

DANUTA ZIELIŃSKA

## TERMINOLOGIA STOSUNKÓW WODNYCH W KOMÓRCE ROŚLINNEJ

Rozwojowi każdej wiedzy towarzyszy stopniowe nagromadzenie definicji i pojęć, jakie są stosowane dla wyrażenia określonych koncepcji i wypracowania właściwych metod badawczych. Odkrycie nowych faktów stwarza potrzebę nowych koncepcji i nowych określeń celem ich opisanie i wyjaśnienia. Czasem te określenia są adoptowane z istniejących już definicji, albo terminów, które charakteryzowały inne zjawiska i koncepcje, co nierzadko prowadzi do ogólnego zamieszania, błędnych interpretacji i wyciągania fałszywych wniosków. Taka różnorodność definicji i określeń została nagromadzona w terminologii wyrażającej koncepcje i prawa dotyczące stosunków wodnych w komórkach i tkankach roślin.

W podręcznikach fizjologii roślin oraz literaturze klasycznej, terminologia stosunków wodnych w komórkach i tkankach roślin oparta była na koncepcji osmotycznej wyrażonej siłą ssącą i ekwiwalentem ciśnienia. Fakt ten stanowił pewne uproszczenie, gdyż terminologia ta nie odzwierciedlała rzeczywistego stanu stosunków wodnych istniejących w komórkach, ani też nie określała w sposób adekwatny praw, które rządzą pobieraniem i utratą wody przez komórkę roślinną. Od wielu lat dostrzegano zasadnicze trudności przy posługiwaniu się terminologią osmotyczną przy ocenie dynamicznego stanu wody w roślinie. Pierwsze postulaty innej terminologii opartej na zasadzie termodynamiki wysunięte były przez Edlensena (1941) i Brojera (1947). Następnie w toku szerokiej dyskusji i licznych konfrontacji odnośnie poszczególnych sformułowań dotyczących określeń stosunków wodnych w komórkach i tkankach roślin, przeprowadzonych z punktu widzenia fizyko-chemii, wyłoniła się nowa terminologia, oparta na prawach termodynamiki. Według tej terminologii dynamiczny stan wody w komórce roślinnej, jak i też w każdym innym układzie określono miarą cząsteczkowej energii swobodnej Gibbsa i nazwano potencjałem chemicznym wody.

Określenie potencjału chemicznego wody zostało ostatecznie wprowadzone do literatury przez Tylora i Slatyera i zaakceptowane na Międzynarodowym Sympozjum UNESCO w Madrycie w 1960 roku (Taylor, Slatyer 1960). W następstwie tego

faktu pojawiły się liczne prace i monografie dające szczegółowe uzasadnienie dla nowej terminologii w oparciu o matematyczno-fizyczne ujęcie zjawisk związanych z przenikaniem wody do komórek, jej przewodzeniem i transpiracją (Slatyer 1962, 1967a, Gardner 1965, Kramer i inni 1966, Briggs 1967, Taylor 1968, Kramer 1969).

Terminologia oparta na prawach termodynamiki została wprowadzona już do najnowszych podręczników fizjologii roślin (Salisbury, Ross 1969), a od kilku lat posługują się nią autorzy licznych prac naukowych dotyczących zagadnień gospodarki wodnej roślin. Oprócz dyskusji na Zjeździe Polskiego Towarzystwa Botanicznego w Toruniu w roku 1968, pojawiła się tylko krótka wzmianka na ten temat w literaturze polskiej (Strebejko 1968). Praca ta ma na celu wypełnienie tej luki i zaznajomienie szerokiego ogółu czytelników polskich z nową terminologią, zawsze bardzo aktualnych zagadnień gospodarki wodnej roślin. Celowym wydaje się także wyjaśnienie koncepcji terminologii termodynamicznej oraz skonfrontowanie jej z terminologią klasyczną.

