى غاية اليوم الرابع من عودة السقي .

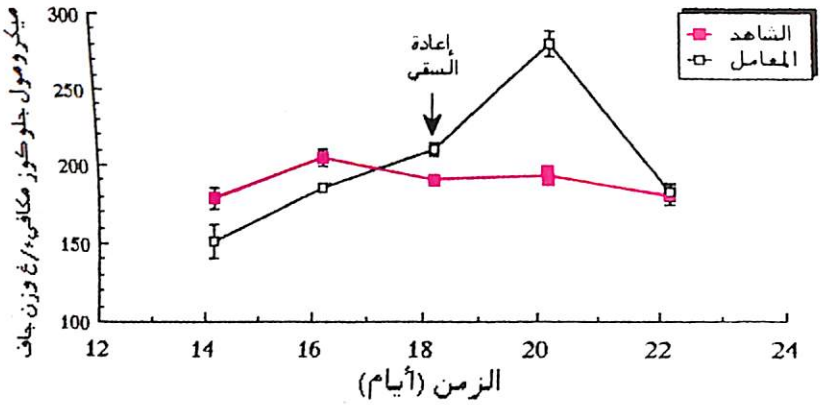
أما بالنسبة للنشا فقد حدث إرتفاع طفيف في تركيزه في النباتات المعاملة بعد عودة السقي بيومين (اليوم 20) و أصبح تركيزه مساويا للنباتات الشاهدة في نهاية التجربة (شكل 7). و قد يعود سبب زيادته بعد إعادة سقي النباتات المجهدة إلى تحول الجلوكوز المتراكم أثناء الإجهاد المائي إلى نشاء أكثر من تحوله إلى سكروز بسبب نقص نشاط إنزيم saccharose phosphate synthase . الذي يصنع السكروز إنطلاقا من الجلوكوز المفسفر ، وقد يعود نقص هذا النشاط إلى التثبيط بواسطة الناتج بسبب التراكم الكبير للسكروز كما افترض ذلك (Bensari et al, 90).

زيادة مستوى النشا قد يعود نسبيا كذلك إلى زيادة تصنيعه من السكروز الذي انخفض مستواه بعد إعادة السقي (Akazawa & Okomoto,80).

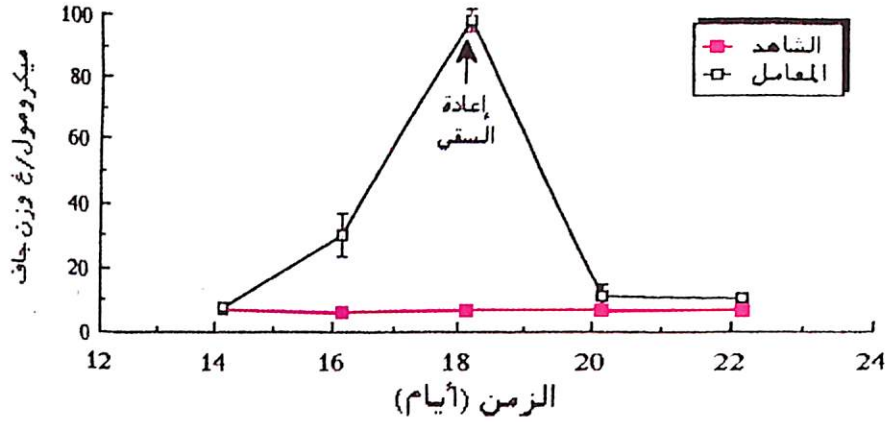
قياسات تركيز البرولين الموضحة في الشكل 8 تبين إرتفاعا كبيرا له في النباتات المعاملة و خاصة في المراحل المتأخرة من الإجهاد المائي،حيث تضاعف تركيزه بحوالي 20 مرة خلال اليوم18. وانخفض تركيزه بصورة كبيرة بعد إعادة السقي. على عكس البرولين لم تلاحظ فروق معنوية معتبرة في تركيزالأحماض الأمينية الأخرى بين النباتات الشاهدة والمعاملة (شكل9) . فقد أوضحنا سابقا إحتمال تراكمه كمؤشر لدرجة الإجهاد المائي (محديد و كاملي،98) نفس الإستنتاج قد سجل سابقا من طرف (Ibarra–caballero et al,88) حيث لاحظوا وجود علاقة طردية بين تركيز البرولين ودرجة الإجهاد المائي (الجهد المائي للنبات) ، أفضل من كون تراكمه له علاقة بمقاومة الجفاف (Hanson et al, 79) (Tully et al ,79) بينما يرى البعض الآخرمن الباحثين وجود علاقة بين تراكم البرولين و مقاومة الجفاف (Karamanos et al, 83) (Singh et al, 72).

