

УДК 581.1.02.032:633.11

## МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ МОЛОДЫХ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ НА ЗАТОПЛЕНИЕ КОРНЕЙ

Т. В. КАРНАУХОВА, Н. Н. ТРЕТЬЯКОВ, Н. Н. ФАТТАХОВА,  
М. С. СИНЯВИН

(Кафедра физиологии растений)

Исследовали морфофизиологическое состояние молодых растений 13 сортов озимой и яровой пшеницы, выращенных в вегетационных опытах зимой и весной 1992 г. При действии на них 2-недельного корневого затопления общие реакции на переувлажнение корнеобитаемой среды выразились в усиленном росте корней в длину, повышении их оводненности, снижении сухой массы корней и надземной части, снижении водоудерживающей способности целого растения и уменьшении суммарного содержания ионов в узлах кущения.

Неблагоприятные абиотические и биотические факторы усугубили действие кислородного стресса. Способность переносить переувлажнение в какой-то степени определяется генотипическими особенностями сортов. Наиболее надежными критериями устойчивости к корневой гипоксии можно считать содержание ионов в узлах кущения и сухого вещества в корнях.

Проблема устойчивости к неблагоприятным факторам среды давно волнует физиологов растений и практиков сельского хозяйства. Однако вскрытие механизмов и закономерностей проявления этого свойства осложняется многообразием повреждающих агентов, окружающих растения в природе. Среди них переувлажнение почвы встречается достаточно часто, не только как следствие естественных климатических и погодных условий, но и результат погрешностей в агротехнике. Нельзя сказать, что действие этого фактора

изучено так же хорошо, как, например, мороза, засухи, засоления. Тем не менее накоплен достаточно большой материал, свидетельствующий о том, что растения сильно страдают от недостатка кислорода [3, 4] и это серьезно сказывается на их продуктивности [2]. Действие частичного или полного затопления изменяет морфологию, анатомию, физиологию и биохимию растительного организма.

Немало попыток сделано для выявления у растений признаков адаптационного характера. Например, уста-

новлено, что в переувлажненных условиях корневая система активно растет в поверхностном слое; в тканях появляется аэренхима — особые воздухоносные полости [5]; видоизменяются уровень и качество дыхания [7]; затормаживаются требующие энергии активные процессы [8].

Одной из важных задач является разработка способов диагностики устойчивости растений к затоплению. Отбор растений с наиболее выраженной способностью противостоять переувлажнению необходим прежде всего для селекционной работы. Кроме того, оценка устойчивости сортов к переувлажнению может помочь в их районировании и разработке правильной агротехники. Методы оценки, безусловно, должны быть надежны, просты и быстро выполняемыми, что сделает их применение более выгодным по сравнению с прямым учетом выживших растений.

Наиболее привлекательно проведение ранней диагностики молодых рас-

тений, так как выращивание их занимает немного времени.

Ранее мы предложили способ оценки устойчивости зерновых культур к вымоканию, критерием которой служат различия в суммарном содержании ионов в узлах кушения растений, перенесших затопление и находящихся в оптимальных условиях водоснабжения [6].

Одной из задач настоящей работы явилось сопоставление уровня изменений некоторых морфофизиологических показателей молодых растений озимой и яровой пшеницы с ранее предложенным тестом. Такое сравнение позволило бы выделить общие и частные реакции растений на затопление и оценить возможность их применения в диагностике.

### Методика

Для решения этих вопросов было проведено 2 вегетационных опыта — зимний (декабрь 1991 г.) и весенний