### Postulaty nowej terminologii

Określenie dynamicznego stanu wody w roślinie jest zasadniczym postulatem w badaniach fizjologicznych związanych ze wzrostem i rozwojem roślin. Między licznymi określeniami wprowadzonymi przez botaników i fizjologów roślin dla scharakteryzowania stanu energii swobodnej wody w komórce i tkance roślinnej należą takie, jak: siła ssąca komórki, osmotyczny ekwiwalent komórki, hydratura komórki, ciśnienie ssące komórki, oraz deficyt ciśnienia dyfuzyjnego komórki. Podstawowym założeniem dla tych koncepcji jest żywa komórka roślinna zawierająca protoplast oprawiony w mniej lub bardziej sztywną ścianę komórkową. Podczas gdy ściany komórkowe są przepuszczalne dla roztworów, cytoplazmatyczne membrany są przepuszczalne tylko dla wody. Dzięki takim właściwościom struktury ciągły ruch wody od komórki do komórki, a także między komórkami, tkankami i ich środowiskiem odbywa się na drodze osmozy. W rezultacie osmotycznego pobierania wody powstaje w komórce ciśnienie turgorowe, które jest konieczne dla utrzymania jędrnej struktury tkanek i organów roślin. Taka bowiem struktura protoplastu w korzystnych warunkach zewnętrznych zapewnia optimum intensywności przebiegu procesów fizjologicznych.

Od szeregu lat ujawniano, że posługiwanie się terminologią osmotyczną opartą na koncepcji siły ssącej i ekwiwalencie ciśnienia jest kontrowersyjne i nie wystarczające, gdyż nie spełnia podstawowych założeń teoretycznych. Eysler (1943) wykazał, że istnieje co najmniej sześć różnych, kontrowersyjnych definicji określających zjawisko osmozy i tyleż samo zmiennych koncepcji definiujących ciśnienie osmotyczne. Levitt (1951, 1953) argumentuje, że takie określenia, jak: siła ssąca komórki, deficyt ciśnienia dyfuzyjnego, czy deficyt turgoru nie znajdują pokrycia w terminologii

fizyko-chemicznej. Slatyer (1960) wykazał, że jednostki ciśnienia i ich nazwy mogą być przyczyną błędu, gdyż ekwiwalent siły albo ciśnienia w roślinach reprezentuje energię potencjalną, a nie odzwierciedla absolutnie różnic, które w komórce są źródłem energii dla przepływu wody. Ponadto deficyt ciśnienia dyfuzyjnego, określony jako różnica między ciśnieniem osmotycznym i ciśnieniem turgorowym, odnosi się tylko do komórek zwakuolizowanych, a nie może być brany pod uwagę przy komórkach merystematycznych i zapasowych. Wiele krytycznych uwag i słusznych zastrzeżeń wnieśli także Broyer (1951), Ray (1960) i inni.

Większą możliwość w precyzowaniu jednoznacznych terminów i definicji, które mogą być zgodnie zaakceptowane zarówno przez fizjologów roślin, jak i badaczy pokrewnych dziedzin oferuje termodynamika. Koncepcja terminologii termodynamicznej opiera się na funkcji energii swobodnej, jako najbardziej podstawowej funkcji. Wyjaśnienie tej koncepcji najprościej można wyprowadzić z drugiego prawa termodynamiki (Slatyer 1967a).

### Potencjał chemiczny wody

Układ gleba, roślina, atmosfera stanowi wieloskładnikowy układ, złożony z ciał stałych obojętnych i ciał stałych wchodzących w reakcje z roztworami, gazami i wodą. W tym układzie może być badana każda pojedyncza substancja chemiczna i określona jako cząsteczkowa energia swobodna Gibbsa, albo jako potencjał chemiczny. Zatem, potencjał chemiczny substancji w danym układzie, jest miarą zdolności tej substancji do wykonania pracy i równy jest jej cząsteczkowo-molekularnej energii swobodnej Gibbsa (Spanner 1964).