كما لوحظ إنخفاض كبير و سريع للبرولين بعد إعادة السقي ، نفترض إستعماله في النمو أو في تصنيع البروتين أو مركبات آزوتية أخرى.

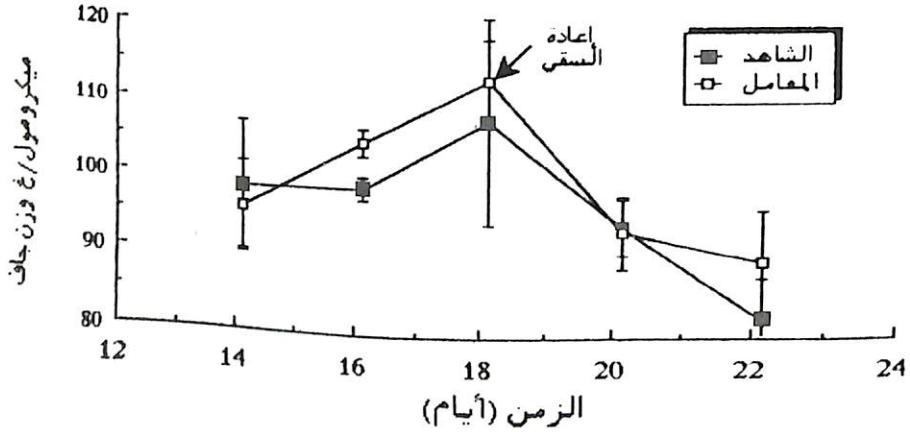
لقد تمت دراسة أسباب تراكم البرولين من طرف العديد من الباحثين ، وأرجع بعضهم ذلك إلى إمكانية تثبيط تصنيع البروتين (Dhindsa & Cleland, 75) أو زيادة تحلله (Roy–macauley et al, 92) أو إلى نقص نقله إلى باقي النبات (Tully et al; 79) و زيادة صنيعه من الجلوتامات (Stewart, 78) .



شكل 7 : تغير تركيز النشا في أوراق نباتات الشعير الشاهدة والمعاملة بالإجهاد المائي (كل نقطة تمثل معدل 4 مكررات ± الخطأ القياسي)



شكل 8 : تغير تركيز البرولين في أوراق نباتات الشعير الشاهدة والمعاملة بالإجهاد المائي (كل نقطة تمثل معدل 4 مكررات ± الخطأ القياسي)



شكل 9 : تغير تركيز الأحماض الأمينية من غير البرولين في أوراق نباتات الشعير الشاهدة والمعاملة بالإجهاد المائي (كل نقطة تمثل معدل 4 مكررات ± الخطأ القياسي)

العلاقة بين التعديل الأسموزي و النمو :

تبين النتائج المتحصل عليها من قياس مجموع أطوال أوراق الشعير التغيرات التي طرأت على نمو الأوراق في النباتات المعرضة للإجهاد المائي. حيث يظهر الشكل 10–أ إنخفاض نمو أوراق النباتات المعاملة للشعير وذلك إبتداء من اليوم التاسع من وقف السقي ، ويظهر الفرق في مجموع أطوال الأوراق بين النباتات الشاهدة و المعاملة، وكذلك في معدلات نمو مجموع الأوراق في النباتات الشاهدة والمعاملة(شكل10– ب) . إذ يلاحظ إنخفاض معدل النمو الورقي في النبات المعامل إبتداء من اليوم 9 من إيقاف السقي .أما في نبات الفول فقد بدأ الإنخفاض في نمو أوراق النباتات المعاملة بوضوح إبتداء من اليوم الثامن (شكل 11–أ) . ويظهر هذا الإنخفاض من خلال مقارنة معدل نمو الأوراق الكلية إبتداء من اليوم الثامن (شكل 11– ب) .