Таблица 1

Сорта, использованные в опытах

Сорт пшеницы	Происхождение	Источник семян	Зимний опыт (1-й)	Весенний опыт (2-й)
<b>Озимые:</b>				
Альбидум 114	Кинельская ГС	ВИР	+	—
Норстар	Канада	То же	+	+
Питикул	Молдова	»	+	—
Мироновская 808	Мироновский НИИ селекции	»	+	—
Березина	Белорусский НИИ земледелия	»	—	+
Кинельская 7	Кинельская ГС	»	—	+
<b>Яровые:</b>				
Альбидум 28	Кинельская ГС	НПО «Элита Поволжья»	+	—
Кутулукская	Кинельская ГС	То же	+	+
Саратовская 46	НИИСХ Юго-Востока	»	+	—
Белорусская 80	Белорусский НИИ земледелия	»	+	+
Саратовская 29	НИИСХ Юго-Востока	»	+	+
Вега	Алтайский НИИ земледелия	»	+	—
Россиянка	Южноуральский НИИ земледелия	»	+	—

(апрель-май 1992 г.). Растения выращивали на полной питательной смеси Кнопа в песчаной культуре в сосудах на 2 кг песка (по 10 растений на сосуд). Питательную смесь вносили в 2 приема. Искусственное освещение создавалось лампами ДРЛФ (12 тыс. лк, 16 ч.) Температура выращивания 20—22°C. До 3-недельного возраста (начало кущения) во всех сосудах поддерживалась влажность на уровне 70% НВ. Далее сосуды опытного варианта заливали отстоянной водопроводной водой до 2 см над уровнем субстрата и поддерживали затопление в течение 2 нед. Все это время в контроле увлажнение песка было оптимальным.

Опыты проводили с озимой и яровой пшеницей 13 сортов (табл. 1). Их подбор был определен запросами ВИР им. Н. И. Вавилова и НПО «Элита Поволжья».

Физиологическое состояние растений оценивали по росту надземной части и корневой системы, накопле-

нию в них сухого вещества. показателям водообмена: содержанию воды в надземной части и корнях и водоудерживающей способности целого растения, которую определяли методом завядания [1]. Использовали также оригинальный метод учета суммарного содержания ионов в узлах кущения по электропроводности экстракта из быстро убитых кипящей бидистиллированной водой тканей [6]. Электропроводность определяли на кондуктометре 371 (Польша).

Сразу же после 2-недельного затопления производили учет указанных показателей в контрольном и опытных вариантах. Повторность — 5—10-кратная.

## Результаты

Остановимся вначале на общих для подавляющего большинства растений реакциях на затопление.

Рост надземной части под влиянием

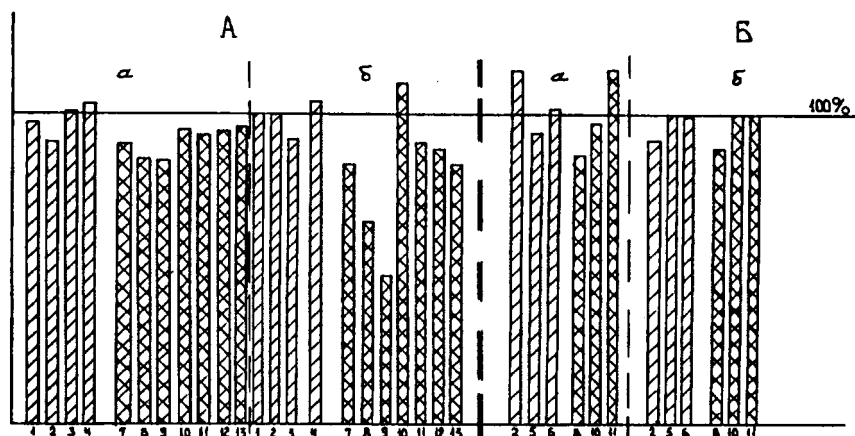


Рис. 1. Высота (а) и сухая масса (б) надземной части опытных растений (% к соответствующим значениям контрольных) в зимнем (А) и весеннем (Б) опытах. 1-6 - озимые сорта; 7-13 - яровые (см. названия сортов в табл. 1).