W wodnym roztworze nieelektrolitu potencjał chemiczny wody zależy od średniej energii swobodnej cząsteczki i od koncentracji cząsteczek, to znaczy od molalnego stężenia samej wody. W jakim stopniu obecność substancji rozpuszczonej obniża potencjał chemiczny wody w roztworze poniżej potencjału wody czystej, niezwiązanej (pure free water), określa równanie 1.

$$\mu_w - \mu_w^0 = RT \ln N_w \quad (1)$$

gdzie:

$\mu_w$  = chemiczny potencjał wody w roztworze,

$\mu_w^0$  = chemiczny potencjał wody czystej, niezwiązanej (w jednostkach erg/mol, stopień),

R = stała gazowa dla gazu doskonałego,

T = temperatura absolutna w skali Kelvina,

$N_w$  = molalne stężenie wody.

Przy zastosowaniu tego równania do elektrolitu, molalne stężenie wody określane jest przez aktywność wody =  $a_w$  (równanie 2).

$$\mu_w - \mu_w^0 = RT \ln a_w \quad (2)$$

Gdy w danym układzie woda występuje w stanie gazowym, molalne stężenie wody określane jest przez względne ciśnienie pary wodnej  $e/e^0$ , co wyraża równanie 3.

$$\mu_w - \mu_w^0 = RT \ln e/e^0 \quad (3)$$

gdzie:

- $e$  — ciśnienie pary wodnej w danym układzie przy temperaturze  $T$ ,
- $e^0$  — ciśnienie pary wody czystej, niezwiązanej, przy tej samej temperaturze.

Gdy ciśnienie pary wodnej w danych warunkach układu jest takie same jak wody czystej, niezwiązanej,  $\ln e/e^0$  jest równy zeru i tym samym różnica potencjałów jest również równa zeru. Zatem przyjmuje się, że woda czysta, niezwiązana ma potencjał chemiczny równy zeru. Gdy ciśnienie pary wodnej w układzie jest mniejsze niż wody czystej, niezwiązanej,  $\ln e/e^0$  ma wartość ujemną. Dlatego chemiczny potencjał wody w danym układzie ma wartość ujemną, względnie równą zeru. (Na przykład w komórkach o pełnej turgorescencji.)

Wyrażenie chemicznego potencjału w takich jednostkach, jak erg/mol nie jest wygodne w dyskusji stosunków wodnych w komórce. W komórkach roślinnych mamy zasadniczo do czynienia z ciśnieniem, głównie ciśnieniem osmotycznym i ciśnieniem turgorowym. W konsekwencji wygodniej jest zamienić ergi na jednostki ciśnienia, dzieląc równanie 3, przez molalną objętość wody  $\bar{V}_w$ .

$$\frac{\mu_w - \mu_w^0}{\bar{V}_w} = \frac{RT \ln e/e^0}{\bar{V}_w} \quad (4)$$

Zatem jednostki równania 4 są następujące:

$$\frac{\text{erg/mol}}{\text{cm}^3/\text{mol}} = \frac{\text{erg}}{\text{cm}^3} = \frac{\text{dyna/cm}}{\text{cm}^3} = \text{dyna/cm}^2$$

Erg/cm<sup>3</sup> stanowi ekwiwalent dyny/cm<sup>2</sup>. Dyna/cm<sup>2</sup> wyrażana jest zazwyczaj w jednostkach ciśnienia, które pozostają w następującej relacji: 1 bar = 0,987 atm. = 10<sup>6</sup> dyn/cm<sup>2</sup> = 1 erg/cm<sup>3</sup>. Chemiczny potencjał wody w układzie wyrażony równaniem 4, został oznaczony symbolem  $\Psi$  (psi) (Aslyng 1963) i często nazywany krótko potencjałem wody (water potential) (Slatyer 1967b, Taylor 1968).