وبمقارنة نسبة انخفاض النمو بسبب الإجهاد المائي في كل من الشعير و الفول (شكل 12) يتبين لنا أن نسبة إنخفاض النمو كانت أكبر في الفول خاصة بعد اليوم الثامن ، و توقف كليا في اليوم 14 . بينما استمر نمو أوراق الشعير بفترة أطول أي بـ 4 أيام .

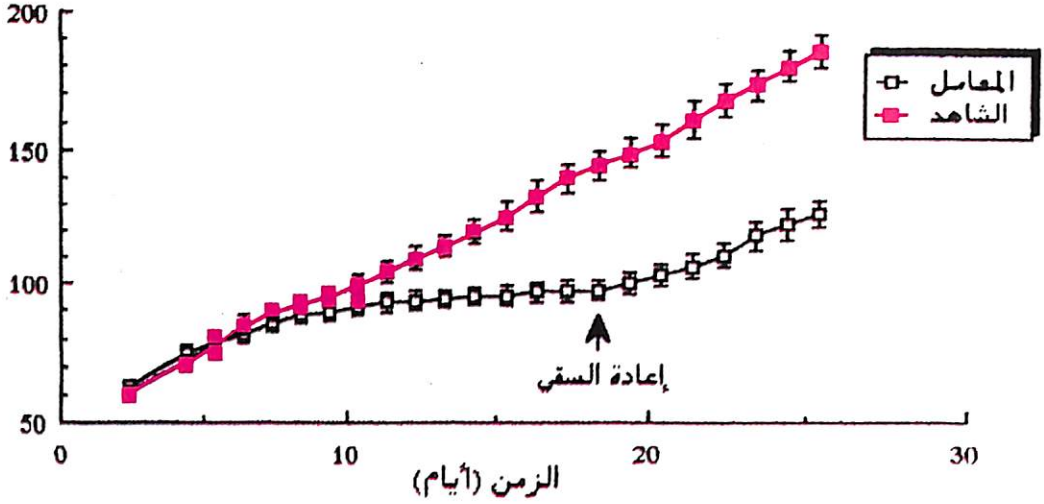
يلاحظ أولا أن نمو مجموع الأوراق قد تباطأ ، ويظهر ذلك في زيادة نموها ، أي أن نمو الورقة يكتمل في مدة محددة تتغير حسب ظروف الوسط الذي يعيش فيه النبات ، بحيث تشير زيادة المدة أو نقصها إلى التباطئ أو السرعة في النمو . لكن ما يمكن ملاحظته أن النمو الورقي في نبات الشعير رغم تباطئه قد بقي مستمرا في فترات الإجهاد المائي وهذا الإستمرار في النمو كان مصحوبا بالمحافظة على محتوى مائي أكبر مما يشير إلى إمكانية المحافظة على ضغط الإنتفاخ في الشعير بمستوى أعلى مما في الفول. وبالرغم من عدم توفر الإمكانيات التي تساعدنا من قياس ضغط الإنتفاخ ، فإن قياس المحتوى النسبي للماء يكون مؤشرا للحالة المائية للنبات و مستوى ضغط الإنتفاخ ، حيث لوحظ ملازمة إنخفاض نموالأوراق مع إنخفاض المحتوى النسبي للماء . كما أن استمرار النموكان مصحوبا بالحفاظ على محتوى مائي أكبر(المحتوى النسبي العالي للماء) مما يشير إلى إمكانية المحافظة على ضغط الإنتفاخ بمستوى أعلى، و دليل ذلك المحتوى المائي للنبات ومقدار التعديل الأسموزي . إذ يعتبر ضغط الإنتفاخ القوة الدافعة للنمو والتمدد الورقي (Matthews et al, 84)، (Kutschera & Kohler).

ولقد لاحظ (Blum, 89) وجود علاقة عكسية بين مقدار التعديل الأسموزي والنسبة المئوية لإنخفاض النمو في أصناف الشعير ، أي أن الأصناف ذات التعديل الأسموزي المرتفع كان فيها إنخفاض النمو بشكل أقل .