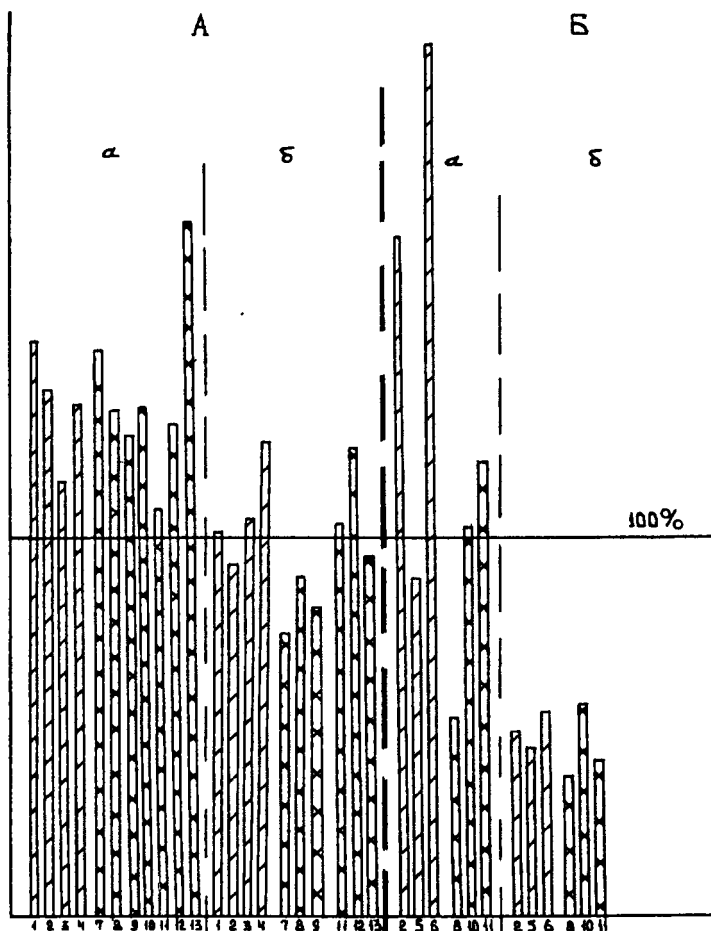


Рис. 2. Длина (а) и сухая масса (б) корней опытных растений (% к соответствующим значениям контрольных) в зимнем (А) и весеннем (Б) опытах. Обозначения те же, что на рис. 1.

затопления изменялся значительно меньше, чем корней (рис. 1, 2). Если разница в высоте опытных и контрольных растений в целом по двум опытам не превышала 10%, причем отклонение от контроля было и положительным, и отрицательным, то рост корней почти всегда стимулировался переувлажнением субстрата на 10—80% (рис. 2, а). Однако, несмотря на увеличение дли-

ны корней у опытных растений, часто отмечалось снижение их сухой массы (во 2-м опыте более чем наполовину, рис. 2, б).

Известно, что усиленный рост корней в длину является ответом на недостаток какого-либо жизненно необходимого элемента в окружающей среде: корни как бы стремятся захватить больший ареал в поисках фактора, лимити-

Длина и сухая масса корней на одно растение пшеницы в контрольном (числитель) и опытном (знаменатель) вариантах

Сорт пшеницы	Зимний опыт			Весенний опыт		
	длина, см	сухая масса		длина, см	сухая масса	
		мг	мг/см		мг	мг/см
Озимые:						
Альбидум 114	9,2±1,3	33,0	3,60	—	—	—
	15,0±2,3	34,0	2,27	—	—	—
Норстар	9,3±2,0	40,0	4,30	10,1±2,2	30,0	2,75
	12,9±1,7	39,0	3,02	18,9±4,5	38,0	2,00
Питикул	10,7±1,6	33,0	3,08	—	—	—
	12,4±2,4	35,0	2,82	—	—	—
Мионовская 808	13,0±1,9	40,0	3,08	—	—	—
	17,7±2,2	51,0	2,88	—	—	—
Березина	—	—	—	12,5±2,6	54,0	4,32
	—	—	—	11,2±1,9	36,0	3,21
Кинельская 7	—	—	—	11,2±1,9	42,0	3,75
	—	—	—	26,0±6,2	61,0	2,34
Яровые:						
Альбидум 28	8,0±0,5	39,0	4,87	—	—	—
	12,0±1,0	28,0	2,33	—	—	—
Кутулукская	9,0±1,3	25,0	2,63	27,0±11,2	38,0	1,41
	12,1±1,9	21,0	1,72	14,0±2,5	27,0	1,91
Саратовская 46	9,5±1,2	25,0	2,63	—	—	—
	12,2±1,9	21,0	1,72	—	—	—
Белорусская 80	8,1±1,8	—	—	12,4±3,1	—	—
	11,0±1,4	—	—	12,6±1,2	30,0	2,38
Саратовская 29	9,5±1,2	28,0	2,80	12,1±3,1	48,0	3,76
	10,3±1,6	29,0	2,76	14,6±3,6	52,0	3,56
Вега	6,8±1,4	20,0	2,94	—	—	—
	9,0±1,3	25,0	2,77	—	—	—
Россиянка	8,4±1,3	30,0	3,57	—	—	—
	15,5±3,25	29,0	1,87	—	—	—