Zatem

$$\Psi_w = \frac{\mu_w - \mu_w^0}{\bar{V}_w} = \frac{RT \ln e/e^0}{\bar{V}_w} \quad (5)$$

Równanie to wskazuje, że  $\Psi_w$  jest ekwiwalentem różnicy energii swobodnej między wodą w układzie i wodą chemicznie czystą niezwiązaną, na jednostkę molalną objętości wody i jest odniesiony do ciśnienia gazowego w danym układzie i ciśnienia gazowego wody chemicznie czystej, niezwiązanej.  $\Psi_w$  jest zatem miarą zdolności wody do wykonania pracy w każdym punkcie badanego układu, w porównaniu do wody czystej, niezwiązanej.

Potencjał wody ( $\Psi_w$ ) w każdym układzie będzie obniżony przez te czynniki, które obniżają względnie ciśnienie pary wodnej.

Do czynników tych należy zaliczyć:

1. Dodanie substancji rozpuszczonych, które rozcieńczają wodę i obniżają jej aktywność przez hydratacje cząsteczek, albo jonów danej substancji.

2. Siły imbibicyjno-kapilarne i absorbcyjne, które występują w glebie, ścianie komórkowej, protoplazmie i innych substancjach absorbujących wodę (tzw. matric potential).

3. Negatywne ciśnienie albo napięcie, takie jakie spotykamy w ksylemie silnie transpirujących roślin.

4. Obniżenie temperatury.

Potencjał wody w takim układzie będzie podwyższony przez te czynniki, które podnoszą względne ciśnienie pary wodnej. Do nich należą:

1. Ciśnienie, takie jak ciśnienie ściany komórkowej przy częściowej, lub pełnej turgorescencji komórek.

2. Wzrost temperatury.

### Chemiczny potencjał wody w komórce roślinnej

W warunkach izotermicznej równowagi potencjał chemiczny wody w komórce roślinnej wyraża się sumą następujących elementów:

$$\Psi \text{ komórki} = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_m \quad (6)$$

gdzie:

$\Psi$  komórki — potencjał wody w komórce,

$\Psi_s$  — potencjał osmotyczny (rozpuszczone substancje organiczne i nieorganiczne),

$\Psi_p$  — potencjał ciśnienia turgorowego,

$\Psi_m$  — potencjał imbibicyjno-kapilarny (siły imbibicyjno-kapilarne i absorbcyjne — matric potential).

$\Psi_s$ , jako wyraz oddziaływania substancji rozpuszczonych i  $\Psi_m$ , jako wyraz wiązania wody przez siły imbibicyjno-kapilarne i absorbcyjne posiadają wartości ujemne,  $\Psi_p$ , jako wyraz oddziaływania ciśnienia turgorowego ma wartość dodatnią, z wyjątkiem rzadkiego zjawiska, gdy ciśnienie turgorowe ma wartość negatywną. Suma tych trzech elementów ma wartość ujemną, z wyjątkiem pełnego turgoru. Wtedy potencjał wody w komórce jest równy zeru.

Pomijając wysuszone tkanki zapasowe oraz tkanki merystematyczne, w komórkach zwakuolizowanych udział  $\Psi_m$  jest bardzo mały, w stosunku do pozostałych elementów ( $\Psi_s$  i  $\Psi_p$ ). Jeżeli więc pominiemy element  $\Psi_m$ , równanie 4 można wyrazić następująco:

$$\Psi \text{ komórki} = \Psi_s + \Psi_p \quad (7)$$

Deficyt ciśnienia dyfuzyjnego komórki wyrażamy przy pomocy następującego równania:

$$DCD = CO - CT \quad (8)$$

gdzie:

CO — ciśnienie osmotyczne,

CT — ciśnienie turgorowe.

Zatem elementy równania 7 są algebraicznymi ekwiwalentami ciśnień.