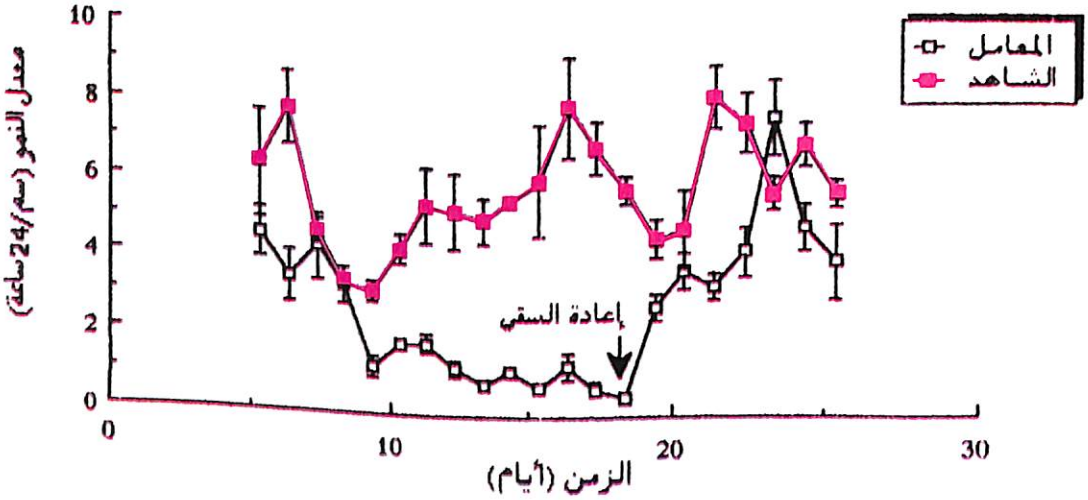
و أشارت بعض البحوث إلى دور التعديل الأسموزي في التقليل من حساسية النمو للإجهاد المائي مما يسمح بإستمرار النمو ولو بمعدلات أقل (Cutler et al, 80).

إن تراكم المواد العضوية الذائبة تحت ظروف الإجهاد المائي قد تكون على حساب النمو، لأن المواد الذائبة المتراكمة لم تستعمل بكفاءة في النمو خاصة في الأيام الأخيرة من الإجهاد المائي .

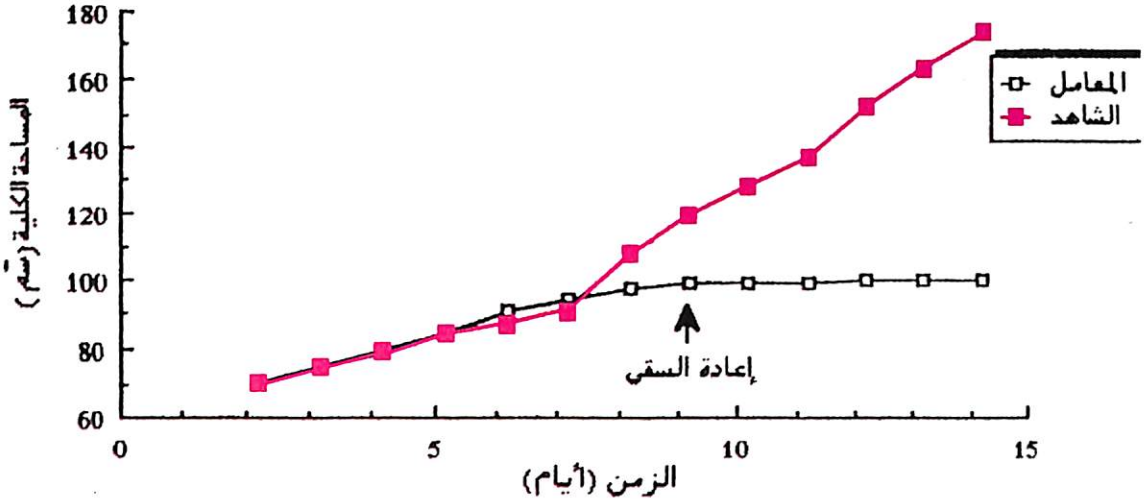
وبعد إعادة السقي لوحظ تدارك للنمو لكن بمعدل (40-60 %) مقارنة بالنباتات الشاهدة في الأيام الأربعة الأولى التي تلت إعادة السقي ، وفي اليوم الخامس أصبح معدل نمو الأوراق مماثلا لمعدل نمو الأوراق الشاهدة ، و يعود ذلك احتمالا إلى عودة الإنتفاخ بعد عودة السقي . وسبب هذا التأثر (بطؤ عودة النمو بالشكل العادي) إلى تأثر عوامل نقل المواد الذائبة المتراكمة أثناء الإجهاد المائي إلى المناطق النامية أو تأثر آليات إستعمالها.



