

KAKO HME LJ (*Humulus lupulus* L.) URAVNAVA VODNO BILANCO IN SE ODZIVA NA SUŠO?

Zala KOLENC¹, Andreja ČERENAK², Dominik VODNIK³

UDK / UDC 633.791:581:632.112(045)

pregledni znanstveni članek / review scientific article

prispelo / received: 14. oktober 2014

sprejeto / accepted: 25. november 2014

Izvleček

V spreminjajočem okolju se morajo rastline soočiti z različnimi stresnimi dejavniki. Med temi je eden najbolj pogostih in neugodnih suša. Če pomanjkanje vode ni prehudo, si lahko rastline z različnimi mehanizmi zagotovijo ustrezno preskrbo z vodo in omejijo njene nepotrebne izgube. Članek predstavlja teoretične osnove uravnavanja vodne bilance rastlin in izpostavlja mehanizme regulacije vodne bilance pri hmelju (*Humulus lupulus* L.).

Ključne besede: sušni stres, rastline, hmelj, *Humulus lupulus*, vodna bilanca

HOW DOES HOP (*Humulus lupulus* L.) REGULATE ITS WATER BALANCE AND RESPOND TO DROUGHT?

Abstract

Plants in changing environment have to cope with different constraints, the drought being one of the most frequent and challenging. Different mechanisms enable plants to achieve sufficient water supply and to limit unnecessary water losses. This paper presents the theoretical fundamentals of water balance management in plants and exposes mechanisms of water balance regulation that have been studied in hop (*Humulus lupulus* L.).

Keywords: drought stress, plants, hop, *Humulus lupulus*, water balance

1 UVOD

Rastline so tako v naravnih razmerah kot tudi v agroekosistemih izpostavljene delovanju okoljskih dejavnikov, ki lahko povzročajo stres, le-ta neugodno vpliva na rast in razvoj, pri kmetijskih rastlinah pa zmanjšuje pridelek. Eden glavnih stresnih dejavnikov je suša. V zadnjih letih so problemi s sušo vedno večji; v

¹ Mag. inž. živ. Inštitut za hmeljarstvo in pivovarstvo Slovenije, Cesta Žalskega tabora 2, 3310 Žalec, Slovenija, e-pošta: zala.kolenc@ihps.si

² Doc. dr., prav tam, e-pošta: andreja.cerenak@ihps.si

³ Prof. dr., Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Jamnikarjeva 101, SI-1000, Ljubljana, e-pošta: dominik.vodnik@bf.uni-lj.si

povezavi z globalnimi okoljskimi spremembami se pojavljajo pogostejša in resnejša obdobja pomanjkanja vode v vse več območjih. Suša je pojav, h kateremu ne prispeva samo pomanjkanje vode v tleh, ampak tudi primanjkljaj vode v ozračju, njen učinek pa se izjemno poveča v kombinaciji z visokimi temperaturami in biotskim stresom.

Na zmanjšanje padavin v zadnjih letih in njihovo neenakomerno časovno razporeditev med rastno sezono je občutljiv tudi hmelj (Gloser in sod., 2013). Negativne učinke suše na to kulturo poskušamo zmanjševati z uporabo primernih in učinkovitih namakalnih sistemov in s selekcijo na sušo tolerantnih sort. Predpogoj za oba pristopa pa je razumevanje uravnavanja vodne bilance pri hmelju in poznavanje njegovega fiziološkega odziva na sušo.

2 VODNA BILANCA RASTLIN

Razliko med vodo, ki jo rastlina sprejema iz okolja, in vodo, ki jo v okolje oddaja, imenujemo vodna bilanca rastlin. Bilanca rastline je negativna, kadar je sprejem vode manjši od oddajanja (Kramer in Boyer, 1995). Za vodno bilanco rastline so pomembni razmerje med površinama, preko katerih rastlina sprejema in oddaja vodo, učinkovitost sprejema in transporta vode po rastlini, ter morfološko-anatomske prilagoditve, ki omejujejo njeno oddajanje.