рующего их жизнедеятельность. Не составила исключения и реакция корней пшеницы на недостаток кислорода в нашем опыте. Однако, по-видимому, это явление нельзя считать эффективным в адаптации к переувлажнению, так как интенсивный рост в условиях пониженного энергетического статуса приводит к истощению корней без достижения цели — зоны, где кис-

лород находился бы в достатке. Об этом убедительно свидетельствуют данные табл. 2. Недостаток органических веществ в различных по своему значению зонах корня снижает его функциональную активность и, безусловно, сказывается на жизнедеятельности всего растительного организма.

Общие реакции на уровне водообмена состоят в следующем. Двухнедель-

Содержание воды (% к сырой массе) в надземной части и корнях растений пшеницы в контрольном (числитель) и опытном (знаменатель) вариантах

Сорт пшеницы	Зимний опыт		Весенний опыт	
	надземная часть	корни	надземная часть	корни
Озимые:				
Альбидум 114	<u>86,1</u> 88,1	<u>84,5</u> 75,4	—	—
Норстар	<u>89,2</u> 87,3	<u>73,1</u> 86,7	<u>88,0</u> 89,2	<u>67,5</u> 73,9
Питикул	<u>89,3</u> 87,3	<u>73,2</u> 82,3	—	—
Мироновская 808	<u>88,7</u> 89,1	<u>73,2</u> 82,3	—	—
Березина	—	—	<u>89,0</u> 89,2	<u>73,1</u> 88,2
Кинельская 7	—	—	<u>88,1</u> 89,2	<u>63,5</u> 80,0
Яровые:				
Альбидум 28	<u>88,0</u> 88,9	<u>68,2</u> 87,2	—	—
Кутулукская	<u>89,5</u> 89,5	<u>67,1</u> 82,5	<u>89,2</u> 90,1	<u>65,4</u> 87,0
Саратовская 46	<u>89,3</u> 92,4	<u>70,6</u> 83,3	—	—
Белорусская 80	<u>90,7</u> 89,1	—	<u>89,2</u> 89,6	<u>71,0</u> 84,2
Саратовская 29	<u>88,9</u> 88,9	<u>72,6</u> 87,2	<u>89,2</u> 89,0	<u>69,7</u> 87,0
Вега	<u>89,4</u> 88,9	<u>68,2</u> 87,2	—	—
Россиянка	<u>88,8</u> 89,1	<u>74,7</u> 84,7	—	—

ное затопление практически не изменило содержания воды в надземной части растений — различия между опытом и контролем были не более 2% (табл. 3). В то же время содержание воды в корнях, находящихся в переувлажненной почве, сильно возрастало (на 10—15% и более). Это вполне естественно, поскольку вода поступает в корни и удерживается там в значительной степени на основании осмотичес-

ких законов. Поглощение воды из сильно разбавленного почвенного раствора очень облегчается. Вододерживающая способность обеспечивается разнообразными условиями: осмотическими силами, гидрофильными коллоидами цитоплазмы, структурными (анатомическими и морфологическими) особенностями растений. Поэтому, как правило, разные повреждающие агенты снижают вододерживающую способ-