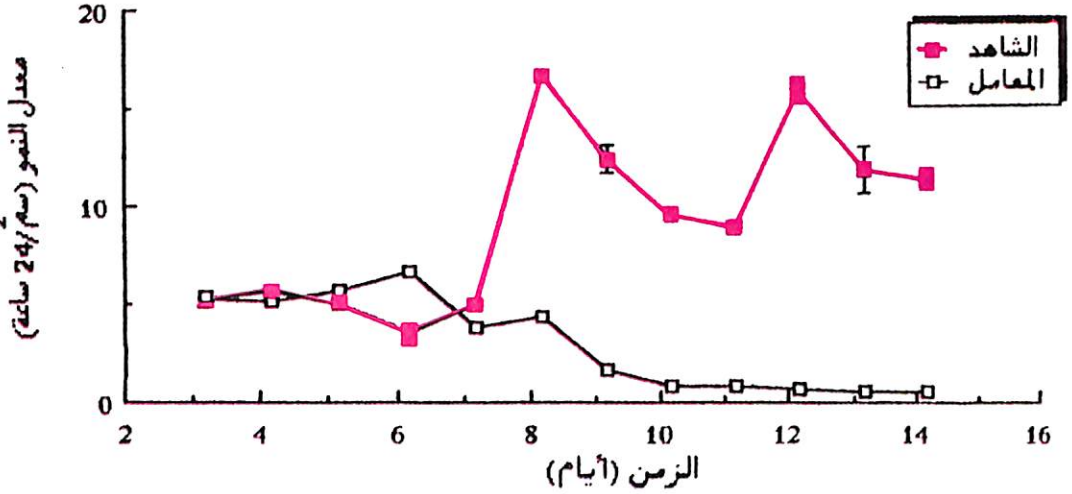
شكل 10 أ : أطوال مجموع الأوراق في نباتات الشعير الشاهدة والمعاملة بالإجهاد المائي.
(معدل 5 مكررات ± الخطأ القياسي).



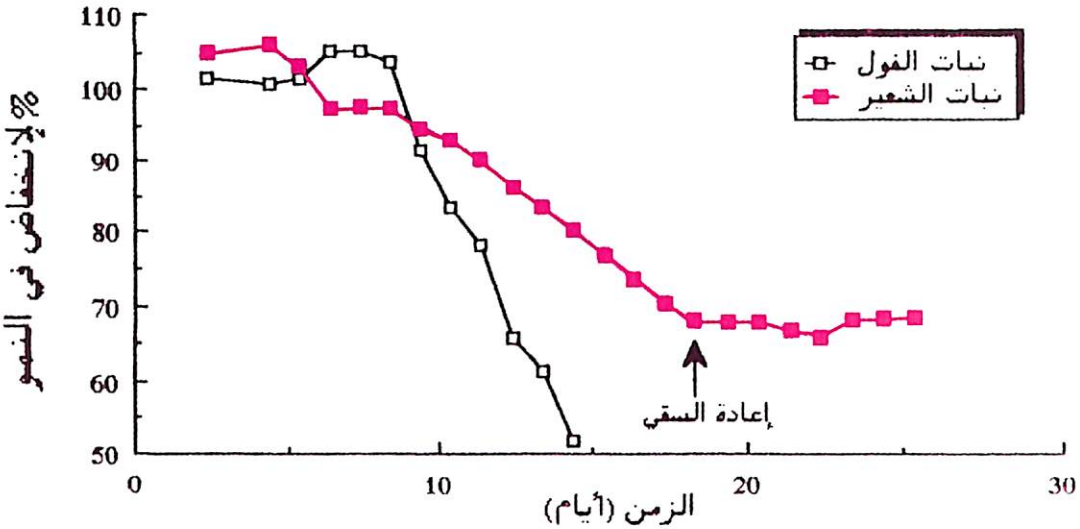
شكل 10 ب : معدل النمو لمجموع الأوراق في نباتات الشعير الشاهدة والمعاملة بالإجهاد المائي
(معدل 5 مكررات ± الخطأ القياسي).