Transport vode v kontinuumu tla-rastlina-ozračje poteka na osnovi razlik v vodnem potencialu. **Vodni potencial** (Ψ ; enota MPa) je mera, ki odraža razpoložljivost vode v nekem sistemu (tla, rastlina, posamezna rastlinska tkiva oz. celice, zrak...). Med dvema povezanima sistemoma voda prehaja iz sistema z večjim Ψ , na področje z manjšim Ψ . Na tej osnovi poteka tudi **sprejem vode v rastlino**. Kljub temu da lahko rastline sprejemajo vodo preko celotne površine, daleč največ vode sprejmejo korenine. Voda iz tal lahko v koreninski sistem prehaja, dokler je vodni potencial korenin bolj negativen kot vodni potencial tal. Prevodnost korenin za vodo je največja v absorpcijskem območju končnih delov korenin, ki so zaradi izločanja koreninskega izločka tudi v dobrem stiku s substratom. V koreninah se mora voda transportirati do centralnega cilindra, kjer so umeščena prevajalna tkiva (ksilem in floem). Voda tu vstopa v ksilem, po katerem poteka **transport v nadzemne dele** rastlin. Gre za snovni tok, ki ga žene tlačna razlika med koreninami in nadzemnimi deli. Ta razlika se večinoma ustvarja v listih ob oddajanju vode v ozračje. Proces oddajanja, poznan pod imenom **transpiracija**, je lahko zaradi velike razlike v Ψ_{zrak} in Ψ_{lista} zelo intenziven (zrak je v primerjavi z notranjostjo lista večinoma zelo suh). S 'sušenjem' celičnih sten v listu se ustvarja podtlak, tenzija, ki vodni stolpec vleče po ksilemu. V razmerah, ko rastlina ne transpirira, se lahko tlačna razlika ustvarja zaradi povečanega tlaka v centralnem cilindru korenine. Ob aktivnem sprejemu ionov mineralnih hranil prihaja do osmotskega sprejema vode, ki poveča tlak v tem delu rastline. Ksilemski transport

je mogoč zaradi strukturnih prilagoditev izdolženih celic, ki gradijo žile. To so traheje in/ali traheide, ki imajo ojačano celično steno ter, ker so mrtve, veliko hidravlično prevodnost. Transport vode po ksilemu je učinkovit zaradi relativno velike natezne trdnosti vode. Vodni stolpec se pretrga šele ob večjih tlačnih razlikah. V takšnem primeru zrak v žili (embolija) blokira nadaljnji transport, kar vodi do večjega primanjkljaja vode v listih. Problem embolij se pojavlja v sušnih razmerah.

Oddajanje vode iz listov, transpiracija, poteka v največji meri skozi listne reže (stomata; stomatalna transpiracija), zaradi zaščite s kutikulo na listni povrhnjici je na drugih mestih bistveno manjše (kutikularna transpiracija). Celice zapiralke, ki gradijo listno režo, omogočajo aktivno regulacijo prevodnosti (stomatalna prevodnost). Ta je regulirana tako, da rastlina pridobi iz zraka zadosti ogljikovega dioksida, fotosintetskega substrata, in ob tem ne igubi preveč vode. Na prevodnost listnih rež vpliva več dejavnikov (temperatura, svetloba, koncentracija CO₂), prevladujoči pa je prav gotovo vodni potencial rastline. Ob splošnem zmanjšanju razpoložljivosti vode v rastlini se lahko reže zapirajo hidropasivno, zaradi zmanjšanja vodnega potenciala v listni povrhnjici. Hidroaktivno zapiranje/odpiranje listnih rež temelji na transportu osmotsko aktivnih ionov iz/v celice zapiralke, ki ga spremljajo premiki vode. Če se vsebnost osmotikov v zapiralki zmanjša, jo voda zapušča, zaradi zmanjšane turgorja zapiralk pa se odprta (prevodnost) reže ob tem zmanjša. V hidroaktivni regulaciji listnih rež ima pomembno vlogo rastlinski hormon abscizinska kislina (ABA), katere koncentracija v listih se ob zmanjšanem vodnem potencialu močno poveča, bodisi zaradi sinteze na novo v koreninah ali zaradi sproščanja iz organelov v celicah lista (Taiz in Zeiger, 2006). V sušnih razmerah lahko v ksilemski tekočini zasledimo povečano koncentracijo ABA, h kateri poleg sinteze ABA v koreninah prispevajo prerazporeditev ABA iz korenin in stebela po alkalizaciji (porastu pH) ksilema, premeščanje ABA iz floema v ksilem in sprostitvev ABA iz njenih vezanih oblik - konjugatov ABA (Gloser in sod., 2013). Celice zapiralke zaznavajo povečano koncentracijo ABA v listu z receptorji. Vezava na receptor povzroči iztok osmotikov iz zapiralk ter zmanjšanje prevodnosti rež. Na ta način rastlina omeji izgubo vode.