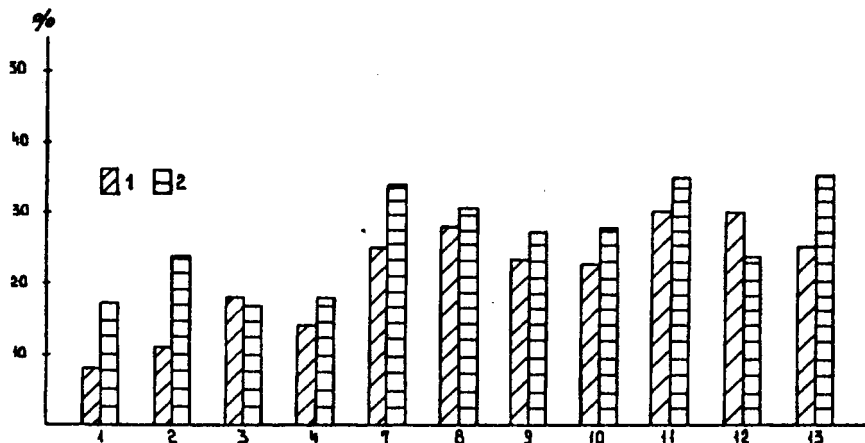


Рис. 3. Потеря воды (% к сырой массе) растениями пшеницы за 3 ч завядания (% к исходной сырой массе в зимнем опыте).

1 - контроль; 2 - опытный вариант. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

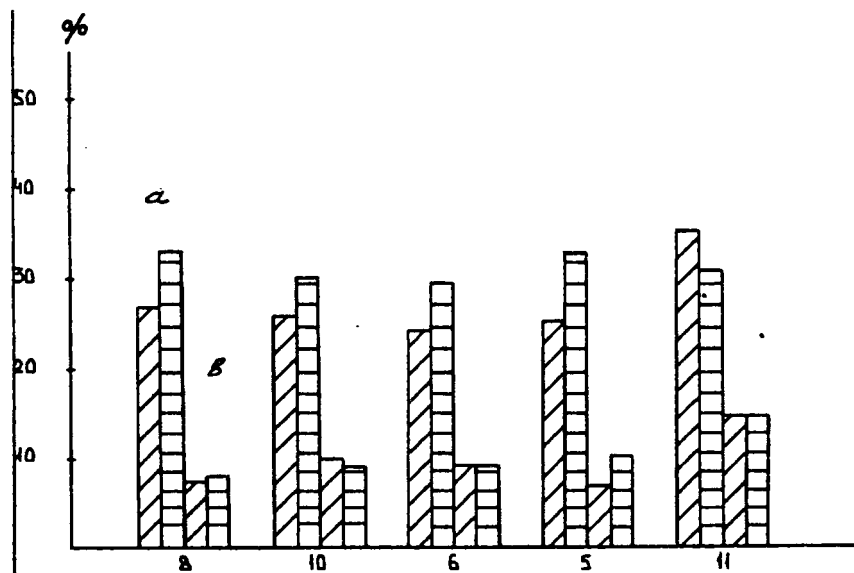


Рис. 4. Потеря воды (% к сырой массе) растениями пшеницы за 2 первых (а) и 2 вторых (б) часа завядания (% к исходной сырой массе в весеннем опыте). Обозначения те же, что на рис. 3.

ность, нарушая те или иные ее компоненты. Таким образом действовала и корневая гипоксия. За крайне редким исключением потеря воды (в % к исходной сырой массе) целыми опытными растениями за 3 ч завядания в условиях лаборатории была выше, чем у контрольных, на 5—10% (рис. 3). Природу повышенной водоотдачи растений, перенесших затопление, в какой-то степени удалось выяснить в весеннем опыте, где потерю воды завядающими растениями определяли через 2 и 4 ч пребывания их на воздухе. Было установлено, что различия в потере воды между опытными и контрольными растениями в основном относились к первым 2 ч, а последующие 2 ч потери воды практически были одинаковыми (рис. 4). Это может означать только одно: существенных различий между

опытными и контрольными растениями в удержании более прочно связанной воды (гидрофильными коллоидами цитоплазмы) нет. Повышенная водоотдача в первые часы скорее всего связана с испарением из сильно насыщенных водой корней.