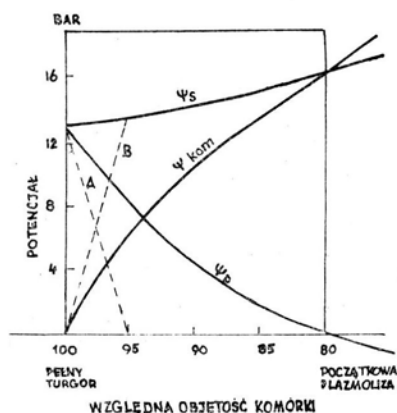
$\Psi_s = -CO$ , a  $\Psi_p = CT$ . Potencjał wody w komórce przyjmuje więc wartość,

$$\Psi \text{ komórki} = -(CO - CT)$$

stąd  $\Psi \text{ komórki} = -DCD$

W ten sposób możemy wyjaśnić, że deficyt ciśnienia dyfuzyjnego i potencjał wody w komórce roślinnej posiadają taką samą wartość, ale przeciwny znak. W miarę obniżania zawartości wody w komórce, potencjał wody wzrasta liczbowo, ale obniża się w swojej wartości bezwzględnej i staje się tym bardziej ujemny im większy jest niedobór wody. Taka sama sytuacja ma miejsce w odniesieniu do temperatury poniżej zera. Na przykład: temperatura  $-5^\circ$  jest wyższa niż temperatura  $-10^\circ$ . Potencjał wody w komórce roślinnej równy  $-5$  barów jest wyższy niż potencjał wody w komórce równy  $-10$  barów.

Zależność między  $\Psi$  komórki i parametrami od których uzależniona jest jego wielkość przedstawia rys. 1 (Kramer 1969). Wykazuje on, że zmiany potencjału



Rys. 1. Względna objętość komórki w zależności od potencjału osmotycznego ( $\Psi_s$ ), potencjału ciśnienia turgorowego ( $\Psi_p$ ) i potencjału wody w komórce ( $\Psi_w$ ) (Kramer 1969). A — potencjał ciśnienia turgorowego w komórce grubościenniej; B — potencjał wody w komórce grubościenniej

osmotycznego ( $\Psi_s$ ) i potencjału wody ( $\Psi$  komórki) wpływają na zmianę objętości komórki i na wielkość potencjału ciśnienia turgorowego ( $\Psi_p$ ). Gdy  $\Psi_p = \Psi_s$ , potencjał wody w komórce wynosi zero. I odwrotnie, gdy  $\Psi_p$  obniża się do zera, co ma miejsce przy początkowej plazmolizie,  $\Psi$  komórki =  $\Psi_s$ . Linia reprezentująca

$\Psi_p$  jest często rysowana w postaci prostej, jak gdyby potencjał ciśnienia turgorowego był proporcjonalny do objętości, co nie zawsze jest słuszne. Komórki o zgrubiałych ściankach wykazują małe zmiany w objętości (około 2—5%), (Gardner i Ehling 1965) i wtedy  $\Psi_p$ , przybiera postać prostej (krzywa A). Natomiast cienkościenne komórki parenchymatyczne wykazują zmiany w objętości dochodzące do 40% (Bennet-Clark 1959), a wtedy linia potencjału ciśnienia turgorowego i linia potencjału wody w komórce odbiegają od prostej.

Gdy komórka jest splazmolizowana protoplast zazwyczaj odrywa się od ściany komórkowej. W pewnych warunkach jednakże, przylega tak silnie do ściany komórki, że powoduje jej wciąganie do środka. Zjawisko to powoduje napięcie wody w komórce, co objawia się w postaci negatywnego ciśnienia turgorowego. W tych warunkach  $\Psi$  komórki jest niższy niż  $\Psi_s$ . Slatyer (1957) wykazał, że potencjał wody komórek silnie zwiedniętych liści pomidorów i bawełny był niższy o 5—10 barów, niż potencjał osmotyczny.