Z opisanim mehanizmom regulacije se rastlina odziva na spremenjeno razpoložljivost vode v okolju. Ob napredujoči suši se Ψ_{tal} manjša, s časom temu sledi tudi manjšanje $\Psi_{rastline}$, kar pa je močan signal za omejevanje transpiracije. Vodni potencial rastline pa se ne spreminja samo v daljših časovnih obdobjih (npr. v nekaj dneh suše), ima tudi svoj dnevni hod. Zaradi potrebe po dobavi CO₂ se ob odprtih režah voda tekom dneva iz lista izgublja. Izgubljanje vode je ob suhih dnevih najintenzivnejše okoli sredine dneva, ko je zrak zelo suh, med listom in

ozračjem pa je velika razlika v delnem tlaku vodne pare (velik deficit tlaka vodne pare). Tudi te razmere so lahko sprožilec pripiranja listnih rež.

Opoldansko pripiranje listnih rež je značilno za rastline, ki ne dopuščajo večjih nihanj v vodnem potencialu. Te, **isohidre rastline**, v neugodnih razmerah za vodno bilanco vzdržujejo uravnan vodni potencial z zmanjševanjem stomatalne prevodnosti in transpiracije. Po drugi strani **anisohidre rastline** nimajo tolikšne kontrole nad vodnim potencialom in dopuščajo večja nihanja Ψ . Tekom dneva se vodni potencial teh rastlin zaradi povečevanja deficita tlaka vodne pare in večjega oddajanja vode zmanjšuje. Anisohidre rastline v sušnem stresu dosegajo nižje vrednosti Ψ v primerjavi z zalivanimi rastlinami. S takšno strategijo gradient med vodnim potencialom tal in lista ostaja, izmenjava plinov ter fotosinteza pa sta možni tudi pri nizkem Ψ_{tal} (Tardieu in Simonneau, 1998; Domec in Johnson, 2012). Zaradi tega lahko te rastline označimo kot bolj tolerantne v primerjavi z isohidrimi rastlinami (McDowell, 2011). Seveda k večji toleranci poleg regulacije listnih rež prispevajo tudi morfološko-anatomske prilagoditve (npr. zgradba listov). V praksi je težko striktno uvrstiti rastlino med isohidre in anisohidre. Tudi pri isohidrih rastlinah se vodni potencial od začetka dneva, ko je največji ($\Psi_{\text{pred zoro}}$), do poldneva zmanjša ($\Psi_{\text{opoldanski}}$ predstavlja 24-urni minimum), a njegove dnevne spremembe ob naraščajočem deficitu tlaka vodne pare so majhne. Po drugi strani novejša raziskave izpostavljajo, da se tudi anisohidre rastline odzivajo na suh zrak z zmanjšanjem prevodnosti rež, če je razpoložljivost vode ob tleh zelo majhna. Ob močnejši suši je njihov odziv na povečanje deficita tlaka vodne pare podoben kot pri izohidrih rastlinah (Domec in Johnson, 2012).