شكل 11 أ : مساحات مجموع الأوراق في نباتات الفول الشاهدة والمعاملة بالإجهاد المائي (معدل 4 مكررات ± الخطأ القياسي).



شكل 11 ب : معدل النمو لمجموع مساحة الأوراق في نباتات الشعير الشاهدة والمعاملة بالإجهاد المائي (معدل 5 مكررات ± الخطأ القياسي).



شكل 12 : النسبة المئوية للإنخفاض في النمو في النباتات المعاملة بالإجهاد المائي مقارنة بالنباتات الشاهدة .

الخلاصة :

سمحت النتائج المتحصل عليها من تبيان أهمية التعديل الأسموزي في النمو ، حيث أن النمو الورقي كان أقل تأثرا في نبات الشعير ، إذ استمر خلال مراحل الإجهاد المائي الحادة و لو بوثيرة بطيئة ، بينما كان أقل استمرارا في الفول . كما أن النسبة المئوية لإنخفاض النمو كانت أقلا في نبات الشعير . وتراكم المواد الذائبة قد يكون على حساب النمو الذي تأثر خلال الإجهاد المائي .

وبعد إعادة سقي النباتات المجهدة ، فإن تدارك النمو وانخفاض تراكيز المواد الذائبة كانا بطيئين بنفس تدارك الجهد الأسموزي. وقد يعود ذلك إحتمالا إلى تأثر إحدى العوامل المحددة للنمو (المؤثرة والمساهمة في النمو) بدرجة الإجهاد المائي.

المراجـع :

محديد م.، كاملي، ع. (1998) دراسة مقارنة لظاهرة التعديل الاسموزي في نباتات الشعير و الفول تحت ظروف الإجهاد المائي (الجفاف). مجلة البحث الزراعي Recherche Agronomique (INRA) .2 ; 80-67.

Acevedo, E., Fererres, E., Hsiao, T.C. and Henderson, D.W (1979). Diurnal growth trends, water potential, and Osmotic adjustment of maize and sotghum. Plant Physiol. 64, 476-480.

Ackerson, R.C. (1981). Osmoregulation in cotton plant in reponse to water stress. II - Leaf carbohydrate status in relation to osmotic adjustment. Plant Physiol. 67, 489-493.

Akazawa, T. and Okamoto, K. (1980). Bio-synthesis and metabolism of sucrose. In : (The biochemistry of plants : a comprehensive treatise) (P.K. Stumpf and E.E. Conn, eds.) Vol. 3, PP. 199-218. Academic Press, New York.

Bates, L.S. (1973). Rapid determination of free proline for water stress studies. Plant and soil. 39, 205-207.

Bensari, M., Calmes, J. et Viala G. (1990). Repartition du carbon fixe par la photosynthese entre l'amidon et le saccharose dans la feuille de soja. Influence d'un déficit hydrique. Plant Physiol. Biochem. 28. 113-121.

Blum, A., Mayer, J. and Gozlan, G. (1983). Associations between plant production and some physiological components of drought resistance in wheat. Plant Cell and Environment. 6, 219-225.

Blum, A. (1989). Osmoregulation and growth of barley genotypes under drought stress. Crop Sci. 29, 230-233.

Cutler, J.M., Shahan, K.W. and Steponkus, P.L. (1980). Influence of water deficits and osmotic adjustment on leaf elongation in rice. Crop Sci. 20, 314-318.

Dhindsa, R.S. and Cleland, R.E. (1975). Water stress and protein synthesis. I - Differential inhibition of protein synthesis. Plant Physiol. 55, 778-781.