Terminologia potencjału chemicznego wody może być także zastosowana do wody zawartej w glebie. Całkowity potencjał wody glebowej, jako synonim całkowitej siły ssącej gleby obejmuje potencjał osmotyczny  $\Psi_s$ , potencjał grawitacyjny  $\Psi_g$ , potencjał imbibicyjno-kapilarny i absorbcyjny (matric potential)  $\Psi_m$ , oraz potencjał spowodowany przez zewnętrzne ciśnienie gazowe powietrza  $\Psi_p$  (pressure potential).

$$\Psi \text{ gleby} = \Psi_s + \Psi_g + \Psi_m + \Psi_p \quad (9)$$

Wadleigh i Ayers (1945) przy ocenie całkowitej siły ssącej gleby, posłużyli się skróconą formułą biorąc pod uwagę tylko siły imbibicyjno-kapilarne i siły osmotyczne. Zatem,

$$\Psi \text{ gleby} = \Psi_m + \Psi_s = \text{całkowita siła ssąca gleby.}$$

Poziom całkowitej energii swobodnej, albo potencjał chemiczny wody tkanek roślinnych i gleby może być określony przy pomocy tych samych, albo podobnych metod. Należy tu zaliczyć metody umożliwiające pomiary ciśnienia pary wodnej powietrza, które znajduje się w równowadze z próbą badanego materiału w ściśle zamkniętym pojemniku. Do pomiarów takich służy psychrometr termoelektryczny (thermocouple psychrometer) Monteith, Owen 1958, Richard, Ogata 1958 z różnymi jego modyfikacjami i odmianami (Ehling 1962, Barrs 1965, Campbell i inni 1966). Umożliwia to określenie nie tylko całkowitego potencjału wody w danym układzie, ale także potencjału poszczególnych elementów danego układu (Wiebe 1966, Boyer 1967). Metody te umożliwiają większą precyzję badań, dokładniejsze wyniki i stanowią duży postęp w stosunku do metod tradycyjnych.

### Uwagi końcowe

Reasumując można powiedzieć, że określenie takie jak DCD i  $\Psi_w$  są terminami konwencjonalnymi, stosowanymi dla ułatwienia; bowiem zasadnicze właściwości wody określa potencjał chemiczny, wyrażający stan energii swobodnej. Potencjał



wody ( $\Psi_w$ ), może być również uważany jako siła, która umożliwia ruch wody w każdym układzie takim, jak tkanka roślinna, gleba i powietrze, albo między tymi układami. Zgodnie z koncepcją osmotyczną różnica deficytu ciśnienia dyfuzyjnego, albo siły ssącej powoduje przepływ wody z obszarów o niskiej sile ssącej do obszarów o wyższej sile ssącej. W rzeczywistości różnica ta reprezentuje tylko jedną z wielu możliwości. O tym czy przepływ wody nastąpi rzeczywiście decyduje wiele czynników, z których do najważniejszych zaliczyć należy: przepuszczalność układu, opór w przepływie wody i ciągłość faz. Natomiast terminologia termodynamiczna zawiera podstawowe założenia teoretyczne, które adekwatnie określają właściwości danego układu, takie jak stan fizyczny wody, siły które powodują ruch wody oraz siły, które powodują zatrzymanie wody. Definicje wyrażone są przez proste formuły matematyczne, których wartości określane są w jednostkach akceptowanych zgodnie zarówno przez badaczy nauk fizyczno-chemicznych jak i biologicznych. Dlatego terminologia termodynamiczna spełnia podstawowe postulaty wymagane dla ujęcia każdej słusznej koncepcji i teorii.