Ne samo rastlinske vrste, tudi sorte posamezne vrste se lahko v strategiji uravnavanja vodne bilance razlikujejo (Franks in sod., 2007; Domec in Johnson, 2012). To potrjujejo rezultati raziskave na koruzi, kjer je ena izmed sort na sušni stres reagirala s hitrim zapiranjem listnih rež ob povečani vsebnosti ABA (isohidri odgovor), druga pa se je na enako stopnjo suše odzivala s počasnejšim odzivom listnih rež (Gallé in sod., 2013). O podobni raznolikosti odziva sort poročajo tudi za vinsko trto (Schultz in sod. 2005).

3 KAKŠNA JE REGULACIJA VODNE BILANCE PRI HMELJU?

Kljub gospodarskemu pomenu hmelja in dejstvu, da je tudi ta kmetijska rastlina vse bolj podvržena suši (Gloser in sod., 2013), je v literaturi izjemno malo podatkov o njegovi vodni bilanci. Hmelj je vzpenjalca, ki doseže višino 7 do 9 metrov. Za vzpenjalke je v splošnem značilno, da imajo ksilem zgrajen iz daljših trahej večjega premera, ki zagotavljajo veliko hidravlično prevodnost. Ta naj bi, skupaj z velikim razmerjem med listno površino ter prevodno površino stebela, prispevala k hitrejšemu ksilemskemu toku in normalni oskrbi najvišjih delov rastline z vodo (Andrade in sod., 2005). Po drugi strani lahko širše ksilemske žile

pomenijo večje tveganje za embolije. Posebej za vzpenjalke, ki so lahko izpostavljene suši, je zato pomembno, kakšne so hidravlične lastnosti ksilema.

Anatomske raziskave hmelja navajajo, da je povprečni premer trahej sekundarnega ksilema 73 μm (doseže pa tudi 209 μm), premer trahej primarnega ksilema pa 40 μm (82 μm) (Gloser in sod. 2011). Traheje lahko merijo v dolžino 75 (sekundarni ksilem) oz. 30 cm (primarni ksilem). Veliko razmerje med listno površino in prevodno površino ksilema nakazuje, da je transport vode v rastlini hmelja izredno učinkovit (Gloser in sod. 2011). Primerjave treh različnih sort hmelja pa so razkrile, da se te glede dimenzij in hidravličnih lastnosti ksilema malo razlikujejo (Jupa in sod. 2013). To nakazuje, da so te sorte ob suši najbrž podobno izpostavljene problemu prekinitve transporta vode zaradi embolij.

Češki raziskovalci (Gloser in sod. 2013; Korovetska in sod., 2014) navajajo, da se vodni potencial hmelja ob suši lahko precej zmanjša. V lončnem poskusu Korovetske in sod. (2014) so spremljali vodni potencial stebela in ugotovili, da ta pri vsebnosti vode v tleh od 1,4 do 0,8 g g^{-1} tal znaša od 0 do -0,5 MPa, znatno pa se zmanjša v bolj suhih tleh (pri SWC /ang. soil water content; vsebnost vode v tleh/ pod 0,5 g g^{-1} pade pod -1 MPa). O zelo podobni odzivnosti istih sort hmelja so predhodno poročali Gloser in sod. (2013). $\Psi_{\text{pred zoro}}$ je pri zalivanih rastlinah hmelja (pri SWC nad 0,75 g g^{-1}) znašal -0,74 MPa, $\Psi_{\text{opoldanski}}$ pa -1,05 MPa. Pri nezalivanih rastlinah (pri SWC pod 0,75 g g^{-1}) je bil $\Psi_{\text{pred zoro}}$ -1,25 MPa, $\Psi_{\text{opoldanski}}$ pa celo -2,34 MPa.