Содержание ионов в узлах кушения растений пшеницы снижается после пребывания их в переувлажненной прикорневой среде, что также является общей ответной реакцией на затопление. Этому есть 2 причины. Во-первых, корневая гипоксия, как и другие повреждающие воздействия, вызывает одну из самых ранних и неспецифических реакций на стрессор — дестабилизацию клеточных мембран, вследствие чего ионы выходят в окружающую воду. Во-вторых, анаэробноз снижает уровень активных процессов, в

Таблица 4

Суммарное содержание ионов в узлах кушения растений опытных вариантов (% к контролю)

Сорт	Зимний опыт	Весенний опыт
Озимые		
Альбидум 114	78,5*	—
Норстар	97,2	94,0
Питикул	94,0	—
Мироновская 808	91,3	—
Кинельская 7	—	76,8
Березина	—	75,6
Яровые		
Альбидум 28	75,9*	—
Кутулукская	72,8*	60,5
Саратовская 46	64,3*	—
Белорусская 80	76,4*	72,8*
Саратовская 29	89,2*	103,0
Вега	79,0*	—
Россиянка	96,8	—

\* Значения, достоверно отличающиеся от контроля в соответствии со статической обработкой первичных данных при  $P \geq 95\%$ .

том числе тормозит поглощение корнями из почвенного раствора минеральных веществ и их транспорт в

надземную часть, следствием чего является возникающий в узлах кушения ионный дефицит: по сравнению с



контрольным вариантом содержание ионов снижается до 60—70% (табл. 4)

Таким образом, общими реакциями растений пшеницы на 2-недельное корневое затопление являются: 1) интенсивный рост корней в длину; 2) снижение содержания сухого вещества в корнях и надземной части; 3) значительное повышение оводненности корней; 4) усиленная потеря воды целым растением; 5) уменьшение суммарного содержания ионов в узлах кушения.

Попытаемся выделить некоторые особенности этих реакций, связанные с модификационными и генотипическими различиями в двух опытах.

В декабрьском опыте хорошо прослеживается более сильное действие корневого затопления на яровую пшеницу по сравнению с озимой. Так, высота и сухая масса контрольных и опытных растений озимой пшеницы практически не различались, в то время как у яровой пшеницы всех сортов были заметны некоторое сокращение роста и меньшее накопление сухого вещества в надземной части у затопленных растений (рис. 1). Водоудерживающая способность у сортов яровой пшеницы была достаточно низкой даже в контроле: за 3 ч подвядания они теряли 14—29% исходной массы; в опытных вариантах — уже до 22—33%. В то же время озимые растения лучше сохраняли воду — в контрольном варианте за 3 ч ее потеря 7—16, в опытном — 14—16% (рис. 3).

По суммарному содержанию ионов в узлах кушения, являющемуся уже опробованным критерием устойчивости растений к вымоканию, также выявляется преимущество озимых перед яровыми в зимнем опыте. Количество ионов в опытном варианте по сравнению с контролем снизилось у яровых до 67—89% (за одним-единственным

исключением), а у озимых — только до 78,5—97,8% (табл. 4).

В весеннем опыте различия между опытными и контрольными вариантами у яровых и озимых в целом были одинаковыми по показателям роста и водообмена (рис. 1 и 2, табл. 2 и 3). То же можно сказать и о содержании ионов в узлах кушения растений: у яровых — в среднем 80,5, а у озимых — 80,1% к контролю (табл. 4).