Dubois, M., Gilles, K.A., Hamilton, J.K., Rebers, P.A. and Smith, F. (1956). Colorometric method for determination of sugers and related substances. Anal. Chem. 28, 350-356.

Eprath, J.E. and Hesketh, J.D. (1991). The effect of droughr stress on leaf Elongation, photosynthetic ans transpiration rates in maize (Zea mais) leaves. Photosynthetica 25, 607-619.

Karamaos A., Drossopoulos, G.B. and Niavis, C.A. (1983). Free proline accumulation during development of two wheat cultivars with water stress. J. Agri. Sci. 100, 429439.

Kutschera, U. and Kohler, K. (1994). Cell elongation, Turgor and osmotic pressure in developing sunflower hypocotyls. J. Exp.Bot.45, 591595.

Holligan, P.M., McGee, E.E.M. and Lewis D.H. (1974). Quantitative determination of strach and glycogen and their metabolism in leaves of tussaloge ferfera during infection by Puccina poarum. New Phytol. 73, 873-879.

Hsia, T.C., Acevio, E. Ferreres, E. and henderson, D.W. (1976). Water stress growth and osmotic adjustment. Philos. Trans. R. Soc. London. 272, 479-500.

Ibarra-Caballero, J., Villanueva-Verdusco, C., Molina-Calan, J. and Sanchez-de-Jimenez, E. (1988). Proline accumulation as a symptom of drought stress in maize : A tissus dfferentiation requirement. J. Exp. Bot. 39, 129-135.

Kameli, A. and Losel, D.M. (1993). Carbohydrates and mater status in wheat plants under water stress. NEw Phytol. 125, 609-614.

Stewart, C.R. (1978). Role of carbohydrates in proline accumulation in wilted barley leaves. Plant Physiol. 61, 775-778.

Trinder, P. (1969). In : Ann. Clin. Biochem. 6, 24.

Tully, R.E., hanson, A.D. and Nelson C.E. (1979). Proline accumulation in water-stressed barley leaves in relation to translocation and nitrogen budget. Plant Physiol. 63, 518-523.

Turner, N.C and Jones, M.M (1980). Turgor maintenance by osmotic adjustment : a review and evaluation. In : Adaptation of plants to water and high temperature stress. (N.C. Turner and P.J. Kramer, cds), PP. 87-103. John Wiley & Sons, London.

Matthews, M.A., Volkenburgh, E. and Boyer, J.S. (1984). Acclimation of leaf growth to low water potentials in sunflower, Plant Cell and Environment 7, 199-206.

Morgan, J.M. (1984). Osmorgulation and water stress in higher plants. Ann.Rev.Plant physiol.35,229-319.

Morgan, J.M. (1992). Osmotic components and properties associated with genotypic differences in osmoregulation in wheat. Aust.J. Plant Physiol. 19, 67-76.

Munns, R. (1988). Why measure osmotic adustment ? Aust.J. Plant Physiol. 14. 717-726.

Rosen, H. (1957). A modified ninhydrin coloremetric analysis for amino acids. Arch. Biochem, Biophys. 67, 10-15.

Roy-Macauley, H., Zuily-Fodil, Y., Kidric, M., Thi, A.T.P. and Dasilca, J.V. (1992). Effect od drought stress on proteolytic activities in plaseolus and vigna leaves from sensitive and resistant plants. Plant Physiol. 85, 90-96.

Singh, T.N., Aspinall, D. and Paleg, L.G (1992). Proline accumulution and varietal adaptability to drought in barley, a potential metabolic measure of drought resistance. Nature New Biol. 236, 188-189.

Hanson, A.D., Nelson, C.E., Pederson, A.R. and Everson, E.H. (1979). Capacity for proline accumulation during water stress in barley and its implications for breeding for drought resistance. Crop Sci, 19, 489-493.

Hanson, A.D. and Hitz, W.D. (1982). Metabolic responses of mesophytes to plant water deficits. Ann. Rev. Plant Physiol. 33, 163-203.

Holligan, P.M. and Dreaw, E.A. (1971). Routine analysis by Gas-liquid chromatography of soluble carbohydrates in extracts of plant. II - Quantitative analysis of standard carbohydrates and polyols from a variety of plant tissues. New Phytol. 70. 271-279.