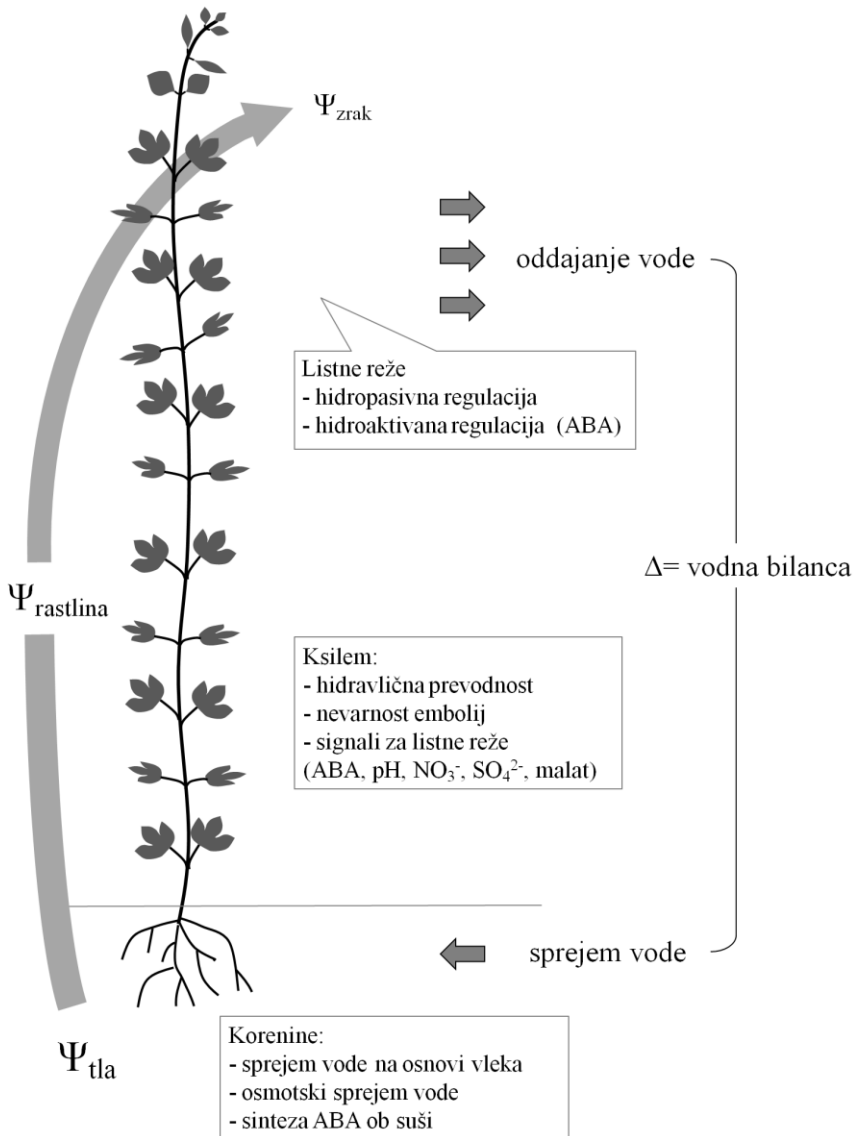
Poskusi, podobni navedenim, so bili v preteklih dveh letih opravljeni tudi na Inštitutu za hmeljarstvo in pivovarstvo Žalec (Povše in sod., 2014). Pri vrednotenju odziva sort Aurora in Savinjski golding na sušo smo v primerjavi s češkimi raziskavami izmerili precej manjšo odzivnost vodnega potenciala hmelja na sušenje tal. Vodni potencial listov in tudi drugi parametri so se zmanjšali šele pri močnejši suši, ko je vsebnost vode v substratu (SWC) padla pod 20 vol. %. Pri SWC 60-70 vol. % je vodni potencial znašal od -0,16 MPa do -0,19 MPa, v suhih tleh (pri SWC 10 vol. %) pa vrednosti padejo le do -0,23 MPa. Pri opisanih vrednostih SWC smo pri zalivanih rastlinah izmerili RWC (ang. relative water content; relativna vsebnost vode) v listih 70,2 % do 78,3 %, pri nezalivanih pa je vrednost tega parametra padla od 56,2 % do 65 %. Naše meritve torej ne podpirajo trditve Gloserja in sod. (2013), ki so hmelj zaradi velikih hodov Ψ nedvoumno označili za anisohidro rastlino.