Напрашивается вывод, что посев яровых в декабре каким-то образом ослабил эти растения, что и усилило отрицательное влияние на них корневого затопления. Все условия опыта формально были строго одинаковыми. Единственное различие заключалось в том, что в период искусственного облучения и после выключения ламп растения получали еще естественный свет из окна. В декабре количество этого света было минимальным; качество его, по-видимому, также не соответствовало требованиям яровых. Вследствие этого они не смогли нормально развиваться и сформировать свойство устойчивости. В весеннем опыте количество и качество естественного света были для яровых более адекватными и они прореагировали на затопление не хуже, чем озимые.

При сравнении двух опытов следует указать еще на одно обстоятельство. В весеннем опыте на 3-недельных растениях появились признаки заражения мучнистой росой (зимой этого не было). В период затопления заболевание прогрессировало. Если обратить внимание на изменения в корневой системе, то легко прийти к выводу, что болезнь резко ослабила корни, особенно в условиях гипоксии. Сухая масса корней в обоих вариантах как у яровых, так и у озимых была значительно ниже, чем в зимнем опыте. Содержа-

ние сухих веществ на единицу длины корней особенно сильно снизилось в опытном варианте (табл. 2).

Содержание ионов в узлах кушения в апрельском опыте у всех сортов (кроме сорта Саратовская 29) снизилось под влиянием затопления больше, чем в декабрьском (табл. 4). Таким образом, дополнительный биотический стресс (инфекция) усугубил стресс кислородный. Наши данные подтверждают известное мнение, что в условиях переувлажнения болезни развиваются интенсивно и оба указанных фактора могут привести к сильному истощению и гибели растений. В синергическом действии этих агентов нет ничего удивительного, так как и анаэробноз, и инфекция снижают энергетический статус организма.

Итак, вегетационные опыты, проведенные с озимыми и яровыми пшеницами в разное время, показали, что один и тот же уровень кислородной недостаточности воспринимается растениями по-разному в зависимости от сопутствующего влияния некоторых биотических и абиотических факторов. Учитывая различные природные ситуации, можно, очевидно, делать соответствующие прогнозы о развитии и продуктивности растений при переувлажнении корнеобитаемой среды.

Рассмотрим теперь некоторые сортовые (генотипические) реакции растений на недостаток кислорода в среде.

В зимнем опыте выявились отдельные сорта яровой пшеницы, которые более других пострадали от затопления. Прежде всего это Кутулукская и Саратовская 46, а также Альбидум 28, у которых ощутимо снизилась сухая масса не только корней, но и надземной части (табл. 2). У этих сортов наблюдалось также и наибольшее сниже-

ние содержания ионов в узлах кушения: у Кутулукской — до 72,2% к контролю, Саратовской 46 — до 67,3; Альбидум 28 — до 75,0%. В совокупности эти данные позволяют считать указанные сорта менее устойчивыми к переувлажнению. В то же время у некоторых сортов, например у Саратовской 29, известной своей комплексной устойчивостью, опытные варианты мало отличались от контрольных по накоплению сухого вещества как в корнях, так и в надземной части (рис. 1 и 2); у растений таких сортов в узлах кушения сохранилось и больше ионов (табл. 4).

Среди озимых сортов не выявлено таких, у которых опытные варианты сильно отличались бы от контрольных и, стало быть, не было сортов, сильнее других страдавших от избытка влаги в корнеобитаемой среде. Все озимые сорта характеризовались достаточно высокой способностью сохранять ионы в узлах кушения при затоплении. О том же самом свидетельствуют и показатели роста. Хочется особо отметить молдавский сорт Питикул. Двухнедельное затопление почти не изменило морфофизиологического состояния этого сорта: по отношению к контролю высота опытных растений составляла 100%, сухая масса корней на единицу их длины — 91, водоудерживающая способность — 101%. Таким образом, сумма всех этих показателей позволяет считать сорт Питикул весьма малочувствительным к двухнедельному избытку влаги. Представляется интересным изучить другие физиологические особенности этого сорта в связи с его продуктивностью в разных условиях.