*Katedra Fizjologii Roślin WSR w Poznaniu*

#### LITERATURA

- Aslyng H. C., 1963. *Soil physics terminology*. Int. Soc. Soil Sci. Bull. 23. 1—4.
- Barrs H. C., 1965. *Comparison of water potential in leaves as measured by two types of thermocouple psychrometer*. Aust. J. biol. Sci. 18: 36—52.
- Bennet-Clark T. A., 1959. *Water relations in cells*. In F. C. Steward „Plant Physiology“ Academic Press Inc. New York vol. II. 71—174.
- Boyer J. S., 1967. *Matric potential of leaves*. Pl. Physiol. 2: 213—217.
- Briggs G. E., 1967. *Movement of water in plants*. Botanical monographs, ed. H. J. Burnett Scientific publications, Oxford.
- Broyer T. C., 1947. *The movement of materials into plants. Part I. Osmosis and the movement of water into plants*. Bot. Rev. 13, 1—58.
- Broyer T. C., 1951. *Experiments on imbibition and other factors concerned in the water relations of plant tissues*. Am. J. Bot. 38: 485—495.
- Broyer T. C. 1952. *On volume enlargement and work expenditure by an osmotic system in plants*. Physiol. Plant. 5: 459—469.
- Campbell G. S., Zollinger W. D., Taylor S. A., 1966. *Sample changer for thermocouple psychrometers: Construction and some applications*. Agronomy Journal 58: 315—318.
- Edlfsen N. E., 1941. *Some thermodynamic aspects of the use of soil moisture by plants*. Trans. Amer. Geophys. Union 22, 917—940.
- Ehling C. F., 1962. *Measurement of the energy status of water in plants with thermocouple psychrometer*. Plant Physiol. 37: 288—290.
- Eyster H. C., 1943. Bot. Rev. 9. 311. 1964. cyt. T. Kozłowski *Water metabolism in plants*. Harper. Row. Biol. Monographs.
- Gardner W. R., 1965. *Dynamic aspects of soil water availability to plants*. An. Rev. Plant Physiol. 16: 323—342.
- Gardner W. R., Ehling C. F., 1965. *Physical aspects of the internal water relations of plant leaves*. Pl. Physiol. 40: 705—710.



- Kramer P. J., Knipling E. B., Miller L. N., 1966. *Terminology of cell water relations*. Science. 153: 889—890.
- Kramer P. J., 1969. *Plant and soil water relationships. A modern synthesis*. Mc Graw-Hill New York.
- Levitt J., 1951. *The osmotic equivalent and osmotic potential difference of plant cells*. Physiol. Plantarum 4: 446—448.
- Levitt J., 1956. *Osmosis and permeability*. Encyclop. of Pl. Physiol. 3: 22—29 Springer-Verlag. Berlin.
- Monteith J. L., Owen P. C., 1958. *A thermocouple method for measuring relative humidity in the range 95—100%*. J. Sci. Inst. 35: 443—446.
- Ray P. M., 1960. *On the theory of osmotic water movement*. Pl. Physiol. 35: 783—795.
- Richard L. A., Ogata G., 1958. *Thermocouple for vapour pressure measurements in biological and soil systems at high humidity*. Science 128: 1089—1090.
- Salisbury F. B., Ross C., 1969. *Plant Physiology*. Wadsworth Publishing Com. Inc. Belmont, California.
- Slatyer R. O., 1957a. *The influence of progressive increases in total soil moisture on transpiration, growth and internal water relationships of plants*. Aust. J. Biol. Sci. 10: 320—336.
- Slatyer R. O., 1960. *Absorption of water by plants*. Bot. Rev. 26: 331—392.
- Slatyer R. O., 1962. *Internal water relations of higher plants*. Ann. Rev. Pl. Physiol. 13: 351—378.
- Slatyer R. O., 1967a. *Plant-water relations*. Academic Press. Inc. London, New York.
- Slatyer R. O., 1967b. *Terminology for cell and tissue water relations*. Zeit. Pflanzenphysiol. 56: 91—99.
- Spanner D. C., 1964. *Introduction to thermodynamics*. Academic Press Inc. New York.
- Strebeiko P., 1968. *Recenzja książki „Movement of water in Plant“*. Wiadomości Botaniczne. XII. z. 2, str. 160.
- Taylor S. A., 1968. *Terminology in plant and soil water relations* 49—72. *Water deficits and plant growth*. ed. Kozłowski T. T. v. I Accademic Press, New York, London.
- Wadleigh C. H., Ayers A. D., 1945. *Growth and biochemical composition of bean plants as conditioned by soil moisture tention and salt concentrations*. Pl. Physiol. 20: 106—132.
- Wiebe H. H., 1966. *Matric potential of several plant tissues and biocolloids*. Pl. Physiol. 9: 1439—1442.