O naravi vodne bilance hmelja je moč sklepati tudi na osnovi transpiracije. Pri tem je zanimivo, da so tudi v poskusu Korovetska in sod. (2014) poročali, da se ob sušenju tal transpiracija zmanjša prej (pri večjih vrednostih SWC), kot se zmanjša vodni potencial rastline (bistven padec zabeležimo šele v bolj suhih tleh). Ta odziv rež hmelja ob blagi suši bi lahko razumeli tudi kot uravnavanje vodnega potenciala

(isohidra narava). V raziskavah Povše in sod. (2014) se je transpiracija oz. prevodnost listnih rež bistveno zmanjšala šele, ko se je SWC od začetnih 60-70 vol% zmanjšala pod 20 vol%, pri čemer sta bila vodni potencial oziroma RWC še vedno relativno visoka. Rezultati meritev vodnega potenciala in transpiracije se torej z navedbami Gloserja in sod. (2013) ter Korovetske in sod. (2014) precej razhajajo. Ta razlika je lahko posledica različnosti med proučevanimi sortami in različne metodologije proučevanja. Tranpiracija je bila v enem primeru vrednotena gravimetrično, v drugem pa merjena s porometrom.

Za odziv nadzemnega dela, npr. odziv listnih rež, na zmanjšano razpoložljivost vode v tleh so pomembni hidravlični in kemični signali iz korenin. Hidravlične signale predstavljajo spremembe vodnega potenciala, kemični signali pa poleg ABA vključujejo še: spremembe pH ksilemske tekočine (ta se ob suši poveča), spremembe v koncentraciji ionov mineralnih hranil (nitrat, sulfat), organskih kislin (malat, citrat), proteinov in sladkorjev v ksilemski tekočini. Pri večjih rastlinah je lahko takšna signalizacija zaradi velikih razdalj vprašljiva. Za hmelj so Korovetska in sod. (2014) ugotovili, da se ob suši transpiracija zmanjšuje skladno s povečevanjem pH ksilemske tekočine, h kateri prispeva neravnovesje med anioni in kationi v ksilemski tekočini (zmanjšanje koncentracije nitrata, fosfata). Ob tem se poveča koncentracija ABA v listih kar prispeva k zapiranju listnih rež. Ob močnejšem sušnem stresu k porastu pH v ksilemu dodatno prispeva povečana koncentracija malata; delovanje ABA pa podpira tudi povečanje koncentracije sulfata v ksilemski tekočini. Avtorji zaključujejo, da je v signalizaciji med koreninami in nadzemnim delom vključenih več kemičnih signalov (slika 1).

Poleg zaznavanja vode v tleh pa je ob suši pomembno, kako se listne reže odzivajo na vlažnost zraka. Na žalost nam niso poznane nobene raziskave, v katerih bi bila proučevana odzivnost hmelja na spremembe deficita tlaka vodne pare. V literaturi tudi nismo zasledili navedb o dnevnih hodih transpiracije hmelja v naravnih razmerah, iz katerih bi bilo moč sklepati o povezavah omenjenih parametrov. Po avtorjih Domec in Johnson (2012) je poznavanje odziva rež na vlažnost zraka pri rastlinah, ki rastejo v različno suhih tleh, ključno za razumevanje njihove vodne bilance.



Slika 1: Vodna bilanca hmelja. Oddajanje vode je zaradi poenostavitve prikazano le za del nadzemnega dela. Za razlago glejte besedilo.

Figure 1: Water balance in hop. Transpiration is, for the sake of simplicity, shown only in a part of above-ground plant. See the text for explanation.