В весеннем опыте наибольшую устойчивость к затоплению по содержанию ионов в узлах кушения показал озимый сорт Норстар (Канада) и

яровой Саратовская 29. Как и зимой, наиболее уязвимым оказался яровой сорт Кутулукская (60,5% ионов к контролю). При сопутствующем затоплению заболеванием мучнистой росой длина корней у растений этого сорта не только не увеличилась, но была даже меньше, чем в контроле, на 20%, сухая масса составляла 38% к контролю. Это свидетельствует о сильнейшем энергетическом кризисе у неустойчивого к переувлажнению сорта Кутулукская при сопутствующем заболевании.

Другие сорта по количеству ионов, оставшихся в узлах кушения после затопления, занимали промежуточное положение. По показателям роста и водообмена у этих сортов четких различий не наблюдалось.

Итак, отдельные сорта озимой и яровой пшеницы имеют генотипические различия в способности переносить избыток влаги в прикорневой среде.

### Выводы

1. Двухнедельное корневое затопление растений пшеницы в условиях вегетационного опыта приводит к усилению линейного роста корней; высота надземной части изменяется менее значительно.

2. Снижение накопления сухой массы надземной части и корней, дефицит содержания ионов в узлах кушения в условиях переувлажнения корнеобитаемой среды могут служить показателями чувствительности растений пшеницы к корневой гипоксии.

3. Неблагоприятные факторы — абиотические (световые условия) и биотические (болезни), сопутствующие кислородному стрессу, усиливают губительное действие последнего.

4. Способность переносить условия переувлажнения определяется генотипическими особенностями растений. Среди испытанных сортов хорошую устойчивость к двухнедельному затоплению показали озимые сорта Норстар (Канада) и Питикул (Молдова), а также Мироновская 808; среди яровых меньше других пострадал от затопления сорт Саратовская 29, в наибольшей степени — сорт Кутулукская.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Арланд А. Использование физиологических показателей в сельском хозяйстве.— Физиол. раст., 1980, т. 7, вып. 2.— 2. Белецкая Е. Д. Физиологические основы устойчивости озимых культур к избытку влаги. Киев: Наукова думка, 1978.— 3. Вартапетян Б.Б. Кислород и структурно-функциональная организация растительной клетки. 40-е Тимирязевское чтение. М.: Наука—1985.— 4. Гринева Г. М. Регуляция метаболизма у растений при недостатке кислорода. М.: Наука—1975.— 5. Гринева Г. М., Брагина Т. В., Мартинович Л. И., Родионова Н. А. Активность целлюлозы и образование газовых полостей в придаточных корнях кукурузы в условиях затопления.— ДАН, 1992, т. 323, № 1, с. 181—184.— 6. Карнаухова Т. В., Рыбакова М. И., Третьяков Н. Н., Гаркавенкова А. Ф., Федорова О. Н. Способ оценки устойчивости к вымоканию зерновых культур.— Автор. свидет. № 1535459.— 7. Третьяков Н. Н., Карнаухова Т. В., Гаркавенкова А. Ф. Интенсивность дыхания растений люцерны и кукурузы при нарастающей гипоксии.— Физиол. раст., 1990, т. 37, вып 1, с. 78—86.— 8. Третьяков Н. Н., Карнаухова Т. В., Гаркавенкова А. Ф. Изменение физиологического состояния и продуктивности люцерны под действием корневого затопления.— Изв. ТСХА, 1986, вып. 6, с. 95—104.

Статья поступила 28 июня 1993 г.

## SUMMURY

Morphophysiological condition of young plants of 13 winter and spring wheat varieties grown in greenhouse experiments in winter and in spring 1992 was studied. After 2 weeks of root flooding common response to overmoistening of root medium manifested itself in extensive increase of roots in length, higher amount of water in them, lower dry mass in roots and above-ground portion, lower water-holding capacity of the whole plant and smaller total amount of ions in tillering nodes.

Unfavourable abiotic and biotic factors aggravated the effect of oxygen stress. Ability to tolerate overmoistening depends to some extent on genotypic specific features of the varieties. The amount of ions in tillering nodes and that of dry matter in roots may be considered the most reliable criteria of resistance to root hypoxia.