4 ZAKLJUČEK

Odziv hmelja na sušo je zelo kompleksen. Z novjšimi raziskavami hmelja so bili storjeni pomembni koraki k razumevanju zaznavanja pomanjkanja vode v tleh. Primerjava rezultatov različnih raziskav pa pokaže precejšnja razhajanja v odzivnosti vodnega potenciala hmelja na napredujočo sušo, različni so tudi zaključki glede narave njegove vodne bilance (isohidra, anisohidra). Te razlike so lahko posledice dejstva, da so bili v poskusih uporabljene različne sorte hmelja, ne smemo pa izključiti tudi vpliva metodologije proučevanja. Za še boljši uvid v odziv hmelja na sušo bi bilo potrebno lončne poskuse dopolniti z raziskavami v realnih razmerah, na hmeljiščih, in proučevanje transpiracije/odziva rež podpreti z neposrednimi meritvami ksilemskega toka ('sap-flow' metode; Smith in Allen, 1996).

5 LITERATURA

- Andrade J. L., Meinzer F. C., Goldstein G., & Schnitzer S. A. Water uptake and transport in lianas and co-occurring trees of a seasonally dry tropical forest. *Trees*. 2005; 19(3): 282-289.
- Domec J. C., Johnson D. M. Does homeostasis or disturbance of homeostasis in minimum leaf water potential explain the isohydric versus anisohydric behaviour of *Vitis vinifera* L. cultivars? *Tree Physiology*. 2012; 32 (3): 245-248.
- Franks P. J., Drake P. L., Froend R. H. Anisohydric but isohydrodynamic: seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant Cell Environ*. 2007; 30:19-30.
- Gallé Á., Jolán C., Benyó D., Lasakay G., Leviczky T., Erdei L., Tari I. Isohydric and anisohydric strategies of wheat genotypes under osmotic stress: Biosynthesis and function of ABA in stress responses. *Journal of Plant Physiology*. 2013; 170: 1389-1399.
- Gloser V., Baláž M., Svoboda P. Analysis of anatomical and functional traits of xylem in *Humulus lupulus* L. stems. *Plant, Soil and Environment*. 2011, 57: 338–343.
- Gloser V., Balaz M., Jupa R., Korovetska H., Svoboda P. The response of *Humulus lupulus* to drought: the contribution of structural and functional plant traits. *Acta Hortic*. 2013; 1010: 149-154.
- Kramer P.J., Boyer J.S. Water relations of plants and soils. San Diego, Academic Press. 1995: 495 str.
- Jupa R., Baláž M., Svoboda P., Gloser V. Inherent variability in structural and functional traits of xylem among three hop varieties. *Plant soil environment*. 2013; 59 (6): 273-279.
- Korovetska H., Novák O., Jůza O. Signaling mechanisms involved in the response of two varieties of *Humulus lupulus* L. to soil drying: I. changes in xylem sap pH and the concentrations of abscisic acid and anions. *Plant soil*. 2014; 380: 375-387.
- McDowell N. G. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon, metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiol*. 2011; 155: 1051-1059.

- Povše R., Vodnik D., Mandelc S., Javornik B., Čerenak A. Physiological studies of drought stress in hop (*Humulus lupulus* L.). V: DOLENC KOCE, Jasna (ur.), URBANEK KRAJNC, Andreja (ur.), GREBENC, Tine (ur.). *Knjiga povzetkov*, Ljubljana: Slovensko društvo za biologijo rastlin: = Slovenian Society of Plant Biology. 2014, str. 20.
- Schultz H.R. Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought. *Plant Cell Environ.* 2003; 26:1393–1405.
- Smith D. M., Allen S. J. Measurement of sap flow in plant stems. *Journal of Experimental Botany.* 1996; 47(12): 1833-1844.
- Taiz L., Zeiger E. 2006. *Plant physiology*. 4th ed. Sunderland, Sinauer Associates 764 str.
- Tardieu F., Simonneau T. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: Modeling isohydric and anisohydric behaviours. *J. Exp. Bot.* 1998; 49: 419